Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"

Interação QTL por ambientes para produção de grãos e seus componentes em uma população de milho tropical

Sanzio Carvalho Lima Barrios

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

Piracicaba
2010

Sanzio Carvalho Lima Barrios
Engenheiro Agrônomo

Interação QTL por ambientes para produção de grãos e seus componentes em uma população de milho tropical

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

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

Piracicaba
2010

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - ESALQ/USP

Barrios, Sanzio Carvalho Lima
Interação QTL por ambientes para produção de grãos e seus componentes em uma população de milho tropical / Sanzio Carvalho Lima Barrios. - - Piracicaba, 2010.
90 p. : il.

Tese (Doutorado) - - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", 2010.

1. Grãos - Produção 2. Interação genótipo-ambiente 3. Mapeamento genético 4. Marcador molecular 5. Melhoramento genético vegetal 6. Milho - Seleção I. Título

CDD 633.15
B275i

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

DEDICO este trabalho aos meus pais,

Daniel e Maria Helena e as minhas

irmãs Soraya e Solange.

AGRADECIMENTOS

A Deus, pelo único bem que possuímos de verdade e que vem Dele: a vida;

Ao Departamento de Genética da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" pelo suporte acadêmico;

Ao professor Dr. Cláudio Lopes de Souza Júnior pela orientação e ensinamentos;

Aos professores da ESALQ, Antônio Augusto Franco Garcia, Carlos Tadeu dos Santos Dias, César Gonçalves de Lima, Cláudio Lopes de Souza Júnior, Décio Barbin, Giancarlo Conde Xavier Oliveira, Isaias Olívio Geraldi, José Branco de Miranda Filho, Marcio de Castro Silva Filho, Margarida Lopes R. Aguiar Perecin, Maria Lúcia Carneiro Vieira, Natal Antônio Vello e Roland Vencovsky, pela formação acadêmica;

Aos funcionários do laboratório de milho do Departamento de Genética, em especial a Ariberto Soares de Oliveira ("Seu Ari"), pela amizade e exemplo de dedicação ao trabalho;

A Universidade Federal de Lavras (UFLA) pela minha formação profissional inicial. Em especial, aos professores Luciano Paiva e Magno Ramalho por terem guiado meus primeiros passos científicos.

Aos meus pais, Daniel e Maria Helena, pelo amor e apoio incondicional. As minhas irmãs Soraya e Solange, aos cunhados Cláudio e Marcos, as sobrinhas Lara, Natália e Lorena e ao sobrinho Renan, pelo incentivo e torcida constantes. O meu muito obrigado a esta família de agrônomos!

Aos amigos da pós-graduação e do laboratório de melhoramento de milho: Alexandre Morais, Diego Velasquez, Emiliano Costa, Geovani Alves, Gustavo Moro, Inocêncio Oliveira, Manoel Gonçalves, Mateus Santos, Michelle Santos, Pedro Belicuas, Pedro Mendoza, Roberto Neto, Ruben Diaz, Sidney Parentoni, Tassiano Câmara e Vitor Barbieri, pelo apoio e conhecimentos compartilhados.

Aos moradores e ex-moradores da república Lesma Lerda-PG a qual tive o privilégio de morar. Em especial a Diego Velasquez (Passatempo), Mateus Santos, Jorge Portela, Endson Nunes, Guilherme Pereira e Rodrigo Marques, pela amizade e ensinamentos de vida compartilhados.

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

SUMÁRIO

RESUMO 9
ABSTRACT 11
1 INTRODUÇÃO 13
Referências 17
2 INTERAÇÃO QTL POR AMBIENTES PARA PRODUÇÃO DE GRÃOS E SEUS COMPONENTES EM MILHO 21
Resumo 21
Abstract 22
2.1 Introdução 23
2.2 Desenvolvimento 24
2.2.1 Material e Métodos 24
2.2.1.1 Material genético 24
2.2.1.2 Ambientes, delineamento e caracteres analisados 25
2.2.1.3. Zoneamento agronômico 26
2.2.1.4. Análises de variância e covariância 26
2.2.1.5 Mapa genético 27
2.2.1.6 Mapeamento de QTL 28
2.2.2 Resultados e Discussão 30
2.2.2.1 Estimativas de parâmetros genéticos e correlações 30
2.2.2.2 Mapeamento de QTL para produção de grãos 34
2.2.2.3 Mapeamento de QTL para os componentes de produção 37
2.2.2.4 Interação QTL por grupo de ambientes 43
2.2.2.5 Coincidências entre os QTL mapeados 43
2.2.2.6 Implicações para a seleção assistida por marcadores moleculares 45
Referências 47
3 INTERAÇÃO QTL POR AMBIENTES PARA PRODUÇÃO DE GRÃOS EM MILHO: UMA ABORDAGEM MULTIVARIADA 53
Resumo 53
Abstract 54

3.1 Introdução 55
3.2 Desenvolvimento 56
3.2.1 Material e Métodos 56
3.2.1.1 Material genético 56
3.2.1.2 Ambientes, delineamento e caracteres analisados 57
3.2.1.3 Zoneamento agronômico e análises de variância 57
3.2.1.4 Mapa genético 58
3.2.1.5 Mapeamento de QTL 58
3.2.1.6 Interação QTL por grupo de ambientes 60
3.2.2 Resultados e Discussão 62
3.2.2.1 Efeitos principais e estabilidade dos QTL nos diferentes ambientes 64
3.2.2.1.1 Efeito aditivo 64
3.2.2.1.2 Efeito de dominância 67
3.2.2.1.3 Grau de dominância 70
3.2.2.2 Análise AMMI para os efeitos aditivos, de dominância e grau de dominância dos QTL . 72
3.2.2.3 Considerações gerais 74
Referências 77
ANEXOS 83

RESUMO

Interação QTL por ambientes para produção de grãos e seus componentes em uma população de milho tropical

A interação QTL por ambientes (QE) têm sido relatada como uma das principais causas de insucesso da seleção assistida por marcadores moleculares (SAM). Estudos que visam o melhor entendimento da interação QE podem contribuir para o aumento da eficiência dos programas de SAM. O objetivo deste trabalho foi mapear QTL para produção de grãos (PG), prolificidade (PROL), peso de 500 grãos (P500), comprimento (CE) e diâmetro de espiga (DE), profundidade de grão (PROF), número de fileiras (NFil) e de grãos por fileira (NGFil) em uma população de milho tropical, verificar a importância da interação QE para estes caracteres e avaliar a estabilidade dos efeitos genéticos dos QTL mapeados. Uma população de 256 progênies $F_{2:3}$ obtida do cruzamento entre duas linhagens de grupos heteróticos distintos e contrastantes para diversos caracteres foi avaliada em 13 ambientes. Os ambientes foram alocados em grupo de ambientes utilizando um método de agrupamento e o modelo AMMI, sendo que ambos os métodos levaram a identificação de três grupos de ambientes. O mapeamento de QTL foi realizado considerando um mapa genético com 177 marcadores microssatélites e mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes (mCIM). As médias de grupo de ambientes para cada caráter foram utilizadas nas análises. Foram mapeados 87 QTL, sendo 9 para PG, 9 para PROL, 14 para P500, 7 para CE, 9 para DE, 14 para PROF, 17 para NFil e 8 para NGFil. A maioria dos QTL mapeados localizou-se em regiões genômicas que ainda não foram reportados QTL, tanto para germoplasma temperado quanto tropical. A interação QTL por grupo de ambientes foi significativa para PG e não significativa para os componentes de produção. Para PG, as metodologias QQE *biplot* e AMMI foram utilizadas para estudar a interação QE dos efeitos genéticos dos QTL. As estimativas dos efeitos aditivos e de dominância dos QTL foram influenciadas pela interação QTL por grupo de ambientes, sendo que o padrão de interação foi específico para cada efeito genético. A expressiva interação QTL por grupo de ambientes para PG e o padrão específico de interação dos efeitos genéticos dos QTL impõe desafios adicionais à incorporação da SAM nos programas de melhoramento que visam o desenvolvimento de genótipos produtivos e com estabilidade de produção.

Palavras-chave: *Zea mays*; Estabilidade; *Biplot*; Seleção indireta; Melhoramento de plantas

ABSTRACT

QTL by environment interaction for grain yield and its components in a tropical maize population

QTL by environment (QE) interaction has been reported as one of the main reasons for the unsuccessful of marker-assisted selection (MAS). Studies aimed to a better understanding of QE interaction could contribute to increase the efficiency of MAS programs. The objectives of this study were to map QTL for grain yield (GY), prolificacy (PROL), 500 Kernels weight (W500), ear length (EL), ear diameter (ED), kernel depth (KD), row number per ear (RN) and kernels per row number (KRN) in a tropical maize population, to assess the importance of QE interaction for these traits and to evaluate the stability of the genetic effects of mapped QTL. A population of two-hundred and fifty-six progenies obtained from the cross between two inbred lines, which belong to different heterotic groups and divergent for different traits, was evaluated in 13 environments. The environments were jointed into groups using a cluster method and an AMMI model. Both methods led to the identification of three groups of environments. The QTL mapping was performed considering a genetic map with 177 microsatellites markers and the multiple-environment composite interval mapping analysis (mCIM). The means from each group of environments of each trait were used in the analyses. Eighty seven QTL were mapped: 9 for GY, 9 for PROL, 14 for W500, 7 for EL, 9 for ED, 14 for KD, 17 for RN and 8 for KRN. Most of the mapped QTL was located in genomic regions that have not been reported QTL in both temperate and tropical germplasm. The QTL by group of environments interaction was significant for GY and not significant for yield components. For GY, QQE biplot and AMMI methodologies were used to study the QE interaction of the genetic effects of the QTL. The estimates of additive and dominance effects of QTL were affected by QTL by group of environments interaction and the interaction pattern was specific for each genetic effect. The large QTL by group of environments interaction for GY and the specific interaction pattern of the genetic effects of QTL impose additional challenges for the incorporation of MAS in breeding programs that aim to develop high yielding genotypes with grain yield stability.

Keywords: *Zea mays*; Stability; Biplot; Indirect selection; Plant breeding

1 INTRODUÇÃO

A seleção de genótipos com desempenho estável é cada vez mais considerada no melhoramento de milho e compreender as bases genéticas da interação genótipos por ambientes é o principal passo para se conseguir esse objetivo. Deste modo, experimentos conduzidos em vários anos e em diversos locais são necessários para identificar e selecionar genótipos de milho de alta produtividade e que sejam estáveis nos diferentes ambientes (RIBAUT; JIANG; GONZÁLEZ-DE-LEÓN, 1997; MOREAU; CHARCOSSET; GALLAIS, 2004b; LIMA et al., 2006). Para que um dado genótipo seja reconhecido como cultivar, este deverá ter passado por avaliações em diversas condições ambientais, de forma a se ter mais segurança quanto a seu desempenho nos diversos ambientes. De todas as fases de um programa de melhoramento de plantas a avaliação dos genótipos em diferentes condições ambientais representa, em geral, a fase mais trabalhosa e mais cara. Qualquer ganho em eficiência nesta fase representa, portanto, um ganho em eficiência em todo o processo.

Para estudar a estabilidade da produção de grãos, é importante analisar simultaneamente caracteres correlacionados a produção de grãos e que possuam estimativas de coeficiente de herdabilidade mais elevadas. Alguns desses caracteres possuem interferência mais direta na expressão da produção de grãos, como é o caso, por exemplo, da prolificidade ou número de espigas por planta, comprimento e diâmetro da espiga, número de fileiras de grãos na espiga, número de grãos por fileira e peso médio do grão, sendo denominados componentes da produção de grãos (JUGENHEIMER, 1976). Vários estudos foram relatados referentes a resposta à seleção para produção de grãos a partir da seleção efetuada sobre seus componentes, ou mesmo à seleção realizada para esses caracteres individualmente. A seleção indireta, realizada em caracteres altamente correlacionados com a produção de grãos e que possuam coeficiente de herdabilidade mais elevados, poderia tornar mais eficiente o melhoramento genético para produção de grãos (HALLAUER; SEARS, 1969; COORS; MARDONES, 1989; HOLTHAUS; LAMKEY, 1995; LOPEZ-REYNOSO; HALLAUER, 1998; MAITA; COORS, 1996; LEON; COORS, 2002).

Embora várias metodologias tenham sido propostas visando mitigar os desafios impostos pela interação genótipos por ambientes, a busca por modelos estatísticos mais efetivos nesta tarefa é uma constante (DUARTE; VENCOVSKY, 1999). Entre os métodos tradicionais, alguns permitem estratificar a população de ambientes em sub-regiões, dentro das quais a interação é

minimizada (zoneamento agronômico), permitindo, assim, recomendações regionalizadas (RAMEY; ROSIELLE, 1983; YAU; FERRARA; SRIVASTAVA, 1991; ABDALLA; CROSSA; CORNELIUS, 1997). Outros métodos procuram identificar os genótipos que menos contribuem para a interação (genótipos estáveis) e que poderiam ser recomendados para um conjunto de ambientes, desde que mostrem também uma performance média desejável. Nesta última categoria são de maior uso os métodos de regressão linear simples e múltipla (FINLAY; WILKINSON, 1963; EBERHART; RUSSELL, 1966; CRUZ; TORRES; VENCOVSKY, 1989). Quando informações adicionais de variáveis relacionadas aos genótipos ou ambientes estão disponíveis, métodos de regressão fatorial (DENIS, 1988) permitem determinar os fatores (genotípicos ou ambientais) que influenciam a interação genótipos por ambientes.

Outra abordagem são os métodos multivariados, que podem ser úteis em explicar a variação contida nas matrizes de dados. Técnicas como a análise de agrupamento (RAMEY; ROSIELLE, 1983; YAU; FERRARA; SRIVASTAVA, 1991), AMMI (*Additive Main Effects and Multiplicative Interaction Analysis*) (GAUCH, 1988; ZOBEL; WRIGHT; GAUCH, 1988) e GGE *biplot* (YAN et al., 2000) vêm ganhando grande aplicabilidade nos últimos anos. Comparado a uma análise de variância, esses métodos permitem uma melhor descrição da interação genótipos por ambientes, o que pode auxiliar nas interpretações biológicas e/ou genéticas. Contudo, essas metodologias avaliam a interação considerando o genótipo como um todo, enquanto pode-se especular que apenas alguns QTL estejam envolvidos na interação genótipos por ambientes.

A partir dos anos 1980, com o desenvolvimento dos marcadores moleculares foi possível a elaboração de mapas genéticos e, consequentemente, o início dos trabalhos de mapeamento de QTL, ou seja, o mapeamento de regiões contendo locos que controlam os caracteres quantitativos. Atualmente, com a redução dos custos de obtenção dos marcadores moleculares, o que possibilita a elaboração de mapas genéticos mais saturados, o mapeamento de QTL tornou-se um procedimento padrão para o estudo da arquitetura genética dos caracteres quantitativos. Diversas metodologias de mapeamento de QTL têm sido desenvolvidas com um contínuo avanço na precisão e número de informações obtidas. O mapeamento por intervalo composto - CIM (JANSEN; STAM, 1994; ZENG, 1993, 1994) é um dos métodos mais utilizados, principalmente por propiciar o controle dos efeitos de QTL situados fora do intervalo que está sendo mapeado. Por meio do mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes (mCIM) (JIANG; ZENG, 1995), é possível detectar a presença da interação QTL por ambientes para cada

um dos QTL mapeados. Entretanto, trabalhos envolvendo o mapeamento de QTL para produção de grãos e seus componentes são na maioria para germoplasma temperado, sendo ainda incipientes os trabalhos para germoplasma tropical (BOHN et al., 1996; RIBAUT; JIANG; GONZÁLEZ-DE-LEÓN, 1997; GROH et al., 1998; SIBOV et al., 2003; LIMA et al., 2006; RIBAUT et al., 2007; SABADIN et al., 2008). O mapeamento de QTL para produção de grãos e seus componentes em ambientes tropicais poderia identificar QTL que não estão presentes em germoplasma temperado, além de contribuir para o esclarecimento da herança desses caracteres.

Com o aumento do número de QTL mapeados para vários caracteres de interesse e a perspectiva do uso dessas informações em programas de seleção assistida por marcadores moleculares (SAM), faz-se necessário a verificação da ocorrência da interação QTL por ambientes. A interação QTL por ambientes ocorre quando há uma expressão diferencial dos QTL em relação às mudanças ambientais ou quando há uma ausência de expressão do QTL em alguns dos ambientes avaliados (LYNCH; WALSH, 1998). A ineficiência da SAM causada, em parte, pela interação QTL por ambientes (MOREAU; CHARCOSSET; GALLAIS, 2004a; LIMA et al., 2006) ressalta a importância do estudo desta interação em regiões tropicais. Como relatado por Lima et al. (2006), a interação QTL por ambientes deve ser mais pronunciada em regiões tropicais onde os genótipos são submetidos a diferentes condições de temperatura, precipitação e tipos de solos. Estudos da interação QTL por ambientes em regiões tropicais são necessários, pois uma vez detectadas associações com caracteres agronômicos de importância, aqueles QTL estáveis em diferentes ambientes podem ser utilizados em esquemas de seleção assistida para estabilidade fenotípica.

Dentre as principais abordagens para o estudo da interação QTL por ambientes, podemos destacar métodos que incluem a interação QTL por ambientes no modelo de mapeamento (JANSEN et al., 1995; SARI-GORLA et al., 1997) ou que consideram múltiplos ambientes como múltiplos caracteres (JIANG; ZENG, 1995), mapeamento de QTL para os componentes principais do modelo AMMI (ROMAGOSA et al., 1996), regressão fatorial (CROSSA et al., 1999; VAN EEUWIJK et al., 2002) e modelos mistos (PIEPHO, 2000; VERBYLA et al., 2003; MALOSETTI et al., 2004; VAN EEUWIJK et al., 2005; BOER et al., 2007). Apesar da disponibilidade de metodologias, ainda são incipientes os trabalhos que avaliaram o efeito da interação QTL por ambientes para caracteres de importância econômica em milho (BOHN et al., 1996, 1997; GROH et al., 1998; LIMA et al., 2006; VARGAS et al., 2006; BOER et al., 2007).

Além disso, esses métodos não fornecem uma descrição do padrão da interação QTL por ambientes. Métodos multivariados com auxílio de gráficos *biplot* (GABRIEL, 1971) fornecem uma perspectiva diferente para o estudo da interação QTL por ambientes, além de permitir, graficamente, a inspeção visual do padrão de interação.

Em analogia ao *biplot* GGE (YAN et al., 2000), Yan e Tinker (2005) propuseram o *biplot* QQE (Q + QE), sendo Q o efeito principal do QTL e QE a interação QTL por ambientes. Esta abordagem mostra graficamente uma tabela de dupla entrada (QTL por ambientes), permitindo a visualização do padrão de interação QTL por ambientes e efeitos principais dos QTL. Além disso, o *biplot* QQE pode ser utilizado para visualizar (1) os efeitos dos QTL em ambientes individuais, (2) a magnitude relativa dos efeitos dos QTL, (3) efeito médio do QTL e estabilidade entre ambientes, (4) similaridade entre QTL, em termos de magnitude dos efeitos e resposta aos ambientes, (5) similaridade entre ambientes, (6) identificação de grupos de ambientes, denominados "mega-ambientes" e (7) identificação da melhor combinação dos alelos dos QTL para máxima/mínima expressão do caráter em cada ambiente ou mega-ambiente. Estas observações, feitas a partir de um *biplot* QQE, podem ser úteis no entendimento do padrão da interação QTL por ambientes, além de facilitar a escolha de QTL candidatos para a SAM.

Devido à importância do mapeamento de QTL no estudo dos caracteres quantitativos, ao reduzido número de trabalhos conduzidos com germoplasma tropical e a necessidade de um melhor entendimento da interação QTL por ambientes, o objetivo do presente trabalho foi mapear QTL para produção de grãos e seus componentes em uma população de milho tropical, verificar a importância da interação QTL por ambientes para estes caracteres e avaliar a estabilidade dos efeitos genéticos dos QTL mapeados.

Referências

ABDALLA, O.S.; CROSSA, J.; CORNELIUS, P.L. Results and biological interpretation of shifted multiplicative model clustering of durum cultivars and test site. **Crop Science**, Madison, v. 37, n. 1, p. 88-97, Jan./Feb. 1997.

BOER, M.P.; WRIGHT, D.; FENG, L.; PODLICH, D.W.; LUO, L.; COOPER, M.; VAN EEUWIJK, F.A. A mixed-model quantitative trait loci (QTL) analysis for multiple-environment trial data using environmental covariables for QTL-by-environment interactions, with an example in maize. **Genetics,** Austin, v. 177, n. 3, p. 1801-1813, Nov. 2007.

BOHN, M.; KHAIRALLAH, M. M.; 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: I. Genomic regions affecting leaf feeding resistance to sugarcane borer and other traits. **Crop Science**, Madison, v. 36, n. 5, p. 1352-1361, Sept./Oct. 1996.

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, Nov./Dec. 1997.

COORS, J. G.; MARDONES, M. C. Twelve cycles of mass selection for prolificacy in maize I. Direct and correlated responses. **Crop Science,** Madison, v. 29, n. 2, p. 262-266, Mar./Apr. 1989.

CROSSA, J.; VARGAS, M.; VAN EEUWIJK, F.A.; JIANG, C.; EDMEADES, G.O.; HOSINGTON, D. Interpreting genotype environment interaction in tropical maize using linked molecular markers and environmental covariables. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 99, n. 3-4, p. 611-625, Aug. 1999.

CRUZ, C.D.; TORRES, R.A.A.; VENCOVSKY, R. An alternative to the stability analysis proposed by Silva and Barreto. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, v. 12, n. 2, p. 567-580, 1989.

DENIS, J.B. Two-way analysis using covariates. **Statistics**, London, v. 19, n. 1, p. 123-132, 1988.

DUARTE, J.B.; VENCOVSKY, R. **Interação Genótipos x Ambientes:** uma Introdução à análise AMMI. Ribeirão Preto: SBG, 1999. 60p. (Série Monografias, 9).

EBERHART, S.A.; RUSSELL, W.A. Stability parameters for comparing varieties. **Crop Science**, Madison, v. 6, n. 1, p. 36-40, 1966.

FINLAY, K.W.; WILKINSON, G.N. Analysis of adaptation in plant-breeding programme. **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v. 14, n. 6, p. 742-754, 1963.

GABRIEL, K.R. The biplot graphic display of matrices with application to principal component analysis. **Biometrika**, Oxford, v. 58, n. 3, p. 453-467. 1971.

GAUCH, H.G. Model selection and validation for yield trials with interaction. **Biometrics**, Washington, v. 44, n. 3, p. 705-715, Sept. 1988.

GROH, S.; GONZÁLEZ-DE-LEÓN, D.; KHAIRALLAH, M.M.; JIANG, C.; BERGVINSON, M.; BOHN, M.; HOISINGTON, D.A.; MELCHINGER, A.E. QTL mapping in tropical maize: III. Genomic regions for resistance to *Diatraea spp*. and associated traits in two RIL populations. **Crop Science**, Madison, v. 38, n. 4, p. 1062-1072, July/Aug. 1998.

HALLAUER, A.R.; MIRANDA FILHO, J.B. **Quantitative genetics in maize breeding.** 2nd ed. Ames: Iowa State University Press, 1988. 468 p.

HALLAUER, A. R.; SEARS, J. H. Mass selection for yield in two varieties of maize. **Crop Science,** Madison, v. 9, n. 1, p. 47-50, Jan./Feb. 1969.

HOLTHAUS, J. F.; LAMKEY, K. R. Response to selection and changes in genetic parameters for 13 plant and ear traits in two maize recurrent selection programs. **Maydica,** Bergamo, v. 40, n. 4, p. 357-370, 1995.

JANSEN, R.C.; STAM, P. High resolution of quantitative traits into multiple loci via interval mapping. **Genetics,** Austin, v. 136, n. 4, p. 1447-1455, Apr. 1994.

JANSEN, R.C; VAN OOIJEN, J.W.; STAM, P.; LISTER, C.; DEAN, C. Genotype-by-environment interaction in genetic mapping of multiple quantitative trait loci. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 91, n. 1, p. 33-37, July 1995.

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

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

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, Mar./Apr. 2002.

LIMA, M.D.A.; SOUZA JÚNIOR, C.L.; 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, Apr. 2006.

LOPEZ-REYNOSO, J. de J.; HALLAUER, A. R. Twenty-seven cycles of divergent mass selection for ear length in maize. **Crop Science**, Madison, v. 38, n. 4, p. 1099-1107, July/Aug. 1998.

LYNCH, M.; WALSH, B. **Genetics and analysis of quantitative traits**. Sunderland: Sinauer Associates, 1998. 980 p.

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, Nov./Dec. 1996.

MALOSETTI, M.; VOLTAS, J.; ROMAGOSA, I.; ULLRICH, S.E.; VAN EEUWIJK, F.A. Mixed models including environmental covariables for studying QTL by environment interaction. **Euphytica**, Wageningen, v. 137, n. 1, p. 139-145, 2004.

MOREAU, L.; CHARCOSSET, A.; GALLAIS, A. Experimental evaluation of several cycles of marker-assisted selection in maize. **Euphytica,** Wageningen, v. 137, n. 1, p. 111-118, 2004a.

MOREAU, L.; CHARCOSSET, A.; GALLAIS, A. Use of trial clustering to study QTL x environment effects for grain yield and related traits in maize. **Theoretical and Applied Genetics,** New York, v. 110, n. 1, p. 92-105, Dec. 2004b.

PIEPHO, H. P. A mixed-model approach to mapping quantitative trait loci in barley on the basis of multiple environment data. **Genetics,** Austin, v. 156, n. 4, p. 2043-2050, Dec. 2000.

RAMEY, S.; ROSIELLE, A.A. HASS cluster analysis: a new method of grouping genotypes or environments in plant breeding. **Theoretical and Applied Genetics,** New York, v. 66, n. 2, p. 131-133, 1983.

RIBAUT, J.M.; JIANG, C.; GONZÁLEZ-DE-LEÓN, D. Identification of quantitative trait loci under drought condition in tropical maize. 2. Yield components and marker-assisted selection strategies. **Theoretical and Applied Genetics,** New York, v. 94, n. 6-7, p. 887-896, May. 1997.

RIBAUT, J.M.; FRACHEBOND, Y.; MONNEVEUX, P.; BANZIGER, M.; VARGAS, M.; JIANG, C.J. Quantitative trait loci for yield and correlated traits under high and low soil nitrogen conditions in tropical maize. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 20, n. 1, p. 15-29, Aug. 2007.

ROMAGOSA, I.; ULLRICH, S.E.; HAN, F.; HAYES, P.M. Use of the additive main effects and multiplicative interaction model in QTL mapping for adaptation in barley. **Theoretical and Applied Genetics,** New York, v. 93, n. 1-2, p. 30-37, July 1996.

SABADIN, P.K.; SOUZA JÚNIOR, C.L.; 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, Aug. 2008.

SARI-GORLA, M.; CALINSKI, T.; KACZMAREK, Z.; KRAJEWSKI, P. Detection of QTL environment interaction in maize by a least squares interval mapping method. **Heredity**, Edinburgh, v. 78, p. 146-157, Feb. 1997.

SIBOV, S.T.; SOUZA JÚNIOR, C.L.; GARCIA, A.A.F.; SILVA, A.R.; GARCIA, A.F.; MANGOLIN, C.A.; BENCHIMOL, L.L.; SOUZA, A.P. Molecular mapping in tropical maize (Zea mays L.) using microsatellite markers. 2. Quantitative trait loci (QTL) for grain yield, plant height, ear height and grain moisture. **Hereditas**, Lund, v. 139, n. 2, p. 107-115, 2003.

VAN EEUWIJK, F.A.; CROSSA, J.; VARGAS, M.; RIBAUT, J.M. Analysing QTL-environment interaction by factorial regression, with an application to the CIMMYT drought and low-nitrogen stress programme in Maize. In: KANG, M.S. (Ed.). **Quantitative genetics, genomics and plant breeding**. Wallingford: CABI, 2002. chap. 16, p. 245-256.

VAN EEUWIJK, F.A.; MALOSETTI, M.; YIN, X.; STRUIK, P.C.; STAM, P. Statistical models for genotype by environment data: from conventional ANOVA models to eco-physiological QTL models. **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v. 56, n. 9, p. 883-894, 2005.

VARGAS, M.; VAN EEUWIJK, F. A.; CROSSA, J.; RIBAUT, J. M. Mapping QTLs and QTL x environment interaction for CIMMYT maize drought stress program using factorial regression and partial least squares methods. **Theoretical and Applied Genetics,** New York, v. 112, n. 6, p. 1009-1023, Apr. 2006.

VERBYLA, A.P.; ECKERMANN, P.J.; THOMPSON, R.; CULLIS, B.R. The analysis of quantitative trait loci in multi-environment trials using a multiplicative mixed model. **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v. 54, n. 11-12, p. 1395-1408, 2003.

YAN, W.; TINKER, N.A. A biplot approach for investigating QTL-by-environment patterns. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 15, n. 1, p. 31-43, Jan. 2005.

YAN, W.; HUNT, L.A.; SHENG, Q.; SZLAVNICS, Z. Cultivar evaluation and mega-environment investigation based on the GGE biplot. **Crop Science**, Madison, v. 40, n. 3, p. 597-605, May/June 2000.

YAU, S.K.; FERRARA, G.O.; SRIVASTAVA, J.P. Classification of diverse bread-wheat growing environments based on differential yield responses. **Crop Science**, Madison, v. 31, n. 3, p. 571-576, May/June 1991.

ZENG, Z.B. Theoretical basis for separation of multiple linked gene effects in mapping quantitative trait loci. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 90, p. 10972-10976, 1993.

ZENG, Z.B. Precision mapping of quantitative trait loci. **Genetics**, Baltimore, v. 136, p.1457-1466, 1994.

ZOBEL, R.W.; WRIGHT, M.J.; GAUCH, H.G. 1988. Statistical analysis of a yield trial. **Agronomy Journal**, Madison, v. 80, n. 3, p. 388-393, May/June 1988.

2 INTERAÇÃO QTL POR AMBIENTES PARA PRODUÇÃO DE GRÃOS E SEUS COMPONENTES EM MILHO

Resumo

A produção de grãos (PG) e seus componentes em milho são caracteres correlacionados, sendo que os componentes apresentam normalmente magnitudes mais elevadas dos coeficientes de herdabilidade. O objetivo deste trabalho foi mapear QTL em uma população de milho tropical para PG, prolificidade (PROL), peso de 500 grãos (P500), comprimento (CE) e diâmetro de espiga (DE), profundidade de grão (PROF), número de fileiras (NFil) e de grãos por fileira (NGFil) e avaliar a importância da interação QTL por ambientes para estes caracteres. Uma população de 256 progênies $F_{2:3}$ obtida do cruzamento entre duas linhagens de grupos heteróticos distintos e contrastantes para diversos caracteres foi avaliada em 13 ambientes. Com base na PG, os ambientes foram alocados em três grupos de ambientes utilizando um método de agrupamento e o modelo AMMI, sendo que a interação progênies por grupo de ambientes foi altamente significativa para PG. As estimativas de variância genética de progênies e coeficientes de herdabilidade diferiram de zero para todos os caracteres, sendo que os coeficientes de herdabilidade apresentaram magnitudes elevadas para todos os caracteres. A estimativa de variância progênies por grupo de ambientes foi significativa para PG e não significativa para os componentes de produção, exceto para DE e NGFil. O mapeamento de QTL foi realizado considerando um mapa genético com 177 marcadores microssatélites e mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes (mCIM). As médias de grupo de ambientes para cada caráter foram utilizadas nas análises. Foram mapeados 87 QTL, sendo 9 para PG, 9 para PROL, 14 para P500, 7 para CE, 9 para DE, 14 para PROF, 17 para NFil e 8 para NGFil. A maioria dos QTL mapeados não foi reportado na literatura, tanto em germoplasma temperado quanto tropical, sendo que caracteres geneticamente correlacionados apresentaram baixo número de QTL mapeados em regiões genômicas coincidentes. A interação QTL por grupo de ambientes foi mais importante para PG do que para seus componentes. Os QTL com efeitos genéticos mais pronunciados foram mais estáveis entre os grupos de ambientes do que os QTL de baixo efeito, tanto para PG quanto para os componentes de produção. Sete QTL para os componentes de produção apresentaram efeitos genéticos mais elevados, explicando de 10,1% a 16,4% da variância fenotípica, e estabilidade entre os grupos de ambientes, sugerindo que os mesmos poderiam ser considerados na seleção assistida por marcadores moleculares.

Palavras-chave: *Zea mays*; Mapeamento; Interação QTL por ambientes; Seleção assistida por marcadores moleculares

QTL BY ENVIRONMENT INTERACTION FOR GRAIN YIELD AND ITS COMPONENTS IN MAIZE

Abstract

Grain yield (GY) and its components in maize are correlated traits and yield components generally have higher heritability coefficient. The objectives of this study were to map QTL in a tropical maize population for GY, prolificacy (PROL), 500 Kernels weight (W500), ear length (EL), ear diameter (ED), kernel depth (KD), row number per ear (RN) and kernels per row number (KRN) and to assess the QTL by environment interaction for these traits. A population of two-hundred and fifty-six progenies obtained from the cross between two inbred lines, which belong to different heterotic groups and divergent for different traits, was evaluated in 13 environments. Based on GY, the environments were jointed into three groups of environments using a cluster method and the AMMI model. Progenies by group of environments interaction was highly significant for GY. Estimates of genetic variances of progenies and heritability coefficients differed significantly from zero for all traits. The heritability coefficients were of high magnitudes for all traits. The estimate of progenies by group of environments variance was significant for GY and not significant for yield components, except for ED and KRN. The QTL mapping was performed considering a genetic map with 177 microsatellites markers and the multiple-environment composite interval mapping analysis (mCIM). The means from each group of environments of each trait were used in the analyses. Eighty seven QTL were mapped: 9 for GY, 9 for PROL, 14 for W500, 7 for EL, 9 for ED, 14 for KD, 17 for RN and 8 for KRN. The majority of mapped QTL has not been reported in both temperate and tropical germplasm; also genetic correlated traits had a low number of QTL mapped in the same genomic regions. The QTL by group of environments interaction was more important for GY than yield components. The QTL with larger effects were more stable across group of environments than QTL with small effects for both GY and its components. Seven QTL for yield components had high genetic effects, explaining from 10.1% to 16.4% of the phenotypic variance and stability across group of environments, suggesting they could be considered in marker-assisted selection.

Keywords: *Zea mays*; Mapping; QTL by environment interaction; Marker-assisted selection

2.1 Introdução

O caráter de maior importância nos programas de melhoramento de milho é a produção de grãos, apresentando baixa magnitude do coeficiente de herdabilidade devido à alta influência do ambiente em sua expressão (HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988; MALVAR et al., 1996; AUSTIN; LEE, 1998). A seleção indireta, realizada em caracteres altamente correlacionados com a produção de grãos e que possuam coeficientes de herdabilidade mais elevados, poderia tornar mais eficiente o melhoramento genético para produção de grãos. Alguns caracteres possuem influência mais direta na expressão da produção de grãos, como é o caso, por exemplo, da prolificidade, comprimento e diâmetro da espiga, número de fileiras de grãos na espiga, número de grãos por fileira e peso médio do grão, sendo denominados componentes da produção de grãos (JUGENHEIMER, 1976). A resposta à seleção para produção de grãos a partir da seleção efetuada sobre seus componentes foi verificada em vários estudos, sendo que, em geral, os resultados indicam que a prolificidade permite maior resposta a seleção indireta para produção de grãos, além de apresentar normalmente elevada herdabilidade e correlação com produção de grãos (HALLAUER; SEARS, 1969; COORS; MARDONES, 1989; HOLTHAUS; LAMKEY, 1995; LOPEZ-REYNOSO; HALLAUER, 1998; LEON; COORS, 2002).

A interação genótipos por ambientes, frequentemente relatada em regiões tropicais, devida a grande diversidade de condições edafo-climáticas, é um dos fatores que aumenta a complexidade de seleção para caracteres quantitativos, impondo desafios adicionais aos programas de melhoramento. Métodos que permitem estratificar os ambientes em sub-regiões, dentro das quais a interação genótipos por ambientes é minimizada (zoneamento agronômico), são amplamente utilizados nos programas de melhoramento. Desta forma, é possível identificar genótipos com adaptações específicas a determinadas sub-regiões e/ou que apresentam adaptação geral entre as sub-regiões (KANG; GAUCH, 1996; BERNARDO, 2002; LIMA et al., 2006).

Com o aumento da disponibilidade de marcadores moleculares, o que possibilitou a elaboração de mapas genéticos mais saturados, o mapeamento de QTL (*Quantitative trait loci*) tornou-se um procedimento padrão para o estudo da arquitetura genética dos caracteres quantitativos, inclusive para os componentes de produção em milho. Entretanto, trabalhos envolvendo o mapeamento de QTL para produção de grãos e seus componentes são na maioria para germoplasma temperado, sendo ainda incipientes os trabalhos para germoplasma tropical

(BOHN et al., 1996; RIBAUT et al., 1997, 2007; GROH et al., 1998; SIBOV et al., 2003b; LIMA et al., 2006; SABADIN et al., 2008).

O mapeamento de QTL para produção de grãos e seus componentes em ambientes tropicais poderia identificar QTL que não estão presentes em germoplasma temperado, além de contribuir para o esclarecimento da herança desses caracteres. Para os componentes de produção, tal conhecimento poderia ser útil no desenvolvimento de estratégias de seleção que incorporassem esses caracteres aos programas de melhoramento. Além disso, com a utilização de metodologias estatístico-genéticas que permitem detectar a interação QTL por ambientes (JIANG; ZENG, 1995), foi possível verificar a importância da interação genótipos por ambientes em nível de QTL. O conhecimento da estabilidade dos efeitos genéticos dos QTL nos diferentes ambientes poderia aumentar a probabilidade de sucesso da utilização das informações de mapeamento de QTL na seleção de genótipos superiores nos programas de melhoramento (MOREAU et al., 2004a; LIMA et al., 2006). Portanto, devido ao reduzido número de trabalhos de mapeamento de QTL em germoplasma tropical e a necessidade de um melhor entendimento da interação QTL por ambientes, os objetivos do presente estudo foram mapear QTL para produção de grãos e seus componentes em uma população de milho tropical e avaliar a importância da interação QTL por ambientes para estes caracteres.

2.2 Desenvolvimento

2.2.1 Material e Métodos

2.2.1.1 Material genético

Neste estudo foram utilizadas 256 progênies $F_{2:3}$, obtidas do cruzamento entre as linhagens endogâmicas L14-04B e L08-05F. Essas linhagens são divergentes para diversos caracteres de importância agronômica e pertencem a grupos heteróticos distintos, sendo a L14-04B proveniente da população BR-106, oriunda da EMBRAPA Milho e Sorgo, e a linhagem L08-05F, proveniente da população IG-1, oriunda do programa de melhoramento de milho do Departamento de Genética da ESALQ/USP. Essas linhagens foram cruzadas dando origem a uma

geração F_1, que autofecundada, originou uma população F_2. Plantas dessa população foram posteriormente autofecundadas, dando origem às progênies $F_{2:3}$ avaliadas neste trabalho.

2.2.1.2 Ambientes, delineamento e caracteres analisados

Os experimentos foram avaliados em quatro estações experimentais, próximas à cidade de Piracicaba (22°42'S; 47°37'W), em cinco anos agrícolas: 2002/2003 nas Estações Experimentais (EE) Anhembi, Areão, Caterpillar e Departamento de Genética da ESALQ/USP; 2003/2004 nas EE Anhembi, Caterpillar e Departamento de Genética da ESALQ/USP e 2004/2005, 2005/2006 e 2006/2007 nas EE Anhembi e Departamento de Genética da ESALQ/USP. Cada combinação de local x ano agrícola foi considerada como um ambiente, totalizando 13 ambientes. O delineamento experimental empregado foi o látice simples 16x16 com duas repetições por ambiente. As parcelas foram constituídas por uma linha de 4,0 m com 0,8 m entre linhas e 0,2 m entre plantas. Foram semeadas 50 plantas por parcela sendo realizado desbaste cerca de 30 dias após o plantio deixando-se 20 plantas por parcela, o que correspondeu a uma densidade de 62.500 plantas ha^{-1}.

Os caracteres analisados foram: produção de grãos (PG) da parcela, corrigido para 15,5% de umidade e para o estande médio do experimento, sendo posteriormente transformado em ton ha^{-1}; prolificidade (PROL), correspondente à relação número de espigas pelo número de plantas da parcela, corrigido para o estande médio do experimento (espigas pequenas, mal formadas, com poucos grãos e fora dos padrões da parcela foram reunidas em grupos de duas ou mais e consideradas como uma única espiga); peso de 500 grãos (P500), peso em g, de 500 grãos contados após a debulha das espigas em cada parcela; comprimento de espiga (CE), comprimento médio da espiga, em cm; diâmetro de espiga (DE), diâmetro médio da espiga, em cm; profundidade de grãos (PROF), profundidade média dos grãos, em cm; número de fileiras (NFil), número médio de fileiras de grãos nas espigas e número de grãos por fileira (NGFil), número médio de grãos por fileira nas espigas. Para PG e PROL foram avaliadas todas as plantas da parcela, enquanto que para CE, DE, PROF, NFil e NGFil foi avaliada uma amostra de cinco espigas de cada parcela, sendo a média aritmética da amostra utilizada nas análises. As amostras foram retiradas dentre as cinco espigas mais bem formadas de cada parcela, de forma a facilitar a visualização e as avaliações do número de fileiras e de grãos por fileira.

2.2.1.3. Zoneamento agronômico

Com as médias ajustadas de cada ambiente para PG, obtidas por meio de análise de variância, foi realizado um zoneamento agronômico em que os ambientes foram alocados em grupo de ambientes, segundo metodologia descrita por Bernardo (2002). Brevemente, foram calculadas distâncias entre pares de ambientes, de acordo com a expressão: $D_{jj'} = 2(1-1/n)(1-r_{jj'})$, em que $D_{jj'}$ é a distância entre os ambientes *j* e *j'*, *n* é o número de genótipos avaliados nos ambientes *j* e *j'* (256 progênies) e $r_{jj'}$ é a correlação entre as progênies nos ambientes *j* e *j'*. Com a matriz de distâncias, os ambientes foram alocados em grupos utilizando o método de agrupamento hierárquico de Ward (WARD, 1963), por meio do procedimento *cluster* do programa SAS (SAS INSTITUTE, 2003). De forma complementar, uma análise segundo o modelo AMMI (GAUCH, 1988; ZOBEL; WRIGHT; GAUCH, 1988) foi realizada para verificar a consistência dos grupos formados pela análise de agrupamento.

2.2.1.4. Análises de variância e covariância

Para cada caráter foram realizadas análises de variância individuais para obtenção das médias ajustadas e dos erros efetivos de cada experimento. Posteriormente à alocação dos ambientes em grupos, uma análise de variância foi realizada para cada caráter e grupo de ambiente individualmente, utilizando as médias ajustadas e os quadrados médios dos erros efetivos de cada experimento. A análise de variância conjunta, incluindo os efeitos de grupo de ambientes e progênies por grupo de ambientes, foi realizada utilizando as médias de grupo de ambientes e os erros médios das análises de variância para cada grupo de ambientes e caráter. Todas as análises de variância foram feitas considerando um modelo aleatório e realizadas no procedimento *glm* do programa SAS.

Os seguintes parâmetros genéticos foram estimados para cada caráter com base nas esperanças matemáticas dos quadrados médios da análise de variância conjunta considerando os grupos de ambientes, segundo procedimentos sugeridos por Searle et al. (1992): $\hat{\sigma}_P^2 = (QM_P - QM_{PG})/RG$, em que $\hat{\sigma}_P^2$ é a variância genética de progênies, QM_P é o quadrado médio de progênies, QM_{PG} é o quadrado médio da interação progênies por grupo de ambientes,

R é o número de repetições e G o número de grupo de ambientes; $\hat{\sigma}^2_{\overline{F}} = (QM_P)/RG$ em que $\hat{\sigma}^2_{\overline{F}}$ é a variância fenotípica com base em médias de progênies; $\hat{\sigma}^2_{PG} = (QM_{PG} - QM_E)/R$, em que $\hat{\sigma}^2_{PG}$ é a variância da interação progênies por grupo de ambientes, QM_E é o quadrado médio do resíduo; $\hat{h}^2_{\overline{P}} = \hat{\sigma}^2_P / \hat{\sigma}^2_{\overline{F}}$, em que $\hat{h}^2_{\overline{P}}$ é o coeficiente de herdabilidade com base em médias de progênies. Os intervalos de confiança dos componentes de variância foram calculados a 0,95 de probabilidade, seguindo os procedimentos descritos por Burdick e Graybill (1992). Para as estimativas dos coeficientes de herdabilidade com base em médias foi calculado o intervalo de confiança a 0,95 de probabilidade, como proposto por Knapp; Stroup e Ross (1985).

Análises de covariância foram realizadas para estimar os coeficientes de correlações genéticas e fenotípicas entre pares de caracteres, segundo procedimentos sugeridos por Vencovsky e Barriga (1992). A covariância genética ($\hat{C}ov_{G(xy)}$) e fenotípica ($\hat{C}ov_{\overline{F}(xy)}$) entre os caracteres foram estimadas a partir da análise de covariância conjunta considerando os grupos de ambientes seguindo o mesmo procedimento utilizado para estimar suas respectivas variâncias. As correlações genotípicas e fenotípicas entre os caracteres x e y foram estimadas como $\hat{r}_{G(xy)} = \hat{C}ov_{G(xy)} / \hat{\sigma}_{Gx}\hat{\sigma}_{Gy}$ e $\hat{r}_{\overline{F}(xy)} = \hat{C}ov_{\overline{F}(xy)} / \hat{\sigma}_{\overline{F}x}\hat{\sigma}_{\overline{F}y}$, respectivamente, em que $\hat{\sigma}_G$ e $\hat{\sigma}_{\overline{F}}$ são as raízes quadradas das estimativas das variâncias genética e fenotípica, respectivamente. As significâncias das correlações genéticas foram computadas segundo a metodologia descrita por Falconer e Mackay (1996) e a das correlações fenotípicas segundo Steel e Torrie (1980).

2.2.1.5 Mapa genético

Os procedimentos utilizados para a construção do mapa genético foram previamente descritos por Sibov et al. (2003a). Brevemente, plantas F_2 que deram origem às progênies $F_{2:3}$ foram avaliadas com marcadores microssatélites. O mapa genético foi desenvolvido utilizando o programa MAPMAKER/EXP versão 3.0b (LANDER et al., 1987) com LOD 3.0 e distância máxima entre marcas adjacentes de 50 cM para formar os grupos de ligação. A função de mapeamento de Kosambi (1944) foi utilizada para converter fração de recombinação em distâncias no mapa. Sessenta novos marcadores microssatélites foram adicionados ao mapa de Sibov et al. (2003a), totalizando 177 marcadores distribuídos ao longo dos 10 cromossomos do

milho. O mapa genético possui 2.052 cM de extensão e distância média entre marcadores de 11,6 cM.

2.2.1.6 Mapeamento de QTL

O método de mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes (mCIM), proposto por Jiang e Zeng (1995) no software *QTL Cartographer* (BASTEN et al., 2003), foi utilizado para mapear QTL e testar a significância da interação QTL por grupo de ambientes. As médias de grupo de ambientes para cada caráter foram utilizadas para o mapeamento de QTL. Para PG foi realizado também o mapeamento de QTL para cada grupo de ambientes, utilizando as médias de ambientes, visando comparar as estimativas de número e posição dos QTL mapeados nos diferentes grupos.

O modelo de mapeamento de QTL para as análises utilizando médias de grupo de ambientes foi: $y_{jm} = b_{0m} + b_m^* x_j^* + d_m^* z_j^* + \sum_l^t (b_{lm} x_{jl} + d_{lm} z_{jl}) + e_{jm}$, em que y_{jm} é o valor fenotípico da $j-ésima$ progênie avaliada no $m-ésimo$ grupo de ambiente (j = 1,2,...,256); b_{0m} é o efeito médio do modelo para o grupo de ambiente m; b_m^* é o efeito aditivo do provável QTL referente ao grupo de 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 $i+1$; d_m^* é o efeito de dominância do provável QTL referente ao grupo de 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 $(l = 1,2,...,t)$; 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}; e_{jm} é o efeito residual associado à $j-ésima$ progênie no $m-ésimo$ grupo de ambiente. Os cofatores foram

selecionados para cada grupo de ambiente de acordo com o procedimento de regressão *stepwise* (*forward/backward*) ($p \leq 0,05$), com *walking speed* de 1 cM e *window size* de 10 cM.

Os limites críticos adotados para o mapeamento de QTL, para as análises da interação QTL por grupo de ambientes e para o efeito dos QTL em cada grupo de ambiente foram ajustados para o número de testes independentes em todo o genoma segundo os procedimentos propostos por Vieira et al. (2000). O valor crítico do teste da razão de verossimilhança para o mapeamento de QTL nas análises utilizando médias de grupo de ambientes foi de 19,33, o que corresponde a um LOD de 4,20; e para a interação QTL por grupo de ambientes foi de 14,60, correspondendo a um LOD de 3,17.

A proporção da variância fenotípica explicada pelo *i-ésimo* QTL ($\hat{R}^2_{iF}$) foi calculada conforme proposto por Bohn et al. (1997): $\hat{R}^2_F = \hat{\sigma}^2_G Q_i \big/ \hat{\sigma}^2_{\bar{F}}$, em que $\hat{\sigma}^2_{\bar{F}}$ é a estimativa da variância fenotípica de médias de progênies $F_{2:3}$ e $\hat{\sigma}^2_G Q_i$ é a variância genética do *i-ésimo* QTL em uma população F_2, calculada segundo a expressão $\hat{\sigma}^2_G Q_i = (\hat{a}^2_i/2) + (\hat{d}^2_i/4)$, em que $\hat{a}_i$ e $\hat{d}_i$ são as estimativas dos efeitos aditivo e de dominância, respectivamente, do QTL Q_i. A proporção da variância genética explicada pelo i*–ésimo* QTL (R^2_{iG}) foi calculada como $\hat{R}^2_{iG} = \hat{R}^2_{iF} \big/ \hat{h}^2_{\bar{F}}$, em que $\hat{h}^2_{\bar{F}}$ 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 pela soma dos valores individuais destes, excluindo aqueles cujas distâncias eram inferiores à 50 cM.

A estimativa do grau de dominância para cada QTL mapeado foi obtida como sendo $GD_i = \left|\hat{d}_i\right| \big/ \left|\hat{a}_i\right|$, em que GD_i é a estimativa do grau de dominância para o *i-ésimo* QTL, $\left|\hat{d}_i\right|$ é a estimativa, em módulo, do efeito de dominância do *i-ésimo* QTL e $\left|\hat{a}_i\right|$ é a estimativa, em módulo, do efeito aditivo do *i-ésimo* QTL. O grau médio de dominância (GMD) do conjunto de QTL identificados para um determinado caráter foi estimado como sendo a soma do grau de dominância (GD) de cada QTL individualmente, ponderada pelo respectivo $\hat{R}^2_{iG}$ do QTL. O grau de dominância (GD) foi caracterizado como: aditivo (A) $0,00 \leq GD \leq 0,20$; dominância parcial (DP) $0,21 \leq GD \leq 0,80$; dominância completa (DC) $0,81 \leq GD \leq 1,20$ ou sobredominância (SD) $GD > 1,20$ (STUBER et al., 1987). O sinal dos efeitos aditivos dos QTL foi utilizado para identificar a direção dos alelos favoráveis, sendo que o sinal positivo e negativo indicou que as

linhagens parentais L14-04B e L08-05F contribuíram para o aumento da expressão do caráter, respectivamente.

Visando identificar a coincidência de posições entre os QTL mapeados para os diferentes caracteres e entre grupos de ambientes para PG, foram estimados intervalos de confiança para cada QTL de acordo com o critério estabelecido por Lander e Botstein (1989) denominado *one-LOD support interval*. Quando da ocorrência de sobreposição dos intervalos de confiança para os QTL, considerou-se que esses ocorriam em regiões genômicas indistinguíveis.

2.2.2 Resultados e Discussão

2.2.2.1 Estimativas de parâmetros genéticos e correlações

Tanto a análise de agrupamento dos ambientes quanto a análise AMMI identificaram três grupos de ambientes: grupo 1 (G1) contendo os experimentos conduzidos nos anos de 2002/2003 e 2003/2004; grupo 2 (G2) com os experimentos conduzidos no ano de 2004/2005 e grupo 3 (G3) com os experimentos conduzidos nos anos de 2005/2006 e 2006/2007 (Figura 1 e Anexo A). Os ambientes foram agrupados de acordo com o ano em que os experimentos foram conduzidos (G1 - anos 2002/2003 e 2003/2004, G2 - ano 2004/2005, G3 - anos 2005/2006 e 2006/2007), sugerindo que a interação progênies com anos foi mais pronunciada do que a interação progênies com locais. Isto pode ser explicado, em parte, pelo fato de eventos climáticos normalmente serem semelhantes dentro de uma mesma região em um determinado ano.

Na análise de variância conjunta considerando os grupos de ambientes foram detectadas diferenças altamente significativas ($p \leq 0,01$) para grupo de ambientes e progênies para todos os caracteres. A interação progênies por grupo de ambientes apresentou diferença altamente significativa para PG, porém para os componentes de produção esta interação não foi significativa, exceto para DE. Esses resultados mostram a presença de variabilidade genética para todos os caracteres e que as progênies apresentaram performances diferenciais entre os grupos de ambientes apenas para os caracteres PG e DE. Para PG, as médias das progênies variaram de 2,11 a 10,22 ton ha^{-1}, com média de 4,44 ton ha^{-1} e coeficiente de variação experimental (CV%) de 18,30%, cuja magnitude elevada deve-se à média baixa das progênies $F_{2:3}$, as quais são endogâmicas. Apesar da magnitude mais elevada do CV% para PG, este valor encontra-se próximo dos valores reportados para este tipo de progênie (LIMA et al., 2006; SABADIN et al.,

2008). Os demais caracteres apresentaram CV% mais baixos e com valores compatíveis com aqueles reportados na literatura (HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988; LIMA et al., 2006; SABADIN et al., 2008) (Tabela 1).

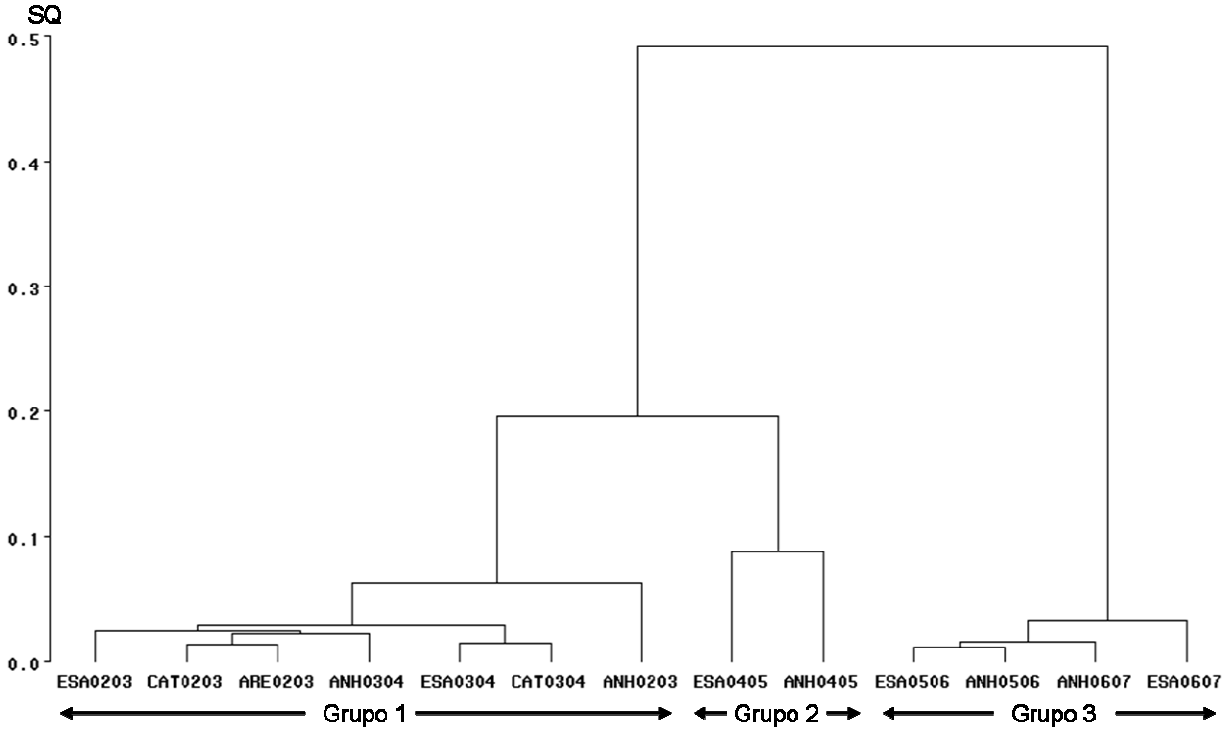


Figura 1 - Classificação dos ambientes em grupos de ambientes com base nas distâncias entre pares de ambientes. O nome do ambiente está indicado por prefixo do local (ANH - Anhembi, ARE - Areão, CAT - Caterpillar, ESA - Esalq), seguido pelo ano de avaliação (0203 - 2002/2003, 0304 - 2003/2004, 0405 - 2004/2005, 0506 - 2005/2006, 0607 - 2006/2007). O eixo vertical corresponde à soma de quadrados (SQ) acumulada dentro de grupos

As variâncias de progênies foram significativas para todos os caracteres e muito superiores às da interação progênies por grupo de ambientes, quando estas foram detectadas. Da mesma forma, os coeficientes de herdabilidade ao nível de médias de progênies apresentaram magnitudes elevadas para todos os caracteres, sendo de 84,74% para PG e variando de 81,12% a 92,12% para os componentes de produção. Estes valores elevados dos coeficientes de herdabilidade decorrem da forma de estimação do coeficiente de herdabilidade, que foi efetuada utilizando-se médias de progênies $F_{2:3}$, minimizando a contribuição dos componentes $\hat{\sigma}^2_E$ e $\hat{\sigma}^2_{PA}$ sobre a $\hat{\sigma}^2_{\bar{F}}$ e, consequentemente, obtendo estimativas mais elevadas do que as reportadas na literatura (Tabela 2).

Tabela 1 - Análise de variância conjunta considerando os grupos de ambientes (G), determinados pela análise de agrupamento, coeficiente de variação experimental (CV), médias gerais, intervalo de confiança (IC)[1] e intervalo de variação das médias das progênies para produção de grãos e seus componentes

Caracteres[b]		Quadrados médios[a]							
		PG	PROL	P500	CE	DE	PROF	NFil	NGFil
FV	GL								
Grupos (G)	2	875,63**	233,54**	46978,65**	215,38**	1298,53**	209,45**	36,89**	1920,97**
Prog. (P)	255	8,56**	10,86**	845,09**	4,02**	25,13**	2,28**	5,56**	38,49**
G x P	510	1,31**	2,05	110,77	0,69	3,13*	0,34	0,44	6,94
E. Médio	2912	0,66	2,37	162,86	0,80	2,76	0,42	0,48	6,83
CV (%)		18,30	16,99	9,75	6,31	4,39	8,18	5,99	9,13
Médias		4,44	0,91	130,88	14,18	3,79	0,79	11,59	28,62
IC		3,39; 5,49	0,77; 1,04	121,22; 140,54	13,42; 14,95	3,63; 3,95	0,74; 0,84	10,99; 12,20	26,20; 31,04
IV		2,11; 10,22	0,54; 1,35	93,09; 158,93	11,90; 16,31	3,34; 4,40	0,60; 0,98	9,10; 14,98	21,08; 35,88
L14-04B[c]		6,79	1,25	153,66	13,90	3,69	0,76	9,73	29,14
IC		5,09; 8,48	1,02; 1,48	126,77; 180,54	11,61; 16,20	3,08; 4,29	0,63; 0,89	8,08; 11,39	22,50; 35,79
L08-05F[c]		1,55	0,57	100,72	12,27	3,56	0,66	13,48	21,95
IC		0,97; 2,12	0,48; 0,67	92,01; 109,43	11,37; 13,17	3,41; 3,71	0,59; 0,73	13,11; 13,85	19,02; 24,88

[1] Intervalo de confiança com $\alpha = 95\%$ de probabilidade. [a] PROL, DE e PROF x10^2. [b] PG - produção de grãos (ton ha^{-1}); PROL - prolificidade (espiga planta^{-1}); P500 - peso de 500 grãos (g); CE - comprimento de espiga (cm); DE - diâmetro de espiga (cm); PROF - profundidade de grão (cm); NFil - número de fileiras de grãos na espiga; NGFil - número de grãos por fileira. [c] Linhagens parentais avaliadas em 9 ambientes nos anos agrícolas 2003/2004, 2004/2005, 2005/2006 e 2006/2007.
* ,**, significativo a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste *F*.

Tabela 2 - Estimativas das variâncias fenotípicas ($\hat{\sigma}^2_{\bar{F}}$), de progênies ($\hat{\sigma}^2_{P}$), interação progênies x grupo de ambientes ($\hat{\sigma}^2_{PG}$), coeficiente de herdabilidade para médias de progênies ($\hat{h}^2_{\bar{P}}$) e intervalos de confiança (IC)[1] correspondentes na análise conjunta considerando os grupos de ambientes para produção de grãos e seus componentes

Caráter[a]	$\hat{\sigma}^2_{\bar{F}}$	$\hat{\sigma}^2_{P}$	$\hat{\sigma}^2_{P\times G}$	$\hat{h}^2_{\bar{P}}(\%)$
PG	1,43 (1,21; 1,71)	1,21 (0,99; 1,50)	0,32 (0,25; 0,42)	84,74 (81,04; 87,62)
PROL[b]	1,81 (1,53; 2,17)	1,47 (1,20; 1,84)	0,00	81,12 (0,76; 0,85)
P500	140,85 (119,27; 168,89)	122,39 (101,12; 151,18)	0,00	86,89 (83,72; 89,37)
CE	0,67 (0,57; 0,80)	0,55 (0,45; 0,69)	0,00	82,72 (78,53; 85,98)
DE[b]	4,19 (3,55; 5,02)	3,67 (3,03; 4,52)	0,19 (0,08; 0,90)	87,53 (84,51; 89,88)
PROF[c]	3,80 (3,22; 4,56)	3,24 (2,67; 4,03)	0,00	85,27 (81,71; 88,05)
NFil	0,93 (0,78; 1,11)	0,85 (0,70; 1,06)	0,00	92,12 (90,21; 93,61)
NGFil	6,41 (5,43; 7,69)	5,26 (4,29; 6,59)	0,05 (0,01; 56,96)	81,96 (77,59; 85,37)

[1] Intervalos de confiança com $\alpha =$ 95% de probabilidade.

[a] PG - produção de grãos; PROL - prolificidade; P500 - peso de 500 grãos; CE - comprimento de espiga; DE - diâmetro de espiga; PROF - profundidade de grão; NFil - número de fileiras de grãos na espiga; NGFil - número de grãos por fileira. [b] x 10^2; [c] x 10^3.

As estimativas dos coeficientes de correlação genética ($\hat{r}_G$) e fenotípica ($\hat{r}_{\bar{F}}$) entre os caracteres foram altamente significativas e positivas ($p \leq 0{,}01$) entre PG e os caracteres PROL (0,81 e 0,78), CE (0,58 e 0,56), DE (0,68 e 0,68), PROF (0,73 e 0,71) e NGFil (0,81 e 0,78), respectivamente; e altamente significativa ($p \leq 0{,}01$) para $\hat{r}_{\bar{F}}$ entre PG e os caracteres P500 (0,30) e NFil (0,31). Em geral, os componentes de produção mais correlacionados com PG foram, em ordem decrescente, PROL, NGFil, PROF, DE e CE. Esta associação está de acordo com as estimativas de correlação obtidas em outros trabalhos, que reportam valores de $\hat{r}_G$ entre PG e PROL superiores a 0,80, valores de $\hat{r}_G$ variando de 0,29 a 0,76 entre PG e CE, 0,28 a 0,60 entre PG e DE, 0,15 a 0,73 entre PG e PROF e de 0,43 a 0,73 entre PG e NGFil (HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988; ARIAS; SOUZA JÚNIOR; TAKEDA, 1999; BENTO, 2006; SABADIN et al., 2008). Esses resultados sugerem que a seleção indireta para PG com base nos

componentes de produção PROL, NGFil, PROF, DE e CE poderia ser utilizada para aumentar a PG (Tabela 3).

Tabela 3 - Valores e significâncias dos coeficientes de correlação genética $(\hat{r}_G)$, acima da diagonal, e fenotípica $(\hat{r}_{\bar{F}})$, abaixo da diagonal, entre diversos caracteres

Caráter[a]	PG	PROL	P500	CE	DE	PROF	NFil	NGFil
PG	..	0,81**	0,29^{ns}	0,58**	0,68**	0,73**	0,31^{ns}	0,81**
PROL	0,78**	..	0,04^{ns}	0,40*	0,25^{ns}	0,39*	0,05^{ns}	0,60**
P500	0,30**	0,05^{ns}	..	0,36*	0,24^{ns}	0,28^{ns}	-0,35*	0,03^{ns}
CE	0,56**	0,38**	0,35**	..	0,16^{ns}	0,20^{ns}	-0,05^{ns}	0,67**
DE	0,68**	0,26**	0,27**	0,22**	..	0,79**	0,64**	0,47**
PROF	0,71**	0,38**	0,31**	0,24**	0,79**	..	0,36*	0,62**
NFil	0,31**	0,07^{ns}	-0,32**	-0,02^{ns}	0,64**	0,36**	..	0,15^{ns}
NGFil	0,78**	0,56**	0,06^{ns}	0,68**	0,49**	0,61**	0,16*	..

[a] PG - produção de grãos; PROL - prolificidade; P500 - peso de 500 grãos; CE - comprimento de espiga; DE - diâmetro de espiga; PROF - profundidade de grãos; NFil - número de fileiras por espiga; NGFil - número de grãos por fileira.
*, **, significativo a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste *t*.

2.2.2.2 Mapeamento de QTL para produção de grãos

Foram mapeados 25 QTL para o G1, dois para o G2 e 22 para o G3, totalizando 49 QTL. A distribuição dos QTL nos cromossomos diferiu quanto ao grupo de ambientes, pois 62% dos QTL mapeados no G1 estavam distribuídos nos cromossomos 1 e 2, 100% dos QTL mapeados no G2 localizaram-se nos cromossomos 4 e 10, e 77% dos QTL mapeados no G3 estavam distribuídos nos cromossomos 3, 4, 5 e 8. Apenas 12% dos QTL mapeados foram coincidentes entre dois grupos de ambientes (cinco QTL entre o G1 e G3 e um QTL entre o G2 e G3), sendo que nenhum QTL foi coincidente nos três grupos, indicando que a maioria dos QTL mapeados foi específico para cada grupo de ambientes (Anexos B, C e D).

Na análise considerando os grupos de ambientes foram mapeados apenas 9 QTL, dois QTL distribuídos nos cromossomos 2 e 4 e um QTL nos cromossomos 3, 5, 7, 9 e 10, sendo que a maioria dos QTL foi mapeado em pelo menos um grupo de ambientes. Como foram utilizadas médias de grupos de ambientes, esta análise detectou apenas os QTL estáveis para cada grupo de ambientes. Neste caso, o grupo de ambientes foi considerado como um ambiente “médio”,

representando a média das condições ambientais dos ambientes de cada grupo, o que provavelmente explica o menor número de QTL mapeados, quando comparado às análises de grupos individuais. A variância fenotípica explicada pelos QTL foi baixa (menor que 5%), demonstrando a predominância de QTL com efeitos de baixa magnitude. A proporção da variância fenotípica e genética total explicada pelos QTL foi de 19,58% e 23,10%, respectivamente, mostrando que apenas parte dos QTL que controlam o caráter foram mapeados. Os efeitos aditivos dos QTL variaram de -0,37 ton ha^{-1} a 0,19 ton ha^{-1} e os de dominância de -0,28 ton ha^{-1} a 0,30 ton ha^{-1}, sendo que os alelos favoráveis de cinco QTL foram provenientes da linhagem parental L08-05F e de quatro QTL provenientes da linhagem L14-04B (Tabela 4).

O grau de dominância dos QTL variou de aditivo a sobredominância, sendo o grau médio de dominância de 1,74, indicando sobredominância. Apesar de a sobredominância ser relatada em estudos de mapeamento de QTL para PG em milho temperado e tropical (STUBER et al., 1992; BOHN et al., 1996; AGRAMA et al., 1999; LIMA et al., 2006), o método de mapeamento empregado neste trabalho (mCIM) admite apenas um QTL por intervalo. Em populações $F_{2:3}$, que apresentam alto desequilíbrio de ligação, QTL com efeitos de sobredominância devem ser considerados com cautela, pois estes podem ser, na realidade, resultado de vários QTL ligados em fase de repulsão que apresentam um efeito total equivalente ao da sobredominância, neste caso, uma pseudo-sobredominância (LU; ROMERO-SEVERSON; BERNARDO, 2003; LIMA et al., 2006).

Tabela 4 - QTL mapeados considerando os grupos de ambientes para produção de grãos: Posição no genoma, grupo de ambientes nos quais foi detectada a presença do QTL, valor do teste da razão de verossimilhança (TRV) para o efeito do QTL e da interação, efeitos genéticos, tipo de interação alélica[1], direção do alelo favorável e proporção da variância fenotípica $\left(R_F^2\right)$ e genética $\left(R_G^2\right)$ individual e total explicadas pelos QTL

QTL[a]	Posição			Grupo de ambientes[c]	TRV		Efeito genético		Ação gênica		Direção	R_F^2%	R_G^2%
	Bin	cM	Marcador[b]		Conj.	Int.[d]	a	d	GD	Tipo			
qpg2a	2.02	7,99	bnlg1017	1	22,48	17,63	0,07	-0,22	3,30	SD	L 14-04B	0,96	1,14
qpg2b	2.04	81,18	bnlg0381		19,50	1,57	-0,37	0,04	0,10	AD	L 08-05F	4,87	5,75
qpg3	3.05	63,12	bnlg602		19,53	14,32	0,03	-0,28	10,89	SD	L 14-04B	1,39	1,64
qpg4a	4.04	50,88	umc1652		21,78	13,33	-0,24	0,19	0,78	DP	L 08-05F	2,63	3,11
qpg4b	4.06	60,34	bnlg0252	3	28,33	27,99	-0,06	0,00	0,05	AD	L 08-05F	0,11	0,13
qpg5	5.02	53,22	phi0113	2	21,02	15,37	0,08	0,30	3,61	SD	L 14-04B	1,85	2,18
qpg7	7.00	1,01	umc1426	1, 2	24,35	17,26	0,19	0,18	0,96	DC	L 14-04B	1,86	2,20
qpg9	9.03	70,53	bnlg0430	1, 2, 3	28,10	15,33	-0,28	0,28	1,00	DC	L 08-05F	4,20	4,96
qpg10	10.07	149,74	umc1038	2, 3	31,07	25,60	-0,22	0,09	0,40	DP	L 08-05F	1,81	2,13
								GMD	**1,74**	**SD**	**TOTAL**	**19,58**	**23,10**

[a] Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (qpg), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e de letra discriminando os vários QTL mapeados em um mesmo cromossomo.
[b] Marcador a esquerda do intervalo em que o QTL foi mapeado.
[c] Grupo de ambientes: Grupo 1 (ESALQ 02/03, Caterpillar 02/03, Areão 02/03, Anhembi 02/03, ESALQ 03/04, Caterpillar 03/04, Anhembi 03/04); Grupo 2 (ESALQ 04/05, Anhembi 04/05); Grupo 3 (ESALQ 05/06, Anhembi 05/06, ESALQ 06/07, Anhembi 06/07).
[d] Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTL x grupo de ambientes.
[1] AD - aditiva; DP - dominância parcial; DC - dominância completa; SD - sobredominância.

2.2.2.3 Mapeamento de QTL para os componentes de produção

Foram mapeados 9, 14, 7, 9, 14, 17 e 8 QTL para PROL, P500, CE, DE, PROF, NFil e NGFil, respectivamente. A proporção da variância fenotípica e genética total explicada pelos QTL variou de 25,96% e 31,38% para CE a 62,05% e 67,36% para NFil, respectivamente. A linhagem L08-05 contribuiu com a maioria dos alelos favoráveis para PROL, P500, CE, DE e PROF e a L14-04 para NFil e NGFil. Metade dos QTL mapeados para CE, DE e PROF localizaram-se nos cromossomos 2 e 5, indicando que estes cromossomos estão envolvidos na expressão de caracteres relacionados à dimensão da espiga. Para a maioria dos componentes de produção foi constatada dominância parcial ou completa, sendo que para P500 e PROF foi observada sobredominância (Tabelas 5 a 9).

Em geral, os QTL mapeados para os componentes de produção explicaram pouco da variância fenotípica, embora tenha ocorrido um QTL para os caracteres PROL, P500, DE e NGFil, e dois QTL para PROF e NFil que explicaram acima de 10%. Trabalhos na literatura têm reportado resultados semelhantes utilizando o mapeamento por intervalo composto (CIM), nos quais se observam a predominância de QTL com efeitos genéticos de baixa magnitude, porém com alguns QTL de efeitos mais elevados (YAN et al., 2006; LIMA et al., 2006; SABADIN et al., 2008; LI et al., 2009). QTL explicando acima de 10% da variância fenotípica foram reportados para NFil e NGFil (Yan et al., 2006), PROL (Lima et al., 2006), DE e NFil (SABADIN et al., 2008) e P500, DE, NFil e NGFil (Li et al., 2009).

Tabela 5 - QTL mapeados para prolificidade e número de grãos por fileira. Posição no genoma, grupo de ambientes nos quais foi detectada a presença do QTL, valor do teste da razão de verossimilhança (TRV) para o efeito do QTL e da interação, efeitos genéticos, tipo de interação alélica[1], direção do alelo favorável e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) individual e total explicadas pelos QTL

QTL[a]	Posição			Grupo de ambientes[c]	TRV		Efeito genético[e]		Ação gênica		Direção	R_F^2 %	R_G^2 %
	Bin	cM	Marcador[b]		Conj.	Int.[d]	a	d	GD	Tipo			
qprol1	1.03	74,59	umc1021	1, 3	20,95	5,76	-4,31	1,93	0,45	DP	L 08-05F	5,64	6,95
qprol2a	2.03	45,92	bnlg2248	1, 2	19,70	13,24	-2,24	0,98	0,44	DP	L 08-05F	1,52	1,87
qprol2b	2.04	65,18	bnlg0381	1, 2	27,09	15,93	-3,38	2,03	0,60	DP	L 08-05F	3,72	4,58
qprol3	3.04	56,12	bnlg602	2	27,79	26,62	-0,22	-1,29	5,88	SD	L 08-05F	0,24	0,30
qprol4a	4.03	28,41	umc2082	1, 3	20,97	11,78	-2,62	2,16	0,83	DC	L 08-05F	2,54	3,13
qprol4b	4.06	57,34	bnlg0252	2	24,79	23,62	-1,01	0,58	0,58	DP	L 08-05F	0,33	0,40
qprol5a	5.00	1,01	umc1240	1, 3	19,47	8,20	-3,65	0,04	0,01	AD	L 08-05F	3,69	4,55
qprol5b	5.02	43,61	umc1587	2, 3	22,26	13,91	-0,83	4,60	5,58	SD	L 08-05F	3,12	3,84
qprol7	7.04	159,94	dupssr13	1, 2, 3	28,84	3,97	-6,85	5,02	0,73	DP	L 08-05F	16,42	20,24
								GMD	**1,04**	**DC**	**TOTAL**	**32,24**	**39,74**
qngfil2	2.06	148,44	umc1080	1, 3	30,53	23,16	0,47	-0,66	1,40	SD	L 14-04B	3,38	4,13
qngfil3a	3.04	64,12	bnlg602	2, 3	21,73	15,09	0,38	-0,48	1,27	SD	L 14-04B	2,03	2,48
qngfil3b	3.05	67,97	bnlg0420		22,55	13,74	0,45	-0,53	1,18	DC	L 14-04B	2,65	3,23
qngfil3c	3.05	71,35	mmc0022		21,82	13,32	0,48	-0,49	1,03	DC	L 14-04B	2,73	3,33
qngfil4	4.01	0,01	umc1276		34,19	7,67	-0,27	1,23	4,48	SD	L 08-05F	6,45	7,87
qngfil5	5.04	103,56	bnlg1892		19,71	9,83	-0,55	-0,48	0,88	DC	L 08-05F	3,25	3,96
qngfil7	7.00	14,01	umc1426		23,83	7,55	0,98	-0,39	0,39	DP	L 14-04B	8,14	9,93
qngfil10	10.07	149,74	umc1038	1, 2, 3	49,70	19,69	-1,35	0,04	0,03	AD	L 08-05F	14,30	17,45
								GMD	**1,13**	**DC**	**TOTAL**	**38,25**	**46,67**

[a] Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (qprol - QTL para prolificidade e qngfil - QTL para número de grãos por fileira), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e de letra discriminando os vários QTL mapeados em um mesmo cromossomo.
[b] Marcador a esquerda do intervalo em que o QTL foi mapeado.
[c] Grupo de ambientes: Grupo 1 (ESALQ 02/03, Caterpillar 02/03, Areão 02/03, Anhembi 02/03, ESALQ 03/04, Caterpillar 03/04, Anhembi 03/04); Grupo 2 (ESALQ 04/05, Anhembi 04/05); Grupo 3 (ESALQ 05/06, Anhembi 05/06, ESALQ 06/07, Anhembi 06/07).
[d] Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTL x grupo de ambientes.
[e] x 10^2 para prolificidade.
[1] AD - aditiva; DP - dominância parcial; DC - dominância completa; SD - sobredominância.

Tabela 6 - QTL mapeados para peso de 500 grãos. Posição no genoma, grupo de ambientes nos quais foi detectada a presença do QTL, valor do teste da razão de verossimilhança (TRV) para o efeito do QTL e da interação, efeitos genéticos, tipo de interação alélica[1], direção do alelo favorável e proporção da variância fenotípica $\left(R_F^2\right)$ e genética $\left(R_G^2\right)$ individual e total explicadas pelos QTL

QTL[a]	Posição			Grupo de ambientes[c]	TRV		Efeito genético		Ação gênica		Direção	R_F^2%	R_G^2%
	Bin	cM	Marcador[b]		Conj.	Int.[d]	a	d	GD	Tipo			
qp500-1a	1.02	39,49	bnlg1627		26,65	5,69	-3,51	-2,51	0,72	DP	L 08-05F	5,50	6,33
qp500-1b	1.06	160,35	umc1508		31,81	13,80	3,38	-2,68	0,79	DP	L 14-04B	5,34	6,14
qp500-1c	1.07	199,71	bnlg0615		34,68	11,90	-3,87	0,10	0,03	AD	L 08-05F	5,31	6,11
qp500-1d	1.07	216,65	umc1128	1, 3	26,71	16,02	-2,68	-0,22	0,08	AD	L 08-05F	2,56	2,95
qp500-2a	2.02	21,39	umc1265		32,97	10,21	-3,28	-5,28	1,61	SD	L 08-05F	8,76	10,08
qp500-2b	2.03	34,99	bnlg0125		27,71	10,67	-2,74	-4,57	1,67	SD	L 08-05F	6,36	7,32
qp500-2c	2.03	41,15	umc1845		21,24	3,52	-2,24	-4,60	2,05	SD	L 08-05F	5,54	6,37
qp500-2d	2.03	43,12	umc1776		19,70	2,54	-2,10	-4,61	2,19	SD	L 08-05F	5,35	6,15
qp500-2e	2.06	57,18	bnlg0381		20,98	2,80	-2,83	-4,93	1,74	SD	L 08-05F	7,16	8,24
qp500-3	3.08	158,96	umc1320		29,19	9,01	3,28	-3,98	1,21	SD	L 14-04B	6,63	7,63
qp500-4a	4.03	40,41	umc2082		22,09	12,60	-2,38	6,32	2,66	SD	L 08-05F	9,09	10,46
qp500-4b	4.06	57,34	bnlg0252		23,50	9,71	-3,42	-1,89	0,55	DP	L 08-05F	4,78	5,50
qp500-5a	5.03	86,54	umc1056	1, 2	26,49	18,50	3,61	-2,55	0,71	DP	L 14-04B	5,78	6,65
qp500-5b	5.04	116,56	bnlg1892		23,74	6,75	5,69	-1,13	0,20	AD	L 14-04B	11,73	13,50
								GMD	**1,22**	**SD**	**TOTAL**	**49,60**	**57,08**

[a] Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (qp500), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e de letra discriminando os vários QTL mapeados em um mesmo cromossomo.
[b] Marcador a esquerda do intervalo em que o QTL foi mapeado.
[c] Grupo de ambientes: Grupo 1 (ESALQ 02/03, Caterpillar 02/03, Areão 02/03, Anhembi 02/03, ESALQ 03/04, Caterpillar 03/04, Anhembi 03/04); Grupo 2 (ESALQ 04/05, Anhembi 04/05); Grupo 3 (ESALQ 05/06, Anhembi 05/06, ESALQ 06/07, Anhembi 06/07).
[d] Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTL x grupo de ambientes.
[1] AD - aditiva; DP - dominância parcial; DC - dominância completa; SD - sobredominância.

Tabela 7 - QTL mapeados para comprimento e diâmetro de espiga. Posição no genoma, grupo de ambientes nos quais foi detectada a presença do QTL, valor do teste da razão de verossimilhança (TRV) para o efeito do QTL e da interação, efeitos genéticos, tipo de interação alélica[1], direção do alelo favorável e proporção da variância fenotípica $\left(R_F^2\right)$ e genética $\left(R_G^2\right)$ individual e total explicadas pelos QTL

QTL[a]	Posição			Grupo de ambientes[c]	TRV		Efeito genético[e]		Ação gênica		Direção	R_F^2%	R_G^2%
	Bin	cM	Marcador[b]		Conj.	Int.[d]	a	d	GD	Tipo			
qce2a	2.02	18,39	umc1265		25,45	12,95	-0,28	0,11	0,39	DP	L 08-05F	6,26	7,57
qce2b	2.02	30,36	bnlg2277		30,90	5,07	-0,29	0,15	0,52	DP	L 08-05F	6,88	8,32
qce2c	2.07	181,74	umc2129	2	22,03	17,55	0,16	-0,10	0,60	DP	L 14-04B	2,25	2,72
qce4	4.03	32,41	umc2082	1, 3	23,31	15,87	-0,16	-0,13	0,78	DP	L 08-05F	2,58	3,12
qce5	5.04	102,56	bnlg1892		21,41	12,82	-0,18	-0,10	0,57	DP	L 08-05F	2,92	3,53
qce6	6.03	93,09	umc1887		19,46	12,12	0,15	0,17	1,17	DC	L 14-04B	2,77	3,35
qce10	10.07	149,74	umc1038		21,61	7,14	-0,33	-0,12	0,38	DP	L 08-05F	8,55	10,33
								GMD	**0,55**	**DP**	**TOTAL**	**25,96**	**31,38**
qde2	2.00	0,01	umc1165	1	25,08	20,86	2,35	-2,35	1,00	DC	L 14-04B	0,99	1,13
qde4	4.10	155,46	umc1532		19,70	19,58	0,41	-0,38	0,92	DC	L 14-04B	0,03	0,03
qde5a	5.06	192,01	bnlg278		19,73	11,74	-1,23	-5,57	4,54	SD	L 08-05F	2,03	2,32
qde5b	5.07	264,66	bnlg1711		31,83	2,53	7,97	-2,41	0,30	DP	L 14-04B	7,93	9,06
qde7	7.00	8,01	umc1426		22,43	6,72	6,99	1,49	0,21	DP	L 14-04B	5,97	6,82
qde8	8.02	42,67	umc1034		24,13	9,46	-2,37	10,20	4,30	SD	L 08-05F	6,88	7,86
qde9a	9.03	64,53	bnlg0430		28,81	8,77	-8,22	3,35	0,41	DP	L 08-05F	8,74	9,98
qde9b	9.04	74,67	umc1107		25,18	13,97	-5,71	2,86	0,50	DP	L 08-05F	4,39	5,01
qde10	10.05	147,89	umc1506		34,68	13,37	-8,95	2,89	0,32	DP	L 08-05F	10,07	11,50
								GMD	**1,12**	**DC**	**TOTAL**	**42,63**	**48,69**

[a] Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (qce - QTL para comprimento de espiga e qde - QTL para diâmetro de espiga), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e de letra discriminando os vários QTL mapeados em um mesmo cromossomo.
[b] Marcador a esquerda do intervalo em que o QTL foi mapeado.
[c] Grupo de ambientes: Grupo 1 (ESALQ 02/03, Caterpillar 02/03, Areão 02/03, Anhembi 02/03, ESALQ 03/04, Caterpillar 03/04, Anhembi 03/04); Grupo 2 (ESALQ 04/05, Anhembi 04/05); Grupo 3 (ESALQ 05/06, Anhembi 05/06, ESALQ 06/07, Anhembi 06/07).
[d] Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTL x grupo de ambientes.
[e] x 10^2 para diâmetro de espiga.
[1] AD - aditiva; DP - dominância parcial; DC - dominância completa; SD - sobredominância.

Tabela 8 - QTL mapeados para profundidade de grão. Posição no genoma, grupo de ambientes nos quais foi detectada a presença do QTL, valor do teste da razão de verossimilhança (TRV) para o efeito do QTL e da interação, efeitos genéticos, tipo de interação alélica[1], direção do alelo favorável e proporção da variância fenotípica $\left(R_F^2\right)$ e genética $\left(R_G^2\right)$ individual e total explicadas pelos QTL

QTL[a]	Posição			Grupo de ambientes[c]	TRV		Efeito genético[e]		Ação gênica		Direção	R_F^2%	R_G^2%
	Bin	cM	Marcador[b]		Conj.	Int.[d]	a	d	GD	Tipo			
qprof1a	1.00	8,01	umc1177	1, 3	32,16	20,45	-1,46	0,21	0,14	AD	L 08-05F	2,84	3,33
qprof1b	1.01	13,14	bnlg1014	1, 3	30,72	15,72	-1,58	0,03	0,02	AD	L 08-05F	3,28	3,84
qprof1c	1.04	75,16	bnlg2238		31,46	10,72	-0,20	2,75	13,79	SD	L 08-05F	5,01	5,87
qprof2a	2.00	0,01	umc1165	1	31,45	30,25	0,59	-0,07	0,12	AD	L 14-04B	0,46	0,54
qprof2b	2.02	4,23	bnlg1338		21,92	21,73	0,06	0,27	4,92	SD	L 14-04B	0,05	0,06
qprof2c	2.02	8,99	bnlg1017		21,31	21,09	-0,04	0,33	9,40	SD	L 08-05F	0,07	0,09
qprof2d	2.02	12,39	umc1265	1	21,40	20,10	-0,51	0,08	0,15	AD	L 08-05F	0,35	0,41
qprof5a	5.00	7,08	umc2292	3	26,58	16,58	-1,37	-0,99	0,72	DP	L 08-05F	3,11	3,65
qprof5b	5.04	102,56	bnlg1892		24,52	11,96	1,80	0,44	0,25	DP	L 14-04B	4,37	5,13
qprof5c	5.06	188,00	mmc0481		19,45	3,11	0,28	-2,65	9,40	SD	L 14-04B	4,72	5,54
qprof5d	5.06	195,00	umc1524		24,03	5,81	0,36	-2,66	7,45	SD	L 14-04B	4,82	5,65
qprof9a	9.03	67,53	bnlg0430		29,15	7,50	-2,41	2,10	0,87	DC	L 08-05F	10,50	12,32
qprof9b	9.04	73,67	umc1107		27,43	11,45	-1,98	1,45	0,74	DP	L 08-05F	6,52	7,64
qprof10	10.05	146,89	umc1506		31,22	10,62	-2,88	0,41	0,14	AD	L 08-05F	11,04	12,95
								GMD	**2,97**	**SD**	**TOTAL**	**42,60**	**49,95**

[a] Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (qprof), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e de letra discriminando os vários QTL mapeados em um mesmo cromossomo.
[b] Marcador a esquerda do intervalo em que o QTL foi mapeado.
[c] Grupo de ambientes: Grupo 1 (ESALQ 02/03, Caterpillar 02/03, Areão 02/03, Anhembi 02/03, ESALQ 03/04, Caterpillar 03/04, Anhembi 03/04); Grupo 2 (ESALQ 04/05, Anhembi 04/05); Grupo 3 (ESALQ 05/06, Anhembi 05/06, ESALQ 06/07, Anhembi 06/07).
[d] Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTL x grupo de ambientes.
[e] x 10^2.
[1] AD - aditiva; DP - dominância parcial; DC - dominância completa; SD - sobredominância.

Tabela 9 - QTL mapeados para número de fileiras. Posição no genoma, grupo de ambientes nos quais foi detectada a presença do QTL, valor do teste da razão de verossimilhança (TRV) para o efeito do QTL e da interação, efeitos genéticos, tipo de interação alélica[1], direção do alelo favorável e proporção da variância fenotípica $\left(R_F^2\right)$ e genética $\left(R_G^2\right)$ individual e total explicadas pelos QTL

QTL[a]	Posição			Grupo de ambientes[c]	TRV		Efeito genético		Ação gênica		Direção	R_F^2%	R_G^2%
	Bin	cM	Marcador[b]		Conj.	Int.[d]	a	d	GD	Tipo			
qnfil1a	1.04	75,16	bnlg2238		31,37	7,09	0,13	0,40	3,10	SD	L 14-04B	5,27	5,72
qnfil1b	1.05	103,09	umc2025		34,56	10,94	0,29	0,05	0,18	AD	L 14-04B	4,76	5,17
qnfil1c	1.05	123,96	umc1601		23,64	3,85	0,33	-0,08	0,23	DP	L 14-04B	5,93	6,44
qnfil1d	1.06	180,61	umc1035		19,93	1,66	0,31	0,16	0,52	DP	L 14-04B	5,79	6,28
qnfil2a	2.03	34,99	bnlg0125		43,33	10,21	0,38	0,10	0,27	DP	L 14-04B	8,23	8,93
qnfil2b	2.03	45,12	umc1776		34,00	3,91	0,36	0,17	0,48	DP	L 14-04B	7,61	8,26
qnfil2c	2.03	49,45	dupssr27		35,31	6,28	0,35	0,21	0,60	DP	L 14-04B	7,89	8,56
qnfil5a	5.07	262,44	phi0128		23,77	2,99	0,32	0,01	0,02	AD	L 14-04B	5,47	5,94
qnfil5b	5.07	266,66	bnlg1711		23,96	2,23	0,32	0,00	0,00	AD	L 14-04B	5,49	5,96
qnfil6	6.05	153,14	nc0013		19,94	3,50	-0,31	-0,15	0,47	DP	L 08-05F	5,87	6,37
qnfil7	7.00	19,01	umc1426		19,69	6,02	0,34	0,00	0,01	AD	L 14-04B	6,16	6,68
qnfil8	8.05	112,62	umc2378		28,19	3,47	0,37	-0,03	0,08	AD	L 14-04B	7,58	8,22
qnfil9a	9.01	20,01	umc2393		19,50	13,28	0,22	0,22	1,02	DC	L 14-04B	3,89	4,22
qnfil9b	9.02	26,56	dupssr06	1, 3	22,95	17,88	0,17	0,19	1,14	DC	L 14-04B	2,56	2,78
qnfil10a	10.02	81,46	umc2069		26,68	2,20	0,48	-0,14	0,29	DP	L 14-04B	13,12	14,25
qnfil10b	10.03	90,74	bnlg0640		24,56	2,36	0,41	-0,14	0,34	DP	L 14-04B	9,45	10,26
qnfil10c	10.04	100,83	bnlg1526		25,72	3,19	0,45	-0,14	0,31	DP	L 14-04B	11,63	12,62
								GMD	**0,46**	**DP**	**TOTAL**	**62,05**	**67,36**

[a] Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (qnfil), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e de letra discriminando os vários QTL mapeados em um mesmo cromossomo.
[b] Marcador a esquerda do intervalo em que o QTL foi mapeado.
[c] Grupo de ambientes: Grupo 1 (ESALQ 02/03, Caterpillar 02/03, Areão 02/03, Anhembi 02/03, ESALQ 03/04, Caterpillar 03/04, Anhembi 03/04); Grupo 2 (ESALQ 04/05, Anhembi 04/05); Grupo 3 (ESALQ 05/06, Anhembi 05/06, ESALQ 06/07, Anhembi 06/07).
[d] Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTL x grupo de ambientes.
[1] AD - aditiva; DP - dominância parcial; DC - dominância completa; SD - sobredominância.

2.2.2.4 Interação QTL por grupo de ambientes

No mapeamento de QTL considerando os grupos de ambientes, a maioria dos QTL mapeados para PG (67%) apresentou interação QTL por grupo de ambientes significativa, indicando que estes tiveram expressão diferencial de acordo com o grupo de ambientes. Assim, QTL tendem a ser expressos em um determinado grupo enquanto que em outro essa expressão seria reduzida ou suprimida, o que propiciaria o desempenho diferencial das progênies nos grupos de ambientes. Vários trabalhos de mapeamento de QTL para PG têm relatado a presença de forte interação QTL por ambientes (DUDLEY, 1993; BEAVIS et al., 1994; JIANG et al., 1999; LI et al., 2003; LIMA et al., 2006; VARGAS et al., 2006). Dos 78 QTL mapeados para os componentes de produção, apenas 20 (26%) apresentaram interação significativa com o grupo de ambientes, o que esta de acordo com os resultados das ANAVAS conjuntas (Tabela 1). A PROF apresentou maior número de QTL (50%) que interagiram com os grupos de ambientes, seguido do NGFil (37%), PROL (33%), CE (28%), DE (22%), P500 (14%) e NFil (5%) (Tabelas 4 a 9).

Os QTL para PG interagiram mais com os grupos de ambientes do que os QTL para os componentes de produção, demonstrando o primeiro ser um caráter mais complexo para a seleção. Esses resultados corroboram com as análises de variância e estimativas de variância para a interação progênies por grupo de ambientes. Entretanto, foi possível identificar alguns QTL que apresentaram efeitos genéticos mais pronunciados e que foram estáveis entre os grupos de ambientes, os quais poderiam ser candidatos para o uso em programas de seleção assistida por marcadores moleculares (SAM). Considerando os QTL com magnitudes mais elevadas dos efeitos aditivos para PG, *qpg2b*, *qpg9* e *qpg4a*, responsáveis por 4,87%, 4,20% e 2,63% da variância fenotípica, respectivamente, apenas um (*qpg9*) apresentou interação QTL por grupo de ambientes significativa. Para os componentes de produção, todos os QTL que explicaram acima de 10% da variância fenotípica foram estáveis entre os grupos de ambientes, com exceção do *qngfil10* que apresentou interação QTL por grupo de ambientes significativa. Esses resultados mostram que tanto para PG quanto para os componentes de produção os QTL com efeitos genéticos mais pronunciados foram, em geral, estáveis entre os grupos de ambientes.

2.2.2.5 Coincidências entre os QTL mapeados

Neste estudo foram identificadas 17 regiões cromossômicas nas quais foram mapeados QTL em posições coincidentes para diferentes caracteres. Essas regiões estão distribuídas nos cromossomos 1, 2, 3, 4, 5, 7, 9 e 10, sendo mais freqüentes no cromossomo 2 e menos freqüente nos cromossomos 1 e 7. Todos os componentes de produção apresentaram pelo menos um QTL coincidente com PG, sendo que PROL e NGFil apresentaram maior número de QTL coincidentes com PG. Para os componentes de produção o maior número de QTL coincidentes foi entre DE e PROF. Esses resultados estão de acordo com as magnitudes das estimativas de correlações genéticas obtidas entre estes caracteres. Entretanto, a interpretação genética das coincidências relatadas para as posições dos QTL entre diferentes caracteres deve ser feita com cuidado, pois a metodologia empregada neste estudo não permitiu distinguir se QTL coincidentes para diferentes caracteres são, na realidade, um único QTL de efeito pleiotrópico ou dois ou mais QTL ligados controlando caracteres diferentes (Tabela 10).

Tabela 10 - Número de QTL mapeados em regiões genômicas coincidentes na análise de mapeamento considerando os grupos de ambientes entre cada par de caracteres[1]

	PROL	P500	CE	DE	PROF	NFil	NGFil
PG	3	2	1	2	2	1	3
PROL		3	1	-	-	-	1
P500			3	-	2	2	1
CE				-	2	-	2
DE					4	2	1
PROF						1	1
NFil							1

[1] PG - produção de grãos; PROL - prolificidade; P500 - peso de 500 grãos; CE - comprimento de espiga; DE - diâmetro de espiga; PROF - profundidade de grão; NFil - número de fileiras de grãos na espiga; NGFil - número de grãos por fileira

O número de QTL mapeados para PG e componentes de produção neste estudo está entre os maiores reportados na literatura, tanto em milho temperado quanto tropical (AUSTIN; LEE, 1996; RIBAUT et al., 1997, 2007; GROH et al., 1998; AGRAMA et al., 1999; SIBOV et al., 2003b; LIMA et al., 2006; FRASCAROLI et al., 2007; SABADIN et al., 2008; LI et al., 2009; MESSMER et al., 2009). Esse resultado se deve, em parte, à metodologia de mapeamento empregada neste trabalho (mCIM) que utilizou médias de ambientes ou de grupo de ambientes, ao invés de média entre ambientes. Desta forma, o mCIM apresenta maior poder de detecção de

QTL do que outras metodologias, o que possivelmente explica o maior número de QTL neste trabalho.

A correspondência entre as posições dos QTL mapeados para cada caráter neste estudo com outros trabalhos foi obtida pela coincidência nas posições dos *bins* cromossômicos. Esta comparação esta sujeita a erros, sendo que a constatação de que dois ou mais QTL reportados em diferentes trabalhos estão localizados na mesma região é apenas um indício de que se tratam do mesmo QTL. A porcentagem máxima de coincidência entre os QTL mapeados neste estudo para PG e os reportados em outros trabalhos (SIBOV et al., 2003b; LIMA et al., 2006; FRASCAROLI et al., 2007; MESSMER et al., 2009) foi de 15%. Para os componentes de produção esta mesma relação foi de 25% (FRASCAROLI et al., 2007; SABADIN et al., 2008; LI et al., 2009; MESSMER et al., 2009). Deste modo, a maioria dos QTL mapeados neste estudo está em regiões genômicas que ainda não foram relatados em outras pesquisas, sendo que este trabalho contribuiu de forma efetiva para aumentar o número de QTL reportados para PG e seus componentes em milho tropical.

2.2.2.6 Implicações para a seleção assistida por marcadores moleculares

A eficiência da SAM depende da estabilidade dos efeitos dos QTL, que podem ser influenciados por vários fatores. A principal causa da "instabilidade" dos efeitos genéticos dos QTL são as interações QTL x QTL, QTL x *background* genético e/ou QTL x ambientes, que podem reduzir os efeitos dos QTL após a SAM, quando comparado ao efeito esperado de genes individuais (HOSPITAL, 2009; BERNARDO, 2008; XU; CROUCH, 2008). Vários trabalhos de mapeamento de QTL para PG têm relatado a presença de forte interação QTL por ambientes, o que confirma a maior complexidade de seleção para este caráter (DUDLEY, 1993; BEAVIS et al., 1994; JIANG et al., 1999; LI et al., 2003; LIMA et al., 2006; VARGAS et al., 2006).

Lima et al. (2006) sugeriram a estratificação dos ambientes para minimizar a interação QTL por ambientes, o que poderia viabilizar a implementação da SAM. Nesse caso, a SAM seria conduzida para um conjunto específico de QTL mapeados em um subconjunto de ambientes e, assim, a interação QTL por ambientes dentro desses subconjuntos de ambientes seria minimizada, o que poderia aumentar a eficiência da seleção. Entretanto, neste estudo os ambientes foram agrupados de acordo com o ano em que os experimentos foram conduzidos.

Deste modo, não teria sentido explorar a interação QTL por ambientes dentro de grupo de ambientes (seleção de QTL com adaptação específica para anos agrícolas), mas sim minimizar o efeito da interação através da identificação de QTL com efeitos genéticos de elevada magnitude e estáveis entre os grupos de ambientes (seleção para estabilidade e aumento da expressão do caráter).

Diversas estratégias de SAM têm sido reportadas na literatura (STUBER; SISCO, 1991; RIBAUT et al., 2007; BERNARDO, 2008; COLLARD; MACKILL, 2008; HOSPITAL, 2009). Para caracteres controlados por poucos QTL e com efeitos genéticos de magnitudes mais elevadas, resultados da SAM bem sucedidos foram reportados utilizando retrocruzamento assistido por marcadores moleculares e esquemas de piramidamento de genes (HELGUERA et al., 2003; CONCIBIDO; DIERS; ARELLI, 2004; ANDERSON; CHAO; LIU, 2007). Apesar de alguns QTL terem apresentado efeitos genéticos elevados, a maioria dos QTL mapeados neste trabalho apresentou efeitos de baixa magnitude, tanto para produção de grãos quanto para os componentes de produção. Neste cenário, as estimativas dos efeitos genéticos dos QTL são normalmente inconsistentes, e mesmo se os efeitos genéticos fossem consistentes para um grande número de QTL, o piramidamento de alelos favoráveis dos QTL em um único cultivar seria mais difícil à medida que o número de QTL aumentasse (BERNARDO, 2008).

Uma abordagem mais eficiente para explorar múltiplos QTL seria o aumento da freqüência dos alelos favoráveis dos QTL ligados aos marcadores na população, desta forma, a probabilidade de obtenção de genótipos superiores seria maior (BERNARDO, 2008). Duas estratégias têm sido propostas para utilização de vários QTL na seleção assistida de caracteres quantitativos: 1) o enriquecimento de populações F_2 (BONNETT et al. 2005; WANG et al. 2007) e 2) seleção recorrente assistida por marcadores (MARS - *Marked-assisted recurrent selection*) (HOSPITAL et al. 1997; JOHNSON, 2004; BERNARDO; CHARCOSSET, 2006). Moreau et al. (2004a) e Openshaw e Frascaroli (1997) demonstraram pequena ou nenhuma vantagem da MARS sobre a seleção fenotípica. Em contraste, vários estudos reportaram sucesso na utilização de MARS em programas de melhoramento de milho de empresas privadas (JOHNSON, 2004; EATHINGTON et al., 2007), o que demonstra o grande potencial de aplicação dos resultados do mapeamento de QTL nos programas de melhoramento para caracteres quantitativos.

Referências

ANDERSON, J.A.; CHAO, S.; LIU, S. Molecular breeding using a major QTL for fusarium head blight resistance in wheat. **Crop Science**, Madison, v. 47, p. 112-119, Dec. 2007.

AGRAMA, H.A.S.; ZAKARIA, A.G.; SAID, F.B.; TUNISTRA, M.R. Identification of quantitative trait loci for nitrogen use efficiency in maize. **Molecular breeding**, Dordrecht, v. 5, n. 2, p. 187-195, 1999.

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.

AUSTIN, D.F.; LEE, M. Comparative mapping in $F_{2:3}$ and $F_{6:7}$ generations of quantitative trait loci for grain yield and yield components in maize. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 92, n. 7, p. 817-826, May 1996.

AUSTIN, D. F.; LEE, M. Detection of quantitative loci for grain yield and yield components in maize across generations in stress and nonstress environments. **Crop Science**, Madison, v. 38, n. 5, p. 1296-1308, Sept./Oct. 1998.

BASTEN, C. J.; WEIR, B. S.; ZENG, Z. B. **QTL Cartographer.** Raleigh: Department of Statistics, Noth Carolina State University, 2003. 187p.

BEAVIS, W. D.; SMITH, O. S.; GRANT, D.; FINCHER, R. Identification of quantitative trait loci using a small sample of topcrossed and F_4 progeny from maize. **Crop Science**, Madison, v. 4, n. 4, p. 882-896, July/Aug. 1994.

BENTO, D. A. V. **Mapeamento de QTLs 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.

BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants.** Woodbury: Stemma Press, 2002. 369 p.

BERNARDO, R. Molecular markers and selection for complex traits in plants: learning from the last 20 years. **Crop Science**, Madison, v. 48, n. 5, p. 1649-1664, Sept./Oct. 2008.

BERNARDO, R.; CHARCOSSET, A. Usefulness of gene information in marker-assisted recurrent selection: A simulation Appraisal. **Crop Science**, Madison, v. 46, n. 2, p. 614-621, Mar./Apr. 2006.

BOHN, M.; KHAIRALLAH, M. M.; 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: I. Genomic regions affecting leaf feeding resistance to sugarcane borer and other traits. **Crop Science**, Madison, v. 36, n. 5, p. 1352-1361, Sept./Oct. 1996.

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, Nov./Dec. 1997.

BONNETT, D. G.; REBETZKE, G. J. SPIELMEYER, W. Strategies for efficient implementation of molecular markers in wheat breeding. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 15, n. 1, p. 75-85, Jan. 2005.

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

COLLARD, B. C. Y.; MACKILL, D. J. Marker-assisted selection: an approach for precision plant breeding in the twenty-first century. **Philosophical Transactions of Royal Society of London**, London, v. 363, p. 557-572, 2008.

CONCIBIDO, V.C.; DIERS, B.W.; ARELLI, P.R. A decade of QTL mapping for cyst nematode resistance in soybean. **Crop Science**, Madison, v. 44, n. 4, p. 1121-1131, July/Aug. 2004.

COORS, J.G.; MARDONES, M. C. Twelve cycles of mass selection for prolificacy in maize I. Direct and correlated responses. **Crop Science,** Madison, v. 29, n. 2, p. 262-266, Mar./Apr. 1989.

DUDLEY, J.W. Molecular markers in plant improvement - manipulation of genes affecting uantitative traits. **Crop Science**, Madison, v. 33, n. 4, p. 660-668, July/Aug. 1993.

EATHINGTON, S.R.; CROSBIE, T. M.; EDWARDS, M. D.; REITER, R. W.; BULL, J.K. Molecular markers in a commercial breeding program. **Crop Science**, Madison, v. 47, p.154-163, Dec. 2007.

FALCONER, D. S.; MACKAY, T. F. C. **Introduction to Quantitative Genetics**. 4 ed. London: Longman Scientific e Technical, 1996. 464 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, May 2007.

GAUCH, H.G. Model selection and validation for yield trials with interaction. **Biometrics**, Washington, v. 44, n. 3, p. 705-715, Sept. 1988.

GROH, S.; GONZÁLEZ-DE-LEÓN, D.; KHAIRALLAH, M.M.; JIANG, C.; BERGVINSON, M.; BOHN, M.; HOISINGTON, D.A.; MELCHINGER, A.E. QTL mapping in tropical maize: III. Genomic regions for resistance to *Diatraea spp*. and associated traits in two RIL populations. **Crop Science**, Madison, v. 38, n. 4, p. 1062-1072, July/Aug. 1998.

HALLAUER, A.R.; MIRANDA FILHO, J.B. **Quantitative genetics in maize breeding.** 2nd ed. Ames: Iowa State University Press, 1988. 468 p.

HALLAUER, A. R.; SEARS, J. H. Mass selection for yield in two varieties of maize. **Crop Science,** Madison, v. 9, n. 1, p. 47-50, Jan./Feb. 1969.

HELGUERA, M.; KHAN, I.A.; KOLMER, J.; LIJAVETZKY, D.; ZHONG-QI, L.; DUBCOVSKY, J. PCR assays for the Lr37-Yr17-Sr38 cluster of rust resistance genes and their use to develop isogenic hard red spring wheat lines. **Crop Science**, Madison, v. 43, n. 5, p. 1839-1847, Sept./Oct. 2003.

HOLTHAUS, J. F.; LAMKEY, K. R. Response to selection and changes in genetic parameters for 13 plant and ear traits in two maize recurrent selection programs. **Maydica,** Bergamo, v. 40, n. 4, p. 357-370, 1995.

HOSPITAL, F. Challenges for effective marker-assisted selection in plants. **Genetica**, Dordrecht, v. 136, n. 2, p. 303-310, June 2009.

HOSPITAL, F.; MOREAU, L.; LACOUDRE, F.; CHARCOSSET, A.; GALLAIS, A. More on the efficiency of marker-assisted selection. **Theoretical Applied Genetics**, New York, v. 95, n. 8, p. 1181-1189, Dec. 1997.

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

JIANG, C.; EDMEADES, G. O.; ARMSTEAD, I.; LAFITTE, H. R.; HAYWARD, M. D.; HOISINGTON, D. Genetic analysis of adaptation differences between highland and lowland tropical maize using molecular markers. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 99, n. 7-8, p. 1106-1119, Nov. 1999.

JOHNSON, R. Marker-assisted selection. **Plant Breeding Review**, Connecticut, v. 24, p. 293-309, 2004.

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

KANG, M.S.; GAUCH, H.G. **Genotype-by-environment interaction**, Boca Raton: CRC Press, 1996. 416p.

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.

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

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, Mar./Apr. 2002.

LI, X. H.; LIU, X. D.; LI, M. S.; ZHANG, S. H. Identification of Quantitative Trait Loci for Anthesis-Silking Interval and Yield Components Under Drought Stress in Maize. **Acta Botanica Sinica**, Beijing, v. 45, n. 7, p. 852-857, July 2003.

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, Sept. 2009.

LIMA, M.D.A.; SOUZA JÚNIOR, C.L.; 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, Apr. 2006.

LOPEZ-REYNOSO, J. de J.; HALLAUER, A. R. Twenty-seven cycles of divergent mass selection for ear length in maize. **Crop Science**, Madison, v. 38, n. 4, p. 1099-1107, July/Aug. 1998.

LU, H.; ROMERO-SEVERSON, J.; BERNARDO, R. Genetics 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, Aug. 2003.

MALVAR, R. A.; ORDÁS, A.; REVILLA, P.; CARTEA, M. E. Estimates of genetic variance in two spanish populations of maize. **Crop Science**, Madison, v. 36, n. 2, p. 291-295, Mar./Apr. 1996.

MESSMER, R.; FRACHEBOUD, Y.; BÄNZIGER, M.; VARGAS, M.; STAMP, P.; RIBAUT, J.M. Drought stress and tropical maize: QTL-by-environment interactions and stability of QTLs across environments for yield components and secondary traits. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 119, n. 5, p. 913-930, Sept. 2009.

MOREAU, L.; CHARCOSSET, A.; GALLAIS, A. Experimental evaluation of several cycles of marker-assisted selection in maize. **Euphytica,** Wageningen, v. 137, n. 1, p. 111-118, 2004a.

OPENSHAW, S.; FRASCAROLI, E. QTL detection and marker-assisted selection for complex traits in maize. In: ANNUAL CORN AND SORGHUM RESEARCH CONFERENCE, 52., 1997, Chicago. **Report.** Washington: ASTA, 1997. p. 44-53.

RIBAUT, J.M.; JIANG, C.; GONZÁLEZ-DE-LEÓN, D. Identification of quantitative trait loci under drought condition in tropical maize. 2. Yield components and marker-assisted selection strategies. **Theoretical and Applied Genetics,** New York, v. 94, n. 6-7, p. 887-896, May. 1997.

RIBAUT, J.M.; FRACHEBOND, Y.; MONNEVEUX, P.; BANZIGER, M.; VARGAS, M.; JIANG, C.J. Quantitative trait loci for yield and correlated traits under high and low soil nitrogen conditions in tropical maize. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 20, p. 15-29, 2007.

SABADIN, P.K.; SOUZA JÚNIOR, C.L.; 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, Aug. 2008.

SAS INSTITUTE, **Statistical analysis software:** SAS 9.1. 2003. Cary-NC, EUA.

SEARLE, S.P.; CASELA, G.; MACCULLOCK. **Variance components**. New York: John Wiley & Sons, 1992. 501 p.

SIBOV, S.T.; SOUZA JÚNIOR, C.L.; GARCIA, A.A.F.; GARCIA, A.F.; SILVA, A.R.; MANGOLIN, C.A.; BENCHIMOL, L.L.; SOUZA, A.P. Molecular mapping in tropical maize (*Zea mays* L.) using microsatellite markers. 1. Map construction and localization of loci showing distorted segregation. **Hereditas**, Lund, v. 139, n. 2, p. 96-106, 2003a.

SIBOV, S.T.; SOUZA JÚNIOR, C.L.; GARCIA, A.A.F.; SILVA, A.R.; GARCIA, A.F.; MANGOLIN, C.A.; BENCHIMOL, L.L.; SOUZA, A.P. Molecular mapping in tropical maize (*Zea mays* L.) using microsatellite markers. 2. Quantitative trait loci (QTL) for grain yield, plant height, ear height and grain moisture. **Hereditas**, Lund, v. 139, n. 2, p. 107-115, 2003b.

STEEL, R. G. D.; TORRIE, J. H. **Principles and procedures of statistics**. New York: McGraw-Hill Book, 1980. 633 p.

STUBER, C.W.; SISCO, P. H. Marker-facilited transfer of QTL alleles between elite inbred lines and responses in hybrids. In: **Annual Corn & Sorghum Research Conference**. Chicago: ASTA, 1991. p. 105-113.

STUBER, C. W.; EDWARDS, M. D.; WENDEL, J. F. Molecular marker-facilites 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, July/Aug. 1987.

STUBER, C. W.; LINCOLN, S. E.; WOL, D. W.; HELENTJARIS, T.; LANDER, S. Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers. **Genetics**, Baltimore, v. 132, n. 3, p. 823-839, Nov. 1992.

VARGAS, M.; VAN EEUWIJK, F. A.; CROSSA, J.; RIBAUT, J. M. Mapping QTLs and QTL x environment interaction for CIMMYT maize drought stress program using factorial regression and partial least squares methods. **Theoretical and Applied Genetics,** New York, v. 112, n. 6, p. 1009-1023, Apr. 2006.

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, Jan. 2000.

WANG, J.; CHAPMAN, S. C. BONNETT, D. G.; REBETZKE, G. J.; CROUCH, J. Application of population genetic theory and simulation models to efficiently pyramid multiple genes via marker-assisted selection. **Crop Science**, Madison, v. 47, n. 2, p. 582-590, Mar./Apr. 2007.

WARD, J. H. Hierarchical grouping to optimize an objective function. **Journal of the American Statistical Association**, Alexandria, v. 58, n. 301, p. 236-244, 1963.

XU, Y. B.; CROUCH, J. H. Marker-assisted selection in plant breeding: From publications to practice. **Crop Science**, Madison, v. 48, n. 2, p. 391-407, Mar./Apr. 2008.

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 and elite maize hybrid. **Euphytica**, Wagenigen, v. 149, n. 1-2, p. 121-131, May 2006.

ZOBEL, R.W.; WRIGHT, M.J.; GAUCH, H.G. 1988. Statistical analysis of a yield trial. **Agronomy Journal**, Madison, v. 80, n. 3, p. 388-393, May/June 1988.

3 INTERAÇÃO QTL POR AMBIENTES PARA PRODUÇÃO DE GRÃOS EM MILHO: UMA ABORDAGEM MULTIVARIADA

Resumo

Com o aumento do número de QTL mapeados para várias culturas e caracteres, e a perspectiva do uso dessas informações em programas de seleção assistida por marcadores moleculares (SAM), faz-se necessário o melhor entendimento da interação QTL por ambientes (QE). O presente estudo teve com objetivo verificar o padrão de interação QE para produção de grãos em uma população de milho tropical e avaliar a influência desta interação sobre as estimativas dos efeitos aditivos, de dominância e grau de dominância dos QTL. Uma população de 256 progênies $F_{2:3}$ obtida do cruzamento entre duas linhagens de grupos heteróticos distintos e contrastantes para diversos caracteres foi avaliada em 13 ambientes. Os ambientes foram alocados em grupo de ambientes utilizando um método de agrupamento e o modelo AMMI, sendo que ambos os métodos levaram a identificação de três grupos de ambientes. O mapeamento de QTL foi realizado considerando um mapa genético com 177 marcadores microssatélites e mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes (mCIM). As médias de cada grupo de ambientes foram utilizadas nas análises. O padrão de interação QE das estimativas dos efeitos aditivos, de dominância e grau de dominância dos QTL mapeados foi avaliado por meio das metodologias QQE *biplot* e AMMI. As metodologias QQE *biplot* e AMMI explicaram acima de 99% da variação para as estimativas dos efeitos genéticos e grau de dominância dos QTL, demonstrando serem métodos eficientes em descrever o padrão de interação QTL por grupo de ambientes. As estimativas do efeito aditivo e de dominância dos QTL foram influenciadas pela interação QTL por grupo de ambientes, sendo que o padrão de interação foi específico para cada efeito genético. Por outro lado, as estimativas do grau de dominância dos QTL foram consistentes entre os grupos de ambientes, visto que a interação QTL por grupo de ambientes foi de baixa magnitude. Esses resultados sugerem que a interação QE deve ser considerada nos programas de SAM e que, além disso, depende dos efeitos genéticos (aditivo ou de dominância) dos QTL, impondo desafios adicionais para a SAM.

Palavras-chave: *Zea mays*; Milho tropical; Interação QTL por ambientes; AMMI; *Biplot*

QTL BY ENVIRONMENT INTERACTION FOR GRAIN YIELD IN MAIZE: A MULTIVARIATE APPROACH

Abstract

With the increase number of QTL mapped for several crops and traits, and the perspective of using this information in marker-assisted selection (MAS) programs, a better understanding of QTL by environment (QE) interaction is needed. The objectives of this study were to study the QE interaction pattern for grain yield in a tropical maize population and to evaluate the influence of this interaction on the additive and dominance effects and on the levels of dominance estimates of QTL. A population of two-hundred and fifty-six progenies obtained from the cross between two inbred lines, which belong to different heterotic groups and divergent for different traits, was evaluated in 13 environments. The environments were jointed into groups using a cluster method and an AMMI model. Both methods led to the identification of three groups of environments. The QTL mapping was performed considering a genetic map with 177 microsatellites markers and the multiple-environment composite interval mapping analysis (mCIM). The means from each group of environments were used in the analyses. The QE interaction patterns of the additive and dominance effects and of the levels of dominance estimates of mapped QTL were evaluated using QQE biplot and AMMI methodologies. The QQE biplot and AMMI methodologies explained above 99% of the variation of the genetic effects and levels of dominance estimates of QTL, showing that they were efficient methods to describe the QTL by group of environments interaction pattern. The estimates of additive and dominance effects of QTL were affected by QTL by group of environments interaction and the interaction pattern was specific for each genetic effect. On the other hand, the estimates of the level of dominance of QTL were consistent across group of environments since the QTL by group of environments interaction was not of large magnitude. These results suggested that QE interaction should be considered in MAS programs; furthermore the QE interaction depends on the genetic effects (additive or dominance) of the QTL, imposing additional challenges for MAS.

Keywords: *Zea mays*; Tropical maize; QTL by environment interaction; AMMI; Biplot

3.1 Introdução

A presença e importância da interação genótipos por ambientes tem sido reconhecida há muito tempo na avaliação, seleção e recomendação de cultivares. Para que um dado genótipo seja recomendado como cultivar, este deverá ter passado por avaliações em diversas condições ambientais, de forma a se ter mais segurança quanto ao seu desempenho nos diferentes ambientes. O mesmo raciocínio deve ser empregado no mapeamento de QTL visando a incorporação destas informações nos programas de seleção assistida por marcadores moleculares (SAM). Para isso, o mapeamento de QTL deve ser realizado com dados fenotípicos provenientes de múltiplos ambientes. Deste modo, pode-se avaliar a estabilidade dos efeitos genéticos dos QTL nos diferentes ambientes, informação de extrema importância, visto que a interação QTL por ambientes têm sido relatada como uma das principais causas de insucesso da SAM (HOSPITAL, 2009; BERNARDO, 2008; XU; CROUCH, 2008).

Para avaliar a interação QTL por ambientes é necessário que os modelos de mapeamento de QTL em múltiplos ambientes permitam identificar a ocorrência desta interação. Dentre as principais abordagens para o estudo da interação QTL por ambientes, podemos destacar métodos que incluem a interação QTL por ambientes no modelo de mapeamento (JANSEN et al., 1995; SARI-GORLA et al., 1997) ou que consideram múltiplos ambientes como múltiplos caracteres (JIANG; ZENG, 1995), mapeamento de QTL para os componentes principais do modelo AMMI (ROMAGOSA et al., 1996), regressão fatorial (CROSSA et al., 1999; VAN EEUWIJK et al., 2002) e modelos mistos (PIEPHO, 2000; VERBYLA et al., 2003; MALOSETTI et al., 2004; VAN EEUWIJK et al., 2005; BOER et al., 2007). Entretanto, esses métodos não fornecem uma descrição do padrão da interação QTL por ambientes. Técnicas de decomposição matricial com auxílio de gráficos *biplot* (GABRIEL, 1971) fornecem uma perspectiva diferente para o estudo da interação QTL por ambientes, além de permitir, graficamente, a inspeção visual do padrão de interação.

Yan e Tinker (2005) propuseram o *biplot* QQE (Q + QE), sendo Q o efeito principal do QTL e QE a interação QTL por ambientes. Esta abordagem mostra graficamente uma tabela de dupla entrada (QTL por ambientes), permitindo a visualização dos efeitos genéticos e estabilidade dos QTL nos diferentes ambientes. A proposta é que a avaliação dos QTL deve ser baseada tanto no Q como na QE, simultaneamente, sendo que, em um único *biplot* é possível

obter informações sobre o efeito principal (Q) e estabilidade (QE) dos QTL. Estas informações podem contribuir de forma significativa para o melhor entendimento da interação QTL por ambientes, além de auxiliar na identificação de QTL candidatos para a SAM.

Vários trabalhos de mapeamento de QTL para produção de grãos têm relatado a presença de forte interação QTL por ambientes, tanto em germoplasma temperado quanto tropical (DUDLEY, 1993; BEAVIS et al., 1994; JIANG et al., 1999; LI et al., 2003; LIMA et al., 2006; VARGAS et al., 2006; BOER et al., 2007). Porém, ainda não foi reportado na literatura se as estimativas dos efeitos aditivos, de dominância e grau de dominância dos QTL são influenciadas de modo semelhante (ou não) pela interação QTL por ambientes. Este tipo de informação, em nível de QTL, é importante no sentido de delinear estratégias de SAM, visto que para produção de grãos em milho, tanto os efeitos aditivos quanto os de dominância são considerados nos programas de melhoramento (HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988). Portanto, devido à necessidade do melhor entendimento da interação QTL por ambientes, o presente trabalho teve como objetivo verificar o padrão de interação QTL por ambientes para produção de grãos em uma população de milho tropical e avaliar a influência desta interação sobre as estimativas dos efeitos aditivos, de dominância e grau de dominância dos QTL.

3.2 Desenvolvimento

3.2.1 Material e Métodos

3.2.1.1 Material genético

Neste estudo foram utilizadas 256 progênies $F_{2:3}$, obtidas do cruzamento entre as linhagens endogâmicas L14-04B e L08-05F. Essas linhagens são divergentes para diversos caracteres de importância agronômica e pertencem a grupos heteróticos distintos, sendo a L14-04B proveniente da população BR-106, oriunda da EMBRAPA Milho e Sorgo, e a linhagem L08-05F, proveniente da população IG-1, oriunda do programa de melhoramento de milho do Departamento de Genética da ESALQ/USP. Essas linhagens foram cruzadas dando origem a uma geração F_1, que autofecundada, originou uma população F_2. Plantas dessa população foram posteriormente autofecundadas, dando origem às progênies $F_{2:3}$ avaliadas neste trabalho.

3.2.1.2 Ambientes, delineamento e caracteres analisados

Os experimentos foram avaliados em quatro estações experimentais, próximas à cidade de Piracicaba (22°42'S; 47°37'W), em cinco anos agrícolas: 2002/2003 nas Estações Experimentais (EE) Anhembi, Areão, Caterpillar e Departamento de Genética da ESALQ/USP; 2003/2004 nas EE Anhembi, Caterpillar e Departamento de Genética da ESALQ/USP e 2004/2005, 2005/2006 e 2006/2007 nas EE Anhembi e Departamento de Genética da ESALQ/USP. Cada combinação de local x ano agrícola foi considerada como um ambiente, totalizando 13 ambientes. O delineamento experimental empregado foi o látice simples 16x16 com duas repetições por ambiente. As parcelas foram constituídas por uma linha de 4,0 m com 0,8 m entre linhas e 0,2 m entre plantas. Foram semeadas 50 plantas por parcela sendo realizado desbaste cerca de 30 dias após o plantio deixando-se 20 plantas por parcela, o que correspondeu a uma densidade de 62.500 plantas ha^{-1}. O caráter analisado foi produção de grãos (PG) da parcela, corrigido para 15,5% de umidade e para o estande médio do experimento, sendo posteriormente transformado em ton ha^{-1}.

3.2.1.3 Zoneamento agronômico e análises de variância

Análises de variância individuais foram realizadas para a obtenção das médias ajustadas e erros efetivos de cada experimento. Com as médias ajustadas de cada ambiente para PG foi realizado um zoneamento agronômico em que os ambientes foram alocados em grupo de ambientes, segundo metodologia descrita por Bernardo (2002). Brevemente, foram calculadas distâncias entre pares de ambientes, de acordo com a expressão: $D_{jj'} = 2(1-1/n)(1-r_{jj'})$, em que $D_{jj'}$ é a distância entre os ambientes *j* e *j'*, *n* é o número de genótipos avaliados nos ambientes *j* e *j'* (256 progênies) e $r_{jj'}$ é a correlação entre as progênies nos ambientes *j* e *j'*. Com a matriz de distâncias, os ambientes foram alocados em grupos utilizando o método de agrupamento hierárquico de Ward (WARD, 1963), por meio do procedimento *cluster* do programa SAS (SAS INSTITUTE, 2003). De forma complementar, uma análise segundo o modelo AMMI (GAUCH, 1988; ZOBEL; WRIGHT; GAUCH, 1988) foi realizada para verificar a consistência dos grupos formados pela análise de agrupamento. Posteriormente à alocação dos ambientes em grupos, uma análise de variância foi realizada para cada grupo de ambiente individualmente, utilizando as médias ajustadas e os quadrados médios dos erros efetivos de cada experimento. A análise de

variância conjunta, incluindo os efeitos de grupo de ambientes e progênies por grupo de ambientes, foi realizada utilizando as médias de grupo de ambientes e os erros médios das análises de variância para cada grupo de ambientes. Todas as análises de variância foram feitas considerando um modelo aleatório e realizadas no procedimento *glm* do programa SAS.

3.2.1.4 Mapa genético

Os procedimentos utilizados para a construção do mapa genético foram previamente descritos por Sibov et al. (2003). Brevemente, plantas F_2 que deram origem às progênies $F_{2:3}$ foram avaliadas com marcadores microssatélites. O mapa genético foi desenvolvido utilizando o programa MAPMAKER/EXP versão 3.0b (LANDER et al., 1987) com LOD 3.0 e distância máxima entre marcas adjacentes de 50 cM para formar os grupos de ligação. A função de mapeamento de Kosambi (1944) foi utilizada para converter fração de recombinação em distâncias no mapa. Sessenta novos marcadores microssatélites foram adicionados ao mapa de Sibov et al. (2003), totalizando 177 marcadores distribuídos ao longo dos 10 cromossomos do milho. O mapa genético possui 2.052 cM de extensão e distância média entre marcadores de 11,6 cM.

3.2.1.5 Mapeamento de QTL

O mapeamento de QTL foi realizado utilizando as médias de grupo de ambientes. O método de mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes (mCIM), proposto por Jiang e Zeng (1995) no software *QTL Cartographer* (BASTEN et al., 2003), foi utilizado para mapear QTL e testar a significância da interação QTL por grupo de ambientes. O modelo matemático adotado foi: $y_{jm} = b_{0m} + b_m^* x_j^* + d_m^* z_j^* + \sum_l^t (b_{lm} x_{jl} + d_{lm} z_{jl}) + e_{jm}$, em que y_{jm} é o valor fenotípico da $j-ésima$ progênie avaliada no $m-ésimo$ grupo de ambiente (j = 1,2,...,256); b_{0m} é o efeito médio do modelo para o grupo de ambiente m; b_m^* é o efeito aditivo do provável QTL referente ao grupo de 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 $i+1$; d_m^* é o efeito de dominância do provável QTL referente ao grupo de 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 $(l = 1,2,...,t)$; 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}; e_{jm} é o efeito residual associado à $j-ésima$ progênie no $m-ésimo$ grupo de ambiente. Os cofatores foram selecionados para cada grupo de ambiente de acordo com o procedimento de regressão *stepwise* (*forward*/*backward*) ($p \leq 0,05$), com *walking speed* de 1 cM e *window size* de 10 cM.

Os limites críticos adotados para o mapeamento de QTL, para as análises da interação QTL por grupo de ambientes e para o efeito dos QTL em cada grupo de ambiente foram ajustados para o número de testes independentes em todo o genoma segundo os procedimentos propostos por Vieira et al. (2000). O valor crítico do teste da razão de verossimilhança para o mapeamento de QTL foi de 19,33, o que corresponde a um LOD de 4,20; e para a interação QTL por grupo de ambientes foi de 14,60, correspondendo a um LOD de 3,17.

A proporção da variância fenotípica explicada pelo *i-ésimo* QTL ($\hat{R}_{iF}^2$) foi calculada conforme proposto por Bohn et al. (1997): $\hat{R}_F^2 = \hat{\sigma}_G^2 Q_i / \hat{\sigma}_{\bar{F}}^2$, em que $\hat{\sigma}_{\bar{F}}^2$ é a estimativa da variância fenotípica de médias de progênies $F_{2:3}$ e $\hat{\sigma}_G^2 Q_i$ é a variância genética do *i-ésimo* QTL em uma população F_2, calculada segundo a expressão $\hat{\sigma}_G^2 Q_i = (\hat{a}_i^2/2) + (\hat{d}_i^2/4)$, em que $\hat{a}_i$ e $\hat{d}_i$ são as estimativas dos efeitos aditivo e de dominância, respectivamente, do QTL Q_i. A proporção da variância genética explicada pelo $i-ésimo$ QTL (R_{iG}^2) foi calculada como $\hat{R}_{iG}^2 = \hat{R}_{iF}^2 / \hat{h}_{\bar{F}}^2$, em que $\hat{h}_{\bar{F}}^2$ 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 pela soma dos valores individuais destes, excluindo aqueles cujas distâncias eram inferiores à 50 cM.

A estimativa do grau de dominância para cada QTL mapeado foi obtida como sendo $GD_i = \left|\hat{d}_i\right| / \left|\hat{a}_i\right|$, em que GD_i é a estimativa do grau de dominância para o *i-ésimo* QTL, $\left|\hat{d}_i\right|$ é a estimativa, em módulo, do efeito de dominância do *i-ésimo* QTL e $\left|\hat{a}_i\right|$ é a estimativa, em módulo, do efeito aditivo do *i-ésimo* QTL. O grau médio de dominância (GMD) do conjunto de QTL identificados foi estimado como sendo a soma do grau de dominância (GD) de cada QTL individualmente, ponderada pelo respectivo $\hat{R}^2_{iG}$ do QTL. O grau de dominância (GD) foi caracterizado como: aditivo (A) $0{,}00 \leq GD \leq 0{,}20$; dominância parcial ($DP$) $0{,}21 \leq GD \leq 0{,}80$; dominância completa ($DC$) $0{,}81 \leq GD \leq 1{,}20$ ou sobredominância (SD) $GD > 1{,}20$ (STUBER et al., 1987). O sinal dos efeitos aditivos dos QTL foi utilizado para identificar a direção dos alelos favoráveis, sendo que o sinal positivo e negativo indicou que as linhagens parentais L14-04B e L08-05F contribuíram para o aumento da expressão do caráter, respectivamente.

3.2.1.6 Interação QTL por grupo de ambientes

Com as estimativas dos efeitos genéticos dos QTL obtidas no mapeamento de QTL foi construída uma tabela de dupla entrada contendo os efeitos aditivos, de dominância e grau de dominância dos QTL em cada grupo de ambientes. No intuito de facilitar a discussão e visualização nos *biplots*, a denominação de grupo de ambientes foi substituída por ambientes. Para a elaboração dos *biplots* foi utilizada a metodologia GGE *biplot* (YAN et al., 2000) para dados provenientes de mapeamento de QTL (estimativas dos efeitos genéticos dos QTL nos diferentes ambientes), como descrito em Yan e Tinker (2005). A importância do conceito QQE (Q + QE, em que Q é o efeito principal do QTL e QE é a interação QTL por ambientes) é análoga ao do GGE. A proposta é que a avaliação dos QTL deve ser baseada tanto no Q quanto na QE, simultaneamente, sendo que, em um único *biplot* é possível obter informações sobre o efeito principal (Q) e estabilidade (QE) dos QTL (YAN; TINKER, 2005).

As matrizes QTL x ambientes, em que os QTL foram dispostos nas linhas e os ambientes nas colunas, contendo as estimativas dos efeitos aditivos, de dominância e grau de dominância dos QTL em cada ambiente foram decompostas em componentes principais por meio da decomposição por valores singulares (DVS). Para obter um *biplot* bidimensional, apenas os dois primeiros componentes principais (*PC1* e *PC2*) foram utilizados, enquanto que os demais foram

considerados como resíduos, de acordo com o seguinte modelo: $y_{ij} = \lambda_1 \xi_{i1} \eta_{1j} + \lambda_2 \xi_{i2} \eta_{2j} + \varepsilon_{ij}$, em que: y_{ij} é o efeito do QTL *i* no ambiente *j*; λ_1 e λ_2 são os valores singulares referentes ao *PC1* e *PC2*, respectivamente; ξ_{i1} e ξ_{i2} são os autovetores do QTL *i* para o *PC1* e *PC2*, respectivamente; η_{1j} e η_{2j} são os autovetores do ambiente *j* para o *PC1* e *PC2*, respectivamente; e ε_{ij} é o resíduo associado ao QTL *i* no ambiente *j*. Para representar os resultados da DVS em um *biplot*, foi realizada a Partição dos Valores Singulares (PVS) para os autovetores associados aos QTL e ambientes, da seguinte maneira: $y_{ij} = q_{i1} e_{1j} + q_{i2} e_{12} + \varepsilon_{ij}$, em que: q_{i1} e q_{i2} são as coordenadas referentes ao *PC1* e *PC2* para o QTL *i*, respectivamente, as quais definem a posição do QTL *i* no *biplot*. De modo semelhante, e_{1j} e e_{2j} são as coordenadas referentes ao *PC1* e *PC2* para o ambiente *j*, respectivamente, as quais definem a posição do ambiente *j* no *biplot*. A PVS foi implementada designando $q_{i1} = \lambda_l^{f_l} \xi_{il}$ e $e_{ij} = \lambda_l^{1-f_l} \eta_{lj}$, em que f_l é o fator de partição para *PCl* (l=1 e 2). Teoricamente, f_l pode assumir qualquer valor entre 0 e 1, sendo que a escolha do valor de f_l não afeta a visualização do padrão da interação QTL por ambientes. Neste trabalho, foi utilizado um f_l = 0,5 (*biplot* simétrico), para o caso em que se deseja a mesma qualidade de representação para os QTL e ambientes (YAN, 2002; YAN; TINKER, 2005).

Com as coordenadas dos dois primeiros componentes principais para os QTL e ambientes foi identificada a coordenada de maior valor absoluto (em módulo) sendo que, posteriormente, cada coordenada foi dividida pela coordenada de maior valor absoluto. Isto garantiu que os valores de *PC1* e *PC2*, que foram utilizados para representar os QTL e ambientes no *biplot*, situassem dentro do intervalo -1 a +1. A porcentagem da variação explicada pelo l-ésimo componente principal foi calculada como $\lambda_l^2 \Big/ \sum_{l=1}^{t} \lambda_l^2$, em que λ_l^2 é quadrado do valor singular referente ao l-ésimo componente principal e t é o número total de componentes principais, correspondente ao posto da matriz de estimativas (DUARTE; VENCOVSKY, 1999; YAN; TINKER, 2005). A DVS e obtenção das coordenadas para os QTL e ambientes foram realizadas no procedimento *iml* do programa SAS.

Foi realizada uma análise segundo o modelo AMMI (*Additive Main Effects and Multiplicative Interaction Analysis*) (GAUCH, 1988; ZOBEL; WRIGHT; GAUCH, 1988) para o melhor entendimento do padrão de interação QTL por ambientes dos efeitos aditivos, de

dominância e grau de dominância dos QTL. Para isso, foram obtidas estimativas de interação QE para os efeitos genéticos e grau de dominância dos QTL, da seguinte maneira: $(q\hat{e})_{ij} = Y_{ij} - \overline{Y}_{i.} - \overline{Y}_{.j} + \overline{Y}_{..}$, em que $(q\hat{e})_{ij}$ é a estimativa de interação QTL por ambientes para o QTL *i* no ambiente *j*; Y_{ij} é a estimativa do efeito aditivo, de dominância ou grau de dominância do QTL *i* no ambiente *j*; $\overline{Y}_{i.}$ é a média do QTL *i* entre os ambientes; $\overline{Y}_{.j}$ é a média do ambiente *j* entre os QTL e $\overline{Y}_{..}$ é a média geral. Com a matriz de estimativas de interação QE foi realizada a DVS e obtenção das coordenadas dos QTL para cada efeito genético e grau de dominância dos QTL, separadamente, conforme metodologia descrita para o *biplot* QQE. Essas coordenadas foram utilizadas para a construção do *biplot* QE (interação QTL por ambientes após a remoção dos efeitos principais dos QTL e ambientes), no qual foi possível comparar a estabilidade dos efeitos genéticos e grau de dominância dos QTL.

3.2.2 Resultados e Discussão

Os resultados do zoneamento agronômico, da análise de variância e do mapeamento de QTL para PG foram apresentados e discutidos no capítulo 1 deste trabalho. Brevemente, foram identificados três grupos de ambientes na análise de agrupamento, sendo que foi detectada diferença altamente significativa ($p \leq 0{,}01$) para a interação progênies por grupo de ambientes na análise de variância conjunta. No mapeamento de QTL foram mapeados nove QTL, sendo dois QTL nos cromossomos 2 e 4 e um QTL nos cromossomos 3, 5, 7, 9 e 10. A maioria dos QTL mapeados (67%) apresentou interação QTL por grupo de ambientes significativa, indicando que estes QTL apresentaram expressão diferencial de acordo com o grupo de ambientes. O grau de dominância dos QTL variou de aditivo a sobredominância, sendo que o grau médio de dominância para o caráter foi de 1,74, indicando sobredominância. A proporção da variância fenotípica e genética total explicada pelos QTL foi de 19,58% e 23,10%, respectivamente, mostrando que apenas parte dos QTL que controlam o caráter foram mapeados.

Para facilitar a representação gráfica dos QTL e dos grupos de ambientes nos *biplots*, os nomes dos QTL e dos grupos de ambientes foram substituídos, sendo que os QTL *qpg2a*, *qpg2b*, *qpg3*, *qpg4a*, *qpg4b*, *qpg5*, *qpg7*, *qpg9* e *qpg10* foram renomeados como *Q1*, *Q2*, *Q3*, *Q4*, *Q5*,

Q6, *Q7*, *Q8* e *Q9*, respectivamente, e os grupos de ambientes G1, G2 e G3 por E1, E2 e E3, respectivamente (Tabela 11).

Tabela 11 - Estimativas dos efeitos aditivos, de dominância e grau de dominância dos QTL (*Q1* a *Q9*) nos três ambientes (E1 a E3), obtidas na análise de mapeamento de QTL para produção de grãos

	E1	E2	E3	Média (classificação[a])
		Efeito aditivo $(\hat{a})$		
Q1	0,07	0,07	0,02	0,06 (3)
Q2	-0,37	-0,39	-0,35	-0,37 (9)
Q3	0,00	0,17	0,10	0,09 (2)
Q4	-0,25	-0,22	-0,20	-0,22 (6)
Q5	-0,06	-0,03	-0,06	-0,05 (5)
Q6	0,09	-0,05	0,08	0,04 (4)
Q7	0,17	0,28	0,31	0,25 (1)
Q8	-0,28	-0,36	-0,42	-0,35 (8)
Q9	-0,22	-0,37	-0,41	-0,33 (7)
Média	-0,09	-0,10	-0,10	-0,10
		Efeito de dominância $(\hat{d})$		
Q1	-0,25	-0,20	-0,06	-0,17 (8)
Q2	0,04	0,05	0,01	0,03 (6)
Q3	-0,26	-0,48	-0,36	-0,36 (9)
Q4	0,21	0,23	0,05	0,16 (4)
Q5	0,02	0,04	-0,13	-0,02 (7)
Q6	0,29	0,56	0,33	0,39 (1)
Q7	0,21	0,14	-0,04	0,11 (5)
Q8	0,28	0,40	0,37	0,35 (2)
Q9	0,09	0,30	0,29	0,23 (3)
Média	0,07	0,11	0,05	0,08
		Grau de dominância $\lvert\hat{d}\rvert/\lvert\hat{a}\rvert$		
Q1	3,50	2,70	2,42	2,87 (3)
Q2	0,11	0,13	0,03	0,09 (9)
Q3	74,46	2,90	3,41	26,92 (1)
Q4	0,85	1,04	0,26	0,71 (6)
Q5	0,31	1,13	2,25	1,23 (4)
Q6	3,29	10,16	3,95	5,80 (2)
Q7	1,23	0,50	0,13	0,62 (8)
Q8	1,02	1,11	0,87	1,00 (5)
Q9	0,43	0,81	0,70	0,65 (7)
Média	9,46	2,28	1,56	4,43

[a] indica a classificação do QTL (Q), em ordem decrescente.

3.2.2.1 Efeitos principais e estabilidade dos QTL nos diferentes ambientes

3.2.2.1.1 Efeito aditivo

O efeito principal do QTL (Q), do ambiente (E) e da interação QTL por ambientes (QE) explicaram 94,60%, 0,03% e 5,37% da variação total para as estimativas dos efeitos aditivos dos QTL nos ambientes, respectivamente. Este resultado demonstra que grande parte da variação estava associada a diferenças entre os efeitos principais dos QTL e que a interação QE contribuiu menos para a variação de expressão dos efeitos aditivos. O efeito médio do QTL (média do QTL entre os ambientes) representa o efeito médio de um dado QTL (Q) entre os ambientes e o efeito médio de um ambiente (média do ambiente entre os QTL) representa o efeito médio de todos os QTL em um dado ambiente. O último é, na realidade, um contraste entre os genótipos dos QTL das linhagens parentais naquele ambiente (YAN; TINKER, 2005). Desta forma, os QTL que apresentaram valores mais elevados do efeito aditivo médio foram, em ordem decrescente, *Q7*, *Q3*, *Q1*, *Q6*, *Q5*, *Q4*, *Q9*, *Q8* e *Q2*, sendo que a linhagem L08-05F contribuiu com 55%, 66% e 55% dos alelos favoráveis dos QTL nos ambientes 1, 2 e 3, respectivamente (Tabela 11).

O *biplot* QQE explicou 99% da variação total (*PC1*= 97% e *PC2*= 2%), indicando que este representou praticamente todo o padrão QQE (Q + QE) da matriz de estimativas dos efeitos aditivos dos QTL nos ambientes. As linhas que ligam a origem do *biplot* QQE às coordenadas dos QTL referem-se aos vetores dos respectivos QTL. Vetores de maior comprimento indicam que os QTL apresentam efeitos de elevada magnitude em um ou mais ambientes, enquanto que vetores de menor comprimento (próximos à origem) podem ou não indicar que os QTL apresentam efeitos de baixa magnitude, dependendo de quanto o *biplot* explica da variação contida na matriz original (YAN; TINKER, 2005). Os QTL *Q2*, *Q8*, *Q9* e *Q7* apresentaram efeitos de elevada magnitude, enquanto que *Q1*, *Q5* e *Q6* apresentaram, comparativamente, efeitos de baixa magnitude. Como o *biplot PC1* vs *PC2* explicou praticamente toda a variação, os QTL de efeitos de baixa magnitude (menor vetor) foram bem representados neste *biplot* (Figura 2).

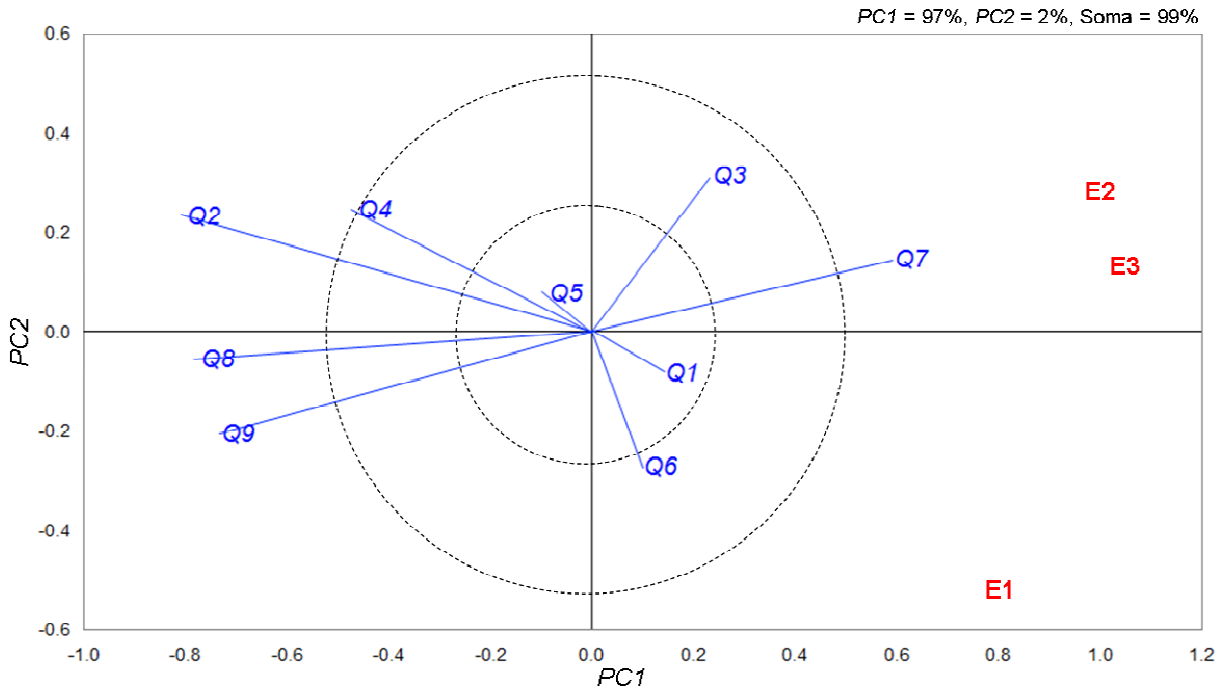


Figura 2 - *Biplot* QQE para as estimativas dos efeitos aditivos dos QTL mapeados para produção de grãos, com nove QTL (*Q1* a *Q9*) e três ambientes (E1 a E3). Os círculos pontilhados concêntricos auxiliam as comparações entre os QTL

Os QTL situados próximos no *biplot* apresentam padrão QQE semelhante e podem ser considerados equivalentes para propósitos de seleção assistida por marcadores moleculares (SAM) (YAN; TINKER, 2005). Os QTL *Q2*, *Q4*, *Q8* e *Q9* apresentaram coordenadas negativas para o *PC1*, enquanto que os QTL *Q1*, *Q3*, *Q6* e *Q7* apresentaram coordenadas positivas para o *PC1*, mostrando que o padrão QQE do primeiro grupo de QTL foi diferente do segundo. Além disso, os QTL *Q2*, *Q4*, *Q8* e *Q9* apresentaram efeitos negativos em todos os ambientes, enquanto que os QTL *Q1*, *Q3*, *Q6* e *Q7* apresentaram efeitos positivos, com exceção do *Q6* no ambiente 2 (Tabela 11), indicando que a linhagem L08-05F contribuiu com os alelos favoráveis dos QTL que apresentaram coordenadas negativas para o *PC1* e a linhagem L14-04B para os QTL que apresentaram coordenadas positivas para o *PC1*.

A distância entre dois ambientes no *biplot* está relacionada com a similaridade/dissimilaridade de expressão dos QTL nestes ambientes, sendo que o cosseno do ângulo entre dois vetores de ambientes aproxima a correlação entre estes ambientes. Ambientes situados próximos no *biplot* (ângulo pequeno entre os vetores) podem ser alocados em grupos de ambientes denominados de mega-ambientes (YAN; TINKER, 2005). Foram identificados dois mega-ambientes, mega-ambiente 1 com E2 e E3 e mega-ambiente 2 com E1, sendo que os

ambientes alocados no mega-ambiente 1 foram não relacionados com o do mega-ambiente 2 (ângulo próximo de 90º, indicando correlação próxima de zero).

O *biplot* QQE também permitiu inferir sobre o efeito médio e estabilidade dos QTL entre os ambientes. Para isto, foi representado no *biplot* um ponto (círculo em vermelho) definido como o ambiente médio (média das coordenadas dos ambientes para o *PC1* e *PC2*). A reta que passa pela origem do *biplot* e o marcador do ambiente médio é denominada de eixo do ambiente médio (EAM), sendo que a projeção dos vetores dos QTL sobre o EAM aproxima o efeito médio dos respectivos QTL (YAN et al., 2001; YAN; TINKER, 2005). Desta forma, os efeitos aditivos médios dos QTL entre os ambientes apresentaram as seguintes relações: *Q7* > *Q3* > *Q1* ≈ *Q6* > *Q5* > *Q4* > *Q9* > *Q8* > *Q2*, resultado que foi consistente com os dados (última coluna da tabela 11). Isto implica que se os três ambientes fossem considerados como uma amostra aleatória de um ambiente alvo, os alelos da linhagem L 14-04B para os QTL *Q7* e *Q3* e os alelos da linhagem L 08-05F para *Q2*, *Q8*, *Q9* e *Q4* poderiam ser utilizados para aumentar a PG. O uso do *Q5* teria um efeito aditivo médio de baixa magnitude (próximo a origem do *biplot*). A reta que é perpendicular ao EAM e que passa pela origem do *biplot* é denominada de ordenada do ambiente médio (OAM). A projeção dos vetores dos QTL sobre a OAM aproxima a contribuição destes QTL para a interação QE do tipo complexa (YAN et al. 2000; YAN; HUNT, 2001; CROSSA; CORNELIUS; YAN, 2002), sendo que QTL que apresentam projeções de maior comprimento contribuem mais para interação QE do tipo complexa. Os efeitos dos QTL *Q2*, *Q3*, *Q4*, *Q6* e *Q9* foram mais variáveis entre os ambientes (projeções sobre a OAM de maior comprimento), enquanto que aqueles dos *Q1*, *Q5* e *Q8* foram, comparativamente aos demais, estáveis (projeções sobre a OAM de menor comprimento e próximas à origem do *biplot*) (Figura 3). Yan e Tinker (2005) utilizando a metodologia *QQE biplot* também verificaram que alguns QTL para PG em cevada contribuíram mais para a interação QE do tipo complexa do que outros QTL. Em milho, ainda não foram reportados resultados na literatura que poderiam ser confrontados com os obtidos neste trabalho.

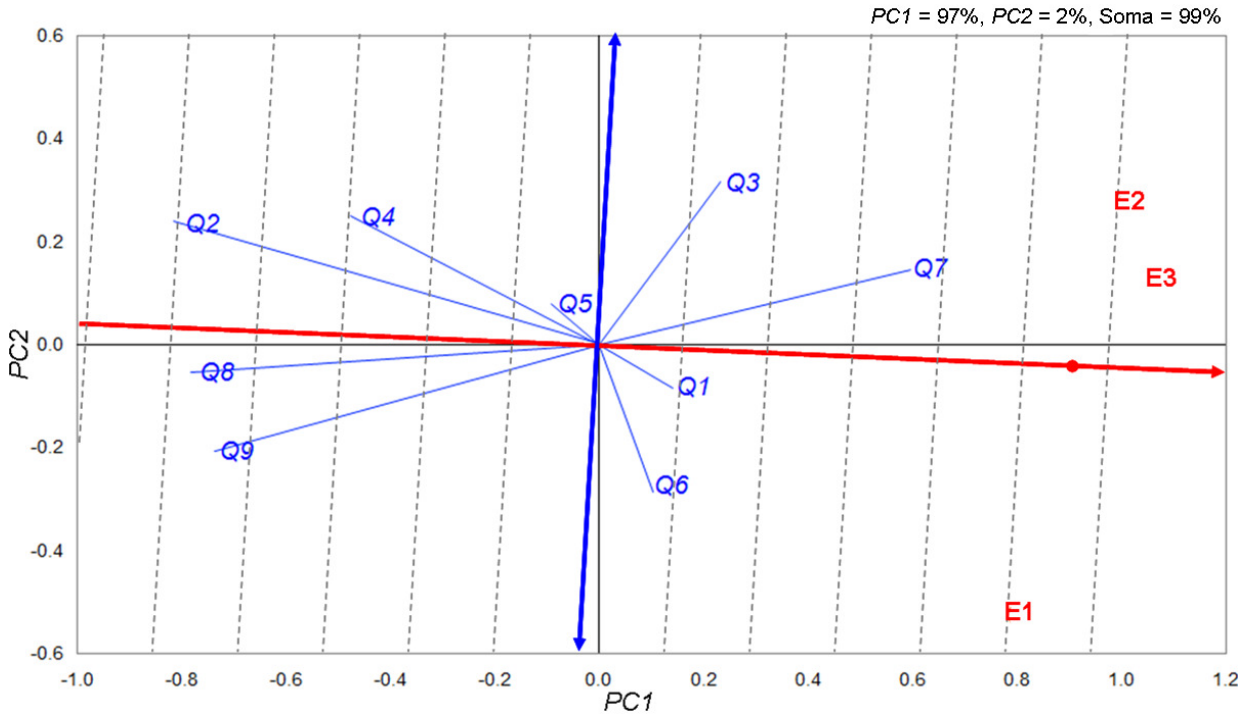


Figura 3 - *Biplot* QQE das estimativas dos efeitos aditivos dos QTL mapeados para produção de grãos, com nove QTL (*Q1* a *Q9*) e três ambientes (E1 a E3), para a visualização do efeito médio e estabilidade dos QTL entre ambientes. O ponto em vermelho representa o ambiente "médio", obtido a partir da média das coordenadas dos ambientes para o *PC1* e *PC2*. As linhas pontilhadas perpendiculares ao EAM auxiliam na classificação dos QTL com base em seus efeitos médios

3.2.2.1.2 Efeito de dominância

Os efeitos Q, E e QE explicaram 88,14%, 1,12% e 10,74% da variação total para as estimativas dos efeitos de dominância dos QTL nos ambientes, respectivamente. Este resultado, juntamente com o do efeito aditivo, mostra que os efeitos principais dos QTL foram responsáveis pela maior parte da variação para os efeitos genéticos dos QTL. Entretanto, a interação QE para os efeitos de dominância contribuiu mais para a variação total do que para os efeitos aditivos (10,74% contra 5,37%), indicando que os efeitos de dominância foram mais influenciados pela interação QE. Os QTL que apresentaram, em média, valores mais elevados do efeito de dominância foram, em ordem decrescente, *Q6*, *Q8*, *Q9*, *Q4*, *Q7*, *Q2*, *Q5*, *Q1* e *Q3*. Em termos médios, os ambientes apresentaram sinais positivos de dominância, indicando que os efeitos de dominância dos QTL foram, em sua maioria, unidirecionais no sentido de aumentar a PG em todos os ambientes (Tabela 11).

O *biplot* QQE explicou 99% da variação total (*PC* = 93% e *PC2*= 6%), indicando que este representou praticamente todo o padrão QQE da matriz de estimativas dos efeitos de dominância

dos QTL nos ambientes. Os QTL *Q1*, *Q3*, *Q4*, *Q6*, *Q7*, *Q8* e *Q9* apresentaram efeitos de elevada magnitude, enquanto que os *Q2* e *Q5* apresentaram, comparativamente, efeitos de baixa magnitude. O padrão QQE dos QTL *Q1* e *Q3* (coordenadas negativas para o *PC1*) foi diferente dos QTL *Q4*, *Q6*, *Q7*, *Q8* e *Q9* (coordenadas positivas para o *PC1*). Nota-se que a similaridade de padrão QQE para o efeito aditivo entre *Q3* e *Q7*, e *Q1* e *Q6* não foi verificada para o efeito de dominância (*Q4* e *Q7*, e *Q6*, *Q8* e *Q9* foram semelhantes), indicando que o padrão QQE para um dado QTL foi influenciado pelo efeito genético do QTL (Figura 4).

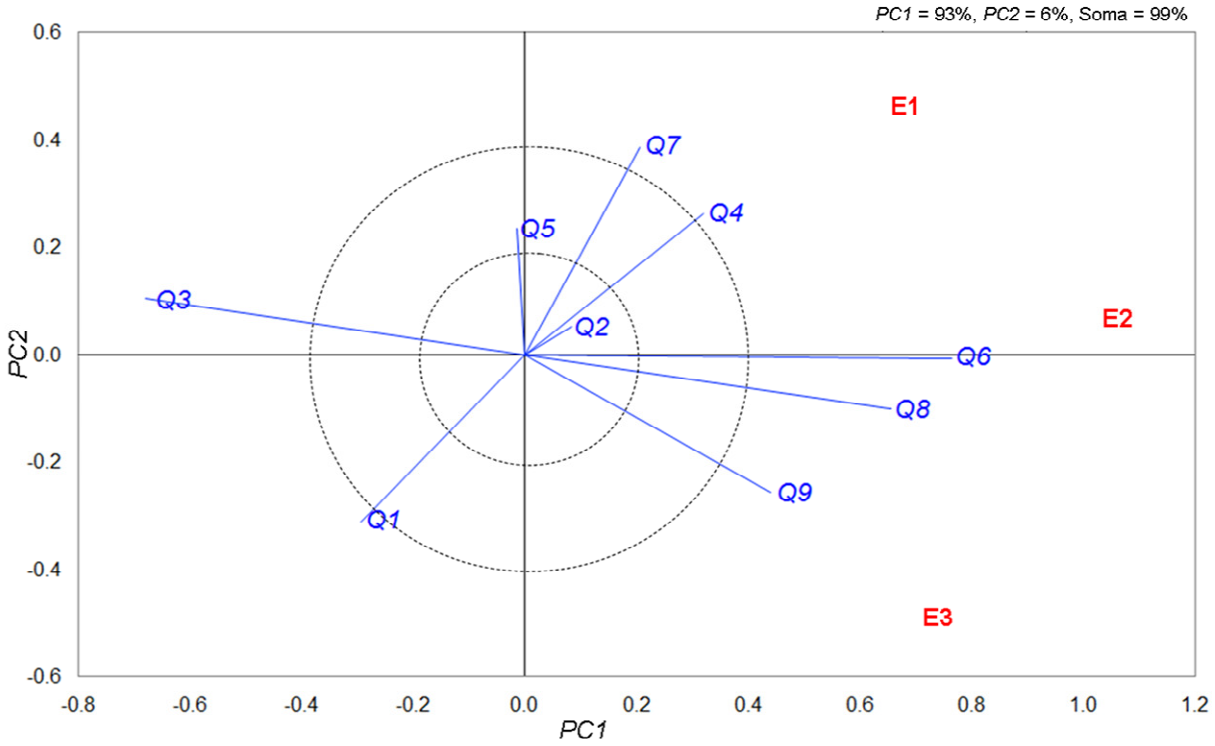


Figura 4 - *Biplot* QQE para as estimativas dos efeitos de dominância dos QTL mapeados para produção de grãos, com nove QTL (*Q1* a *Q9*) e três ambientes (E1 a E3). Os círculos pontilhados concêntricos auxiliam as comparações entre os QTL

Com relação aos ambientes, foram identificados dois mega-ambientes, mega-ambiente 1 com E1 e E2 e mega-ambiente 2 com E3. Os mega-ambientes identificados para os efeitos de dominância foram diferentes dos obtidos para os efeitos aditivos, indicando que a alocação dos ambientes em mega-ambientes foi influenciada pelo efeito genético dos QTL. Estes resultados mostram que tanto o padrão QQE dos QTL quanto as relações entre os ambientes foram influenciadas pelos efeitos genéticos dos QTL.

Em média, os efeitos de dominância dos QTL apresentaram as seguintes relações: *Q6* > *Q8* > *Q9* > *Q4* > *Q7* > *Q2* > *Q5* > *Q1* > *Q3*, resultado que foi consistente com os dados (última coluna tabela 11), sendo que os QTL *Q6*, *Q8*, *Q9*, *Q4*, *Q7* e *Q2* apresentaram estimativas positivas para os efeitos de dominância. Considerando os três ambientes como uma amostra aleatória de um ambiente alvo, os QTL *Q6*, *Q8*, *Q9*, *Q4*, *Q7* e *Q2* poderiam ser utilizados no intuito de explorar os efeitos de dominância. O uso do *Q5* teria, em média, um efeito de dominância de baixa magnitude (projeção do vetor próxima a origem do *biplot*). Os QTL *Q2*, *Q3*, *Q6* e *Q8* interagiram menos com os ambientes do que os QTL *Q1*, *Q4*, *Q5*, *Q7* e *Q9*. O QTL *Q6* apresentou, em média, o valor mais elevado do efeito de dominância e alta estabilidade (projeção do vetor deste QTL na origem da OAM), indicando que o efeito de dominância deste QTL contribuiu para o aumento da PG em todos os ambientes (Figura 5).

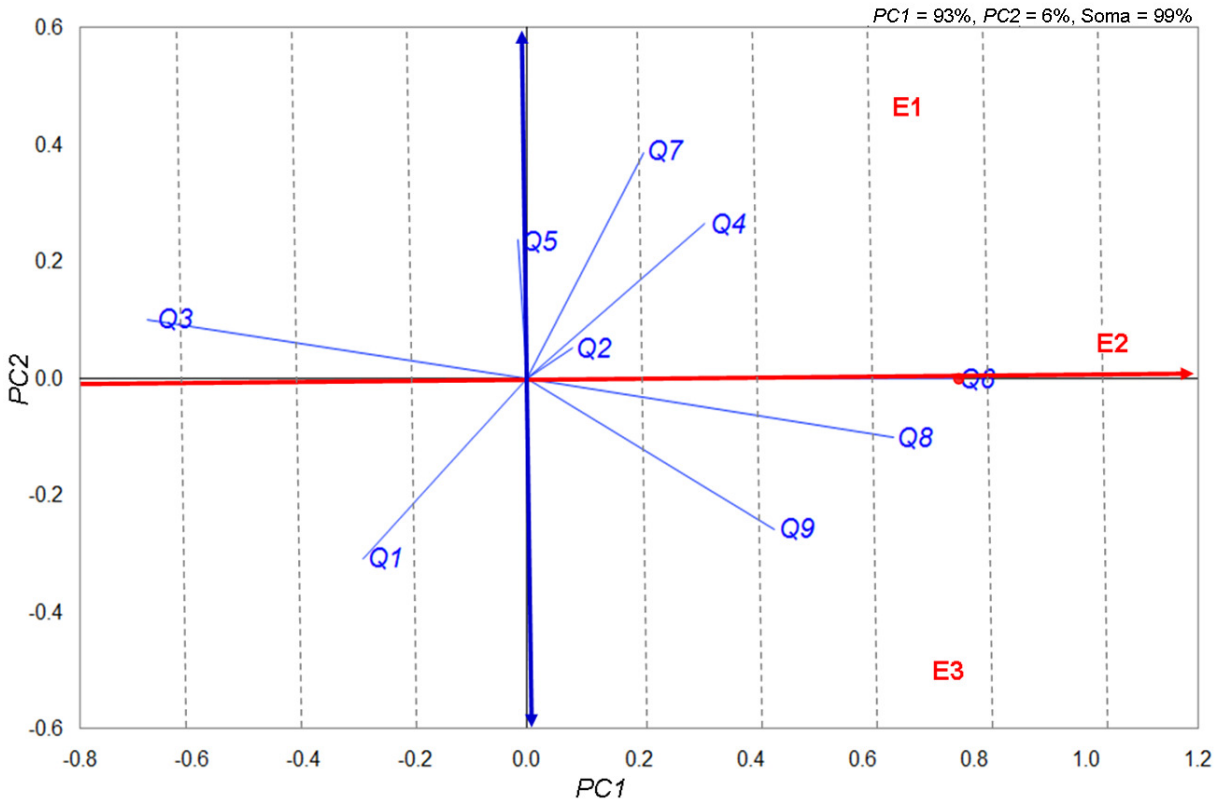


Figura 5 - *Biplot* QQE das estimativas dos efeitos de dominância dos QTL mapeados para produção de grãos, com nove QTL (*Q1* a *Q9*) e três ambientes (E1 a E3), para a visualização do efeito médio e estabilidade dos QTL entre ambientes. O ponto em vermelho representa o ambiente "médio", obtido a partir da média das coordenadas dos ambientes para o *PC1* e *PC2*. As linhas pontilhadas perpendiculares ao EAM auxiliam na classificação dos QTL com base em seus efeitos médios

Comparações entre os efeitos aditivos e de dominância para os efeitos médios e estabilidade dos QTL podem ser feitas. O QTL *Q6* apresentou, em média, valor elevado de dominância e menor valor aditivo. Por outro lado, *Q2* apresentou valor elevado para o efeito aditivo e menor valor de dominância. O *Q5* apresentou efeito genético de baixa magnitude, tanto para o efeito aditivo quanto para o de dominância (Tabela 11 e Figuras 3 e 5). Esses resultados demonstram que QTL que apresentaram elevadas estimativas de efeito aditivo não necessariamente apresentaram elevadas de dominância, indicando que a classificação dos QTL com base em seus efeitos principais foi influenciada pelos efeitos genéticos dos QTL. Além disso, QTL que apresentaram maior estabilidade para o efeito de dominância interagiram mais com os ambientes para o efeito aditivo, sendo o recíproco também observado (exemplos para os QTL *Q6*, *Q5*, *Q1*, *Q2*, *Q3* e *Q7*), mostrando que a estabilidade dos QTL também foi influenciada pelos efeitos genéticos dos QTL.

3.2.2.1.3 Grau de dominância

Os efeitos Q, E e QE explicaram 34,24%, 6,61% e 59,15% da variação total para as estimativas do grau de dominância dos QTL nos ambientes, respectivamente. Este resultado demonstra que a interação QE contribuiu com grande parte da variação para as estimativas de grau de dominância. Os QTL que apresentaram, em média, valores mais elevados do grau de dominância foram, em ordem decrescente, *Q3*, *Q6*, *Q1*, *Q5*, *Q8*, *Q4*, *Q9*, *Q7* e *Q9*. Entretanto, nota-se que o QTL *Q3* apresentou elevada estimativa do grau de dominância no ambiente 1 (74,46), devido a uma baixa estimativa do efeito aditivo (0,003) e elevada de dominância (0,26), o que acarretou uma elevada sobredominância para este QTL. Para o QTL *Q6* no ambiente 2 também foi verificada uma elevada estimativa do grau de dominância (10,16), pela mesma razão atribuída ao *Q3*. Esses resultados sugerem que a maior participação da interação QE para o grau de dominância, pode ter sido causada pelas estimativas mais elevadas de alguns QTL em determinados ambientes, o que fez com que estes QTL contribuíssem de forma expressiva para o aumento da interação QE (Tabela 11).

O *biplot* QQE explicou 100% da variação total (*PC1*= 98% e *PC2*= 2%), indicando que este representou todo o padrão QQE (Q + QE) da matriz de estimativas do grau de dominância dos QTL nos ambientes. Os QTL *Q1*, *Q3* e *Q6*, especialmente os *Q3* e *Q6*, apresentaram efeitos

de elevava magnitude e situaram-se mais distantes da origem do *biplot*, indicando que o padrão QQE destes QTL foi diferente dos demais QTL. Com relação aos ambientes foram identificados dois mega-ambientes (mega-ambiente 1 com E2 e E3 e mega-ambiente 2 com E1). Estes mega-ambientes foram iguais aos obtidos para os efeitos aditivos, mas diferentes dos efeitos de dominância, sugerindo que a alocação dos ambientes em mega-ambientes com base nas estimativas de grau de dominância foi mais influenciada pelo efeito aditivo (Figura 6).

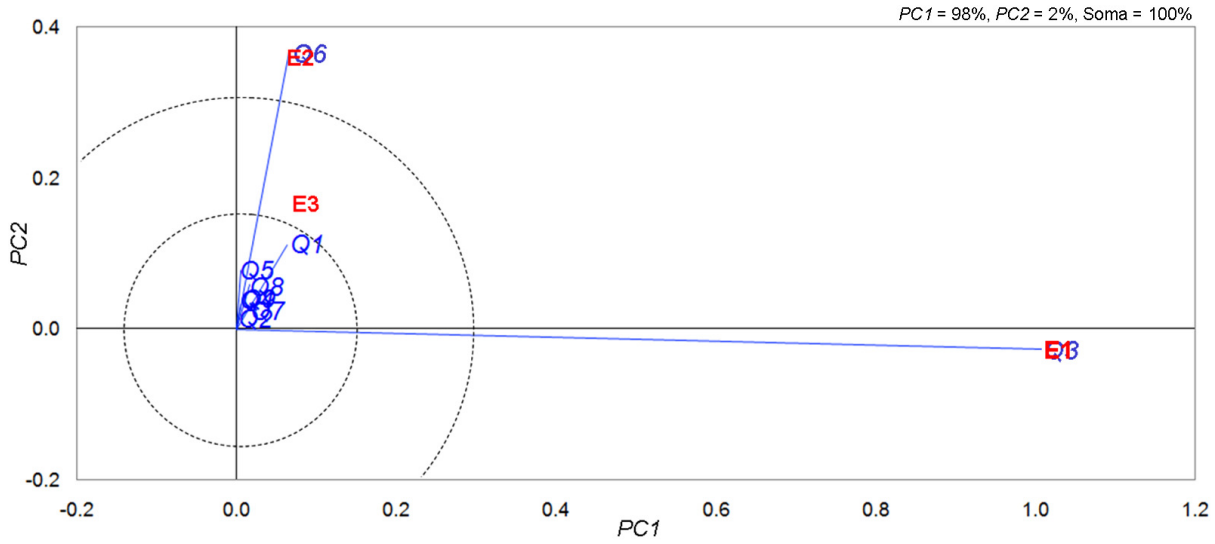


Figura 6 - *Biplot* QQE para as estimativas do grau de dominância dos QTL mapeados para produção de grãos, com nove QTL (*Q1* a *Q9*) e três ambientes (E1 a E3). Os círculos pontilhados concêntricos auxiliam as comparações entre os QTL

Em média, o grau de dominância dos QTL apresentaram as seguintes relações: *Q3* > *Q6* > *Q1* > *Q5* ≈ *Q8* ≈ *Q4* ≈ *Q9* ≈ *Q7* ≈ *Q2*, resultado que foi consistente com os dados (última coluna tabela 11), sendo que, em termos médios, o grau de dominância dos QTL foi de sobredominância para os QTL *Q3*, *Q6*, *Q1* e *Q5*, dominância completa para o *Q8*, dominância parcial para o *Q4*, *Q9*, e *Q7* e aditiva para o *Q2*. Os QTL *Q1*, *Q3* e *Q6* interagiram mais com os ambientes, indicando que QTL que apresentaram sobredominância foram mais influenciados pelo ambiente, com exceção do *Q5*. Os QTL contribuíram de forma semelhante para a interação QE (projeção dos vetores dos QTL sobre a OAM foram de comprimentos semelhantes), com exceção dos QTL que apresentaram elevadas estimativas de grau de dominância (*Q3* e *Q6*). Este resultado difere do obtido para os efeitos aditivos e de dominância, em que os QTL contribuíram de forma diferente para a interação QE. Para o grau de dominância, os resultados sugerem que houve um efeito de

compensação dos efeitos genéticos dos QTL para a interação QE, pois QTL que apresentaram padrão de interação QE diferente para os efeitos aditivos e de dominância apresentaram padrão semelhante para o grau de dominância. Exceção foi observada para os QTL *Q3* e *Q6* que apresentaram elevada interação QE (Figura 7). Na literatura, ainda não foram reportados resultados que poderiam ser confrontados com os obtidos neste trabalho.

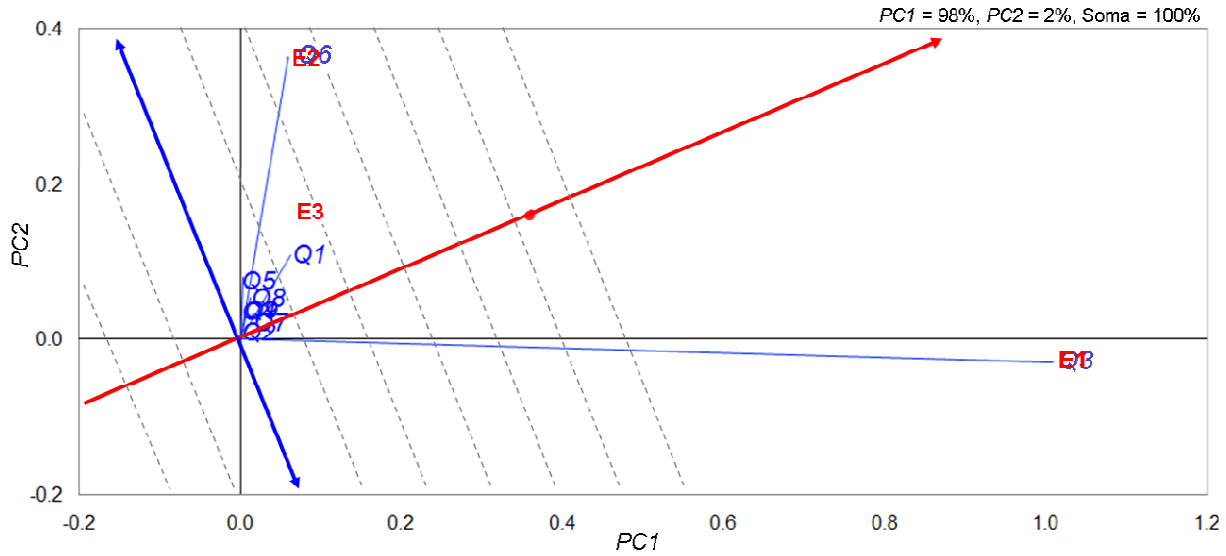


Figura 7 - *Biplot* QQE das estimativas do grau de dominância dos QTL mapeados para produção de grãos, com nove QTL (*Q1* a *Q9*) e três ambientes (E1 a E3), para a visualização do efeito médio e estabilidade dos QTL entre ambientes. O ponto em vermelho representa o ambiente "médio", obtido a partir da média das coordenadas dos ambientes para o *PC1* e *PC2*. As linhas pontilhadas perpendiculares ao EAM auxiliam na classificação dos QTL com base em seus efeitos médios

3.2.2.2 Análise AMMI para os efeitos aditivos, de dominância e grau de dominância dos QTL

Diferentemente do *biplot* QQE, o *biplot* QE contêm apenas informação da interação QE, sendo mais apropriado para comparar a estabilidade "*per se*" (YAN; TINKER, 2005; GAUCH, 2006). Os dois primeiros componentes principais da interação (*IPC1* e *IPC2*) explicaram 100% da variação presente na matriz de estimativas de interações QE para os efeitos aditivos, de dominância e grau de dominância dos QTL, representando desta forma todo o padrão de interação QE (Figura 8).

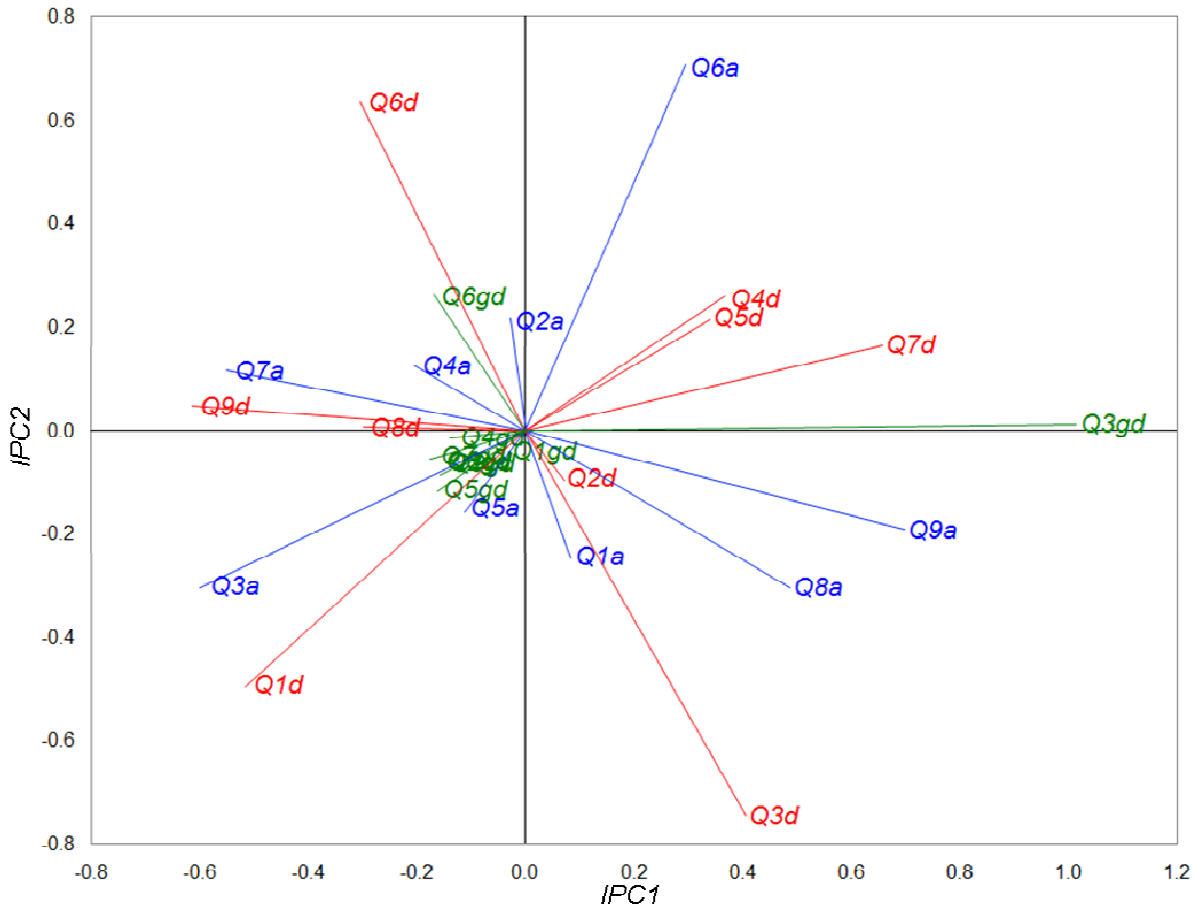


Figura 8 - *Biplot* QE obtido da análise AMMI para as estimativas dos efeitos aditivos (em azul), de dominância (em vermelho) e grau de dominância (em verde) dos QTL, representando as interações QTL por ambientes. *IPC1* e *IPC2* correspondem ao primeiro e segundo componente principal da interação, respectivamente. O nome do QTL é composto pela letra Q, seguido do número do QTL (de 1 a 9) e do seu efeito genético (a - aditivo, d - dominância e gd - grau de dominância)

O comprimento do vetor de um QTL no *biplot* QE relaciona-se com a contribuição deste QTL para a interação QE, sendo que QTL com vetores de maior comprimento contribuem mais para a interação QE, enquanto que QTL com vetores de menor comprimento (situados próximos a origem do *biplot*) são mais estáveis entre os ambientes. Por exemplo, os QTL *Q3d*, *Q3gd*, *Q6a* e *Q6d* interagiram mais com os ambientes, pois apresentaram vetores de maior comprimento. Para o efeito aditivo, os QTL *Q3*, *Q6*, *Q7*, *Q8* e *Q9* apresentaram maior interação com os ambientes do que os *Q1*, *Q2*, *Q4* e *Q5*, que contribuíram pouco para a interação QE. Para o efeito de dominância os QTL *Q1*, *Q3*, *Q4*, *Q5*, *Q6*, *Q7* e *Q9* apresentaram maior interação QE, enquanto que os *Q2* e *Q8* foram mais estáveis. Apesar do QTL *Q2* ter apresentado certa estabilidade para o efeito aditivo e de dominância e os QTL *Q3* e *Q6* terem apresentado maior interação com os ambientes para ambos os efeitos, em geral, o padrão de interação QE foi

específico para cada efeito genético. Esses resultados mostram que a contribuição de cada QTL para a interação QE é dependente dos efeitos genéticos (aditivo ou de dominância) dos QTL, o que corrobora com os resultados obtidos nos *biplots* QQE.

Com relação à interação QE para as estimativas do grau de dominância dos QTL, verificou-se que os QTL contribuíram de forma semelhante para a interação QE (vetores com comprimento semelhante) e foram estáveis entre os ambientes (vetores de menor comprimento), com exceção dos QTL *Q3* e *Q6* que apresentaram maior interação com os ambientes. Os QTL *Q3* e *Q6* apresentaram estimavas de grau de dominância muito elevadas em determinados ambientes (*Q3* no ambiente 1 com 74,46 e *Q6* no ambiente 2 com 10,16) (Tabela 11), fator que provavelmente explica a maior interação QE observada para estes QTL. Além disso, comparativamente a outros QTL, os QTL *Q3* e *Q6* apresentaram vetores de maior comprimento para o grau de dominância, indicando que estes QTL foram responsáveis por grande parte da interação QE.

3.2.2.3 Considerações gerais

Os dois primeiros componentes principais do *biplot* QQE explicaram 99%, 99% e 100% da variação total contida na matriz de estimativas dos efeitos aditivos, de dominância e grau de dominância dos QTL, respectivamente. Trabalhos na literatura ressaltam que para as interpretações serem feitas corretamente é necessário que a variação presente na matriz de dados esteja bem representada no *biplot*, especialmente nos primeiros componentes principais que retêm a maior parte da variação (GAUCH, 2006; LAFFONT; HANAFI; WRIGHT, 2007; YAN et al., 2007; GAUCH; PIEPHO; ANNICCHIARICO, 2008; YANG et al., 2009). Desta forma, a metodologia QQE *biplot* utilizada neste trabalho foi eficiente em explicar praticamente todo o padrão QQE, o que deu credibilidade para as comparações entre os efeitos principais e estabilidade dos efeitos genéticos e grau de dominância dos QTL.

Para os efeitos genéticos observou-se que grande parte da variação das estimativas estava associada a diferenças entre os efeitos principais dos QTL. A proporção da soma de quadrados de Q em relação à variação total foi de 94,60% e 88,14% para o efeito aditivo e de dominância, respectivamente (Tabela 11). O primeiro componente principal do modelo QQE explicou a maior parte da variação, correspondendo por 97% e 93% da variação total para as estimativas dos efeitos aditivos e de dominância, respectivamente (Figuras 2 e 4). Como cada componente

principal corresponde a uma “mistura” de Q e QE, a variação explicada pelo *PC1* foi devida a uma variação entre Q e interação QE. Como relatado por Yan et al. (2000), a correlação entre as coordenadas dos marcadores de linha (neste estudo, QTL) para o primeiro componente principal e os efeitos principais dos QTL é alta e positiva, especialmente quando Q explica mais de 40% da variação total (YAN et al., 2001). Além disso, vários trabalhos (YAN et al. 2000; YAN; HUNT, 2001; CROSSA; CORNELIUS; YAN, 2002; YANG et al., 2009) relatam que se as coordenadas dos ambientes para o *PC1* forem de mesmo sinal, a variação do *PC1* causada pela interação QE é devida principalmente a uma interação do tipo simples (interação QE causada por diferenças de magnitude dos efeitos dos QTL, sem contudo, provocar mudanças de classificação dos QTL nos ambientes) e a do *PC2* devida a uma interação QE do tipo complexa (interação QE causada por mudanças de classificação do efeito do QTL nos diferentes ambientes, sendo de maior importância para a SAM). Neste trabalho, todos os ambientes apresentaram coordenadas positivas para o *PC1*, indicando que a variação representada pelo *PC1* foi devida a diferenças entre os efeitos principais dos QTL e a interação QE do tipo simples. Em termos de escolha de QTL candidatos para a SAM, esses resultados sugerem que, em um primeiro momento, deve-se avaliar o efeito principal do QTL (identificação de QTL com efeitos de elevada magnitude), com posterior avaliação da estabilidade do efeito genético entre os ambientes.

Com relação ao grau de dominância dos QTL, grande parte da variação para esta estimativa foi devida a interação QE (59,15%). Entretanto, esta interação foi predominantemente do tipo simples, pois os QTL que apresentaram estimativas mais elevadas em determinados ambientes (*Q3* no ambiente 1 e *Q6* no ambiente 2) também apresentaram estimativas mais elevadas nos demais ambientes (Tabela 11). Além disso, o *PC1* explicou a maior parte da variação (98%) para esta estimativa, indicando que a variação estava associada principalmente a diferenças entre os efeitos principais dos QTL e a interação QE do tipo simples (Figura 6).

A interação progênies por ambientes, previamente identificada em nível fenotípico, foi também observada em nível de QTL, o que provavelmente propiciou o desempenho diferencial das progênies entre os ambientes. QTL com efeitos variáveis entre os ambientes são aqueles que contribuem para o aumento da interação genótipos por ambientes, sendo responsáveis por adaptações específicas (YAN; TINKER, 2005; MALOSETTI et al., 2008). Em geral, os efeitos genéticos dos QTL foram influenciados pelo ambiente e o padrão de interação QE foi específico para cada efeito, mostrando que a contribuição de cada QTL para a interação QE é dependente

dos efeitos genéticos dos QTL. Por outro lado, as estimativas do grau de dominância dos QTL foram menos influenciadas pelo ambiente, sugerindo que houve um efeito de compensação entre os efeitos aditivos e de dominância para a interação QE (Figura 8).

Os QTL *Q8* e *Q9* apresentaram, em média, estimativas mais elevadas para os efeitos aditivos (em módulo) e de dominância, indicando que estes QTL poderiam ser considerados na SAM. Entretanto, como comentado anteriormente, a escolha de QTL deve levar em consideração tanto o efeito principal do QTL quanto a estabilidade destes efeitos entre os ambientes. O objetivo deste trabalho foi a visualização e comparação do padrão de interação QE para os efeitos genéticos e grau de dominância dos QTL, sendo a possível utilização de QTL na SAM apenas uma sugestão para trabalhos futuros. Como relatado por Yan; Glover e Kang (2010), a grande vantagem da utilização de *biplots* é a inspeção rápida e a visualização do padrão QQE e/ou QE.

As metodologias QQE *biplot* e AMMI explicaram grande parte da variação (acima de 99%) das estimativas dos efeitos genéticos e grau de dominância dos QTL, representando praticamente todo o padrão QQE e QE dos QTL, respectivamente. Ambas as metodologias foram eficientes em descrever o padrão de interação QE, devendo ser, portanto utilizadas de forma complementar. A diferença é que a metodologia QQE *biplot* permite, em um único *biplot*, obter informações sobre os efeitos principais dos QTL e interação QE, enquanto que a análise AMMI contém apenas informação da interação QE, sendo mais apropriada para comparar a estabilidade "*per se*" (YAN; TINKER, 2005; GAUCH, 2006). Neste trabalho, foi possível compreender o padrão de interação QE e avaliar a influência desta interação sobre as estimativas dos efeitos genéticos e grau de dominância dos QTL. A presença da interação QE para PG e o padrão específico de interação para os efeitos genéticos dos QTL impõe desafios adicionais à incorporação da SAM nos programas de melhoramento que visam o desenvolvimento de genótipos produtivos e com estabilidade de produção.

Referências

BASTEN, C. J.; WEIR, B. S.; ZENG, Z. B. **QTL Cartographer.** Raleigh: Department of Statistics, Noth Carolina State University, 2003. 187p.

BEAVIS, W. D.; SMITH, O. S.; GRANT, D.; FINCHER, R. Identification of quantitative trait loci using a small sample of topcrossed and F_4 progeny from maize. **Crop Science**, Madison, v. 4, n. 4, p. 882-896, July/Aug. 1994.

BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants.** Woodbury: Stemma Press, 2002. 369 p.

BERNARDO, R. Molecular markers and selection for complex traits in plants: learning from the last 20 years. **Crop Science**, Madison, v. 48, n. 5, p. 1649-1664, Sept./Oct. 2008.

BOER, M.P.; WRIGHT, D.; FENG, L.; PODLICH, D.W.; LUO, L.; COOPER, M.; VAN EEUWIJK, F.A. A mixed-model quantitative trait loci (QTL) analysis for multiple-environment trial data using environmental covariables for QTL-by-environment interactions, with an example in maize. **Genetics,** Austin, v. 177, n. 3, p. 1801-1813, Nov. 2007.

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, Nov./Dec. 1997.

CROSSA, J.; CORNELIUS, P.L.; YAN, W. Biplots of linear-bilinear models for studying crossover genotype x environment interaction. **Crop Science**, Madison, v. 42, n. 2, p. 619-633, Mar./Apr. 2002.

CROSSA, J.; VARGAS, M.; VAN EEUWIJK, F.A.; JIANG, C.; EDMEADES, G.O.; HOSINGTON, D. Interpreting genotype environment interaction in tropical maize using linked molecular markers and environmental covariables. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 99, n. 3-4, p. 611-625, Aug. 1999.

DUARTE, J.B.; VENCOVSKY, R. **Interação Genótipos x Ambientes:** uma Introdução à análise AMMI. Ribeirão Preto: SBG, 1999. 60p. (Série Monografias, 9).

DUDLEY, J.W. Molecular markers in plant improvement - manipulation of genes affecting uantitative traits. **Crop Science**, Madison, v. 33, n. 4, p. 660-668, July/Aug. 1993.

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

GABRIEL, K.R. The biplot graphic display of matrices with application to principal component analysis. **Biometrika**, Oxford, v. 58, n. 3, p. 453-467. 1971.

GAUCH, H.G. Model selection and validation for yield trials with interaction. **Biometrics**, Washington, v. 44, n. 3, p. 705-715, Sept. 1988.

GAUCH, H. G. Statistical analysis of yield trials by AMMI and GGE. **Crop Science**, Madison, v. 46, n. 4, p. 1488-1500, July/Aug. 2006.

GAUCH, H.G.; PIEPHO, H.P.; ANNICCHIARICO, P. Statistical analysis of yield trials by AMMI and GGE: Further considerations. **Crop Science**, Madison, v. 48, n. 3, p. 866-889, May/June 2008.

HALLAUER, A. R.; MIRANDA FILHO, J. B. **Quantitative genetics in maize breeding.** 2 ed. Ames: Iowa States University Press, 1988. 468 p.

HOSPITAL, F. Challenges for effective marker-assisted selection in plants. **Genetica**, Dordrecht, v. 136, n. 2, p. 303-310, June 2009.

JANSEN, R.C; VAN OOIJEN, J.W.; STAM, P.; LISTER, C.; DEAN, C. Genotype-by-environment interaction in genetic mapping of multiple quantitative trait loci. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 91, n. 1, p. 33-37, July 1995.

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

JIANG, C.; EDMEADES, G. O.; ARMSTEAD, I.; LAFITTE, H. R.; HAYWARD, M. D.; HOISINGTON, D. Genetic analysis of adaptation differences between highland and lowland tropical maize using molecular markers. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 99, n. 7-8, p. 1106-1119, Nov. 1999.

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

KROONENBERG, P.M. 1995. **Introduction to biplots for G x E tables**. Research Report No. 51. Disponível em: <http://hdl.handle.net/1887/11604>. Acesso em: 30 set. 2010.

LAFFONT, J.L.; HANAFI, M.; WRIGHT, K. Numerical and graphical measures to facilitate the interpretation of GGE biplots. **Crop Science**, Madison, v. 47, n. 3, p. 990-996, May/June 2007.

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.

LI, X. H.; LIU, X. D.; LI, M. S.; ZHANG, S. H. Identification of Quantitative Trait Loci for Anthesis-Silking Interval and Yield Components Under Drought Stress in Maize. **Acta Botanica Sinica**, Beijing, v. 45, n. 7, p. 852-857, July 2003.

LIMA, M.D.A.; SOUZA JÚNIOR, C.L.; 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, Apr. 2006.

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. 1-2, p. 241-257, May 2008.

MALOSETTI, M.; VOLTAS, J.; ROMAGOSA, I.; ULLRICH, S.E.; VAN EEUWIJK, F.A. Mixed models including environmental covariables for studying QTL by environment interaction. **Euphytica**, Wageningen, v. 137, n. 1, p. 139-145, 2004.

PIEPHO, H. P. A mixed-model approach to mapping quantitative trait loci in barley on the basis of multiple environment data. **Genetics,** Austin, v. 156, n. 4, p. 2043-2050, Dec. 2000.

ROMAGOSA, I.; ULLRICH, S.E.; HAN, F.; HAYES, P.M. Use of the additive main effects and multiplicative interaction model in QTL mapping for adaptation in barley. **Theoretical and Applied Genetics,** New York, v. 93, n. 1-2, p. 30-37, July 1996.

SARI-GORLA, M.; CALINSKI, T.; KACZMAREK, Z.; KRAJEWSKI, P. Detection of QTL environment interaction in maize by a least squares interval mapping method. **Heredity**, Edinburgh, v. 78, p. 146-157, Feb. 1997.

SAS INSTITUTE, **Statistical analysis software:** SAS 9.1. 2003. Cary-NC, EUA.

SIBOV, S.T.; SOUZA JÚNIOR, C.L.; GARCIA, A.A.F.; GARCIA, A.F.; SILVA, A.R.; MANGOLIN, C.A.; BENCHIMOL, L.L.; SOUZA, A.P. Molecular mapping in tropical maize (*Zea mays* L.) using microsatellite markers. 1. Map construction and localization of loci showing distorted segregation. **Hereditas**, Lund, v. 139, n. 2, p. 96-106, 2003.

STUBER, C. W.; EDWARDS, M. D.; WENDEL, J. F. Molecular marker-facilites 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, July/Aug. 1987.

VAN EEUWIJK, F.A.; CROSSA, J.; VARGAS, M.; RIBAUT, J.M. Analysing QTL-environment interaction by factorial regression, with an application to the CIMMYT drought and low-nitrogen stress programme in Maize. In: KANG, M.S. (Ed.). **Quantitative genetics, genomics and plant breeding**. Wallingford: CABI, 2002. chap. 16, p. 245-256.

VAN EEUWIJK, F.A.; MALOSETTI, M.; YIN, X.; STRUIK, P.C.; STAM, P. Statistical models for genotype by environment data: from conventional ANOVA models to eco-physiological QTL models. **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v. 56, n. 9, p. 883-894, 2005.

VARGAS, M.; VAN EEUWIJK, F. A.; CROSSA, J.; RIBAUT, J. M. Mapping QTLs and QTL x environment interaction for CIMMYT maize drought stress program using factorial regression and partial least squares methods. **Theoretical and Applied Genetics,** New York, v. 112, n. 6, p. 1009-1023, Apr. 2006.

VERBYLA, A.P.; ECKERMANN, P.J.; THOMPSON, R.; CULLIS, B.R. The analysis of quantitative trait loci in multi-environment trials using a multiplicative mixed model. **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v. 54, n. 11-12, p. 1395-1408, 2003.

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, Jan. 2000.

WARD, J. H. Hierarchical grouping to optimize an objective function. **Journal of the American Statistical Association**, Alexandria, v. 58, n. 301, p. 236-244, 1963.

XU, Y. B.; CROUCH, J. H. Marker-assisted selection in plant breeding: From publications to practice. **Crop Science**, Madison, v. 48, n. 2, p. 391-407, Mar./Apr. 2008.

YAN, W. Singular-value partitioning in biplot analysis of multienvironment trial data. **Agronomy Journal**, Madison, v. 94, n. 5, p. 990-996, Sept./Oct. 2002.

YAN, W.; HUNT, L. A. Interpretation of genotype x environment interaction for winter wheat yield in Ontario. **Crop Science**, Madison, v. 41, n. 1, p. 19-25, Jan./Feb. 2001.

YAN, W.; TINKER, N. A. A biplot approach for investigating QTL-by-environment patterns. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 15, n. 1, p. 31-43, Jan. 2005.

YAN, W.; GLOVER, K.D.; KANG, M.S. Comment on "Biplot Analysis of Genotype x Environment Interaction: Proceed with Caution," by R.-C. Yang, J. Crossa, PL Cornelius, and J. Burgueno in Crop Science 2009 49:1564-1576. **Crop Science**, Madison, v. 50, n. 4, p. 1121-1123, July/Aug. 2010.

YAN, W.; CORNELIUS, P.L.; CROSSA, J.; HUNT, L.A. Two types of GGE biplots for analyzing multi-environment trial data. **Crop Science**, Madison, v. 41, n. 3, p. 656-663, May/June 2001.

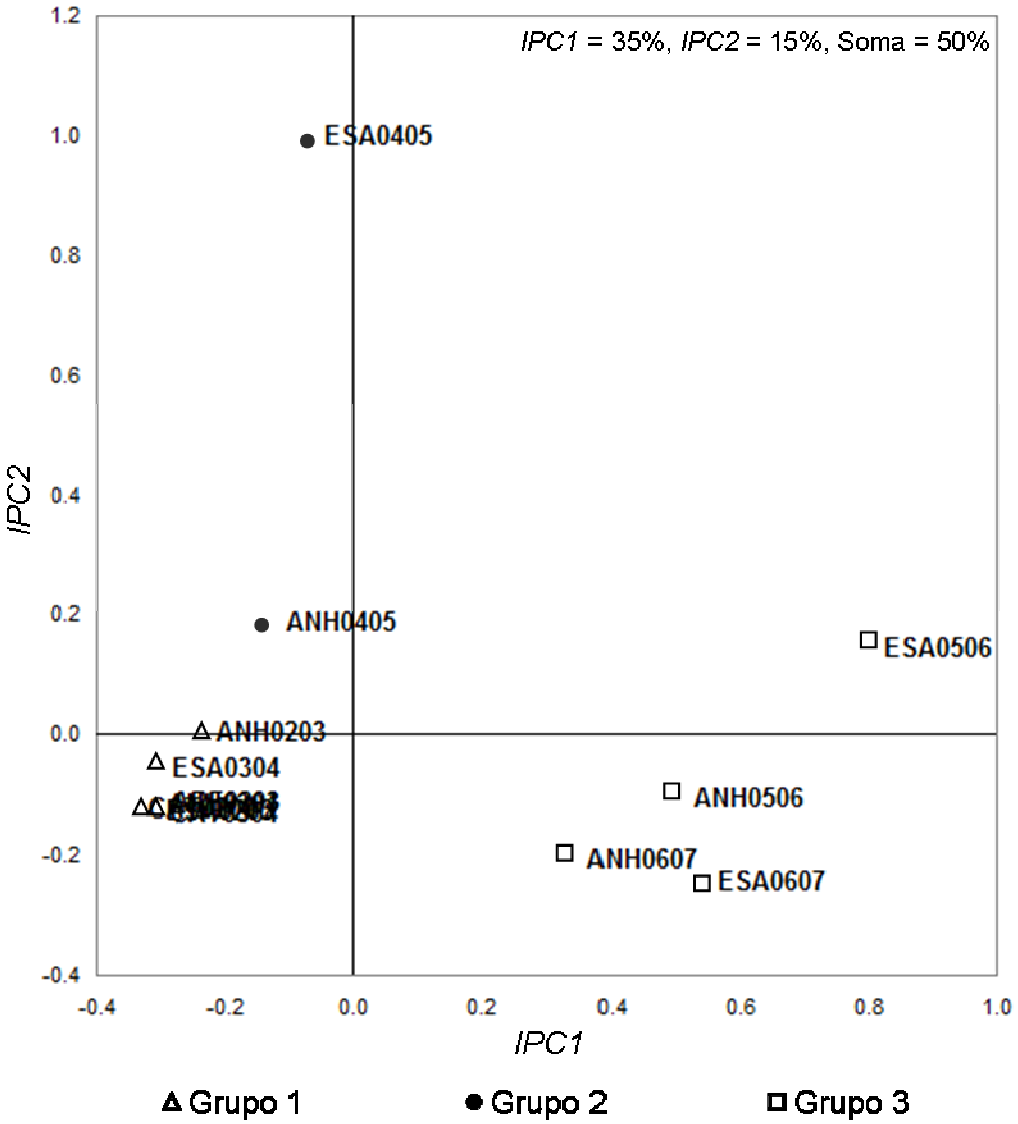
YAN, W.; HUNT, L.A.; SHENG, Q.; SZLAVNICS, Z. Cultivar evaluation and mega-environment investigation based on the GGE biplot. **Crop Science**, Madison, v. 40, n. 3, p. 597-605, May/June 2000.

YAN, W.; KANG, M.S.; MA, B.; WOODS, S.; CORNELIUS, P.L. GGE biplot vs. AMMI analysis of genotype-by-environment data. **Crop Science**, Madison, v. 47, n. 2, p. 643-655, Mar./Apr. 2007.

ZOBEL, R.W.; WRIGHT, M.J.; GAUCH, H.G. 1988. Statistical analysis of a yield trial. **Agronomy Journal**, Madison, v. 80, n. 3, p. 388-393, May/June 1988.

YANG, R.C.; CROSSA, J.; CORNELIUS, P.L.; BURGUEÑO, J. Biplot Analysis of Genotype x Environment Interaction: Proceed with Caution. **Crop Science**, Madison, v. 49, n. 5, p. 1564-1576, Sept./Oct. 2009.

ANEXOS



Anexo A - Posição dos 13 ambientes de acordo com suas coordenadas para os dois primeiros componentes principais da interação (*IPC1* e *IPC2*) no modelo AMMI. Ambientes pertencentes ao mesmo grupo de ambientes, determinado pela análise de agrupamento (Figura 1), estão representados com o mesmo símbolo

Anexo B - QTL mapeados no grupo 1 de ambientes para produção de grãos: Posição no genoma, ambientes nos quais foi detectada a presença do QTL, valor do teste da razão de verossimilhança (TRV) para o efeito do QTL e da interação, efeitos genéticos, tipo de interação alélica[1], direção do alelo favorável e proporção da variância fenotípica $\left(R_F^2\right)$ e genética $\left(R_G^2\right)$ individual e total explicadas pelos QTL

QTL[a]	Posição			Ambientes[c]	TRV		Efeito genético		Ação gênica		Direção	R_F^2 %	R_G^2 %
	Bin	cM	Marcador[b]		Conj.	Int.[d]	a	d	GD	Tipo			
qpg1a	1.01	29,33	umc1106		87,53	86,13	-0,08	-0,05	0,56	DP	L 08-05F	0,38	0,40
qpg1b	1.02	43,49	bnlg1627	4, 7	58,18	52,88	-0,18	0,08	0,43	DP	L 08-05F	1,69	1,78
qpg1c	1.03	74,59	umc1021	1, 3	27,34	24,17	-0,01	0,17	11,96	SD	L 08-05F	0,70	0,74
qpg1d	1.05	125,96	umc1601	2	74,02	71,82	-0,06	-0,22	3,36	SD	L 08-05F	1,31	1,38
qpg1e	1.06	168,81	bnlg1598	2, 3, 4, 5, 6, 7	40,63	28,92	0,16	0,22	1,36	SD	L 14-04B	2,40	2,53
qpg1f	1.07	232,68	phi0037		37,99	32,29	-0,18	-0,03	0,14	AD	L 08-05F	1,56	1,65
qpg1g	1.09	273,55	umc1431		29,59	21,81	-0,21	0,02	0,08	AD	L 08-05F	2,04	2,15
qpg1h	1.11	283,19	phi0120	1, 4	30,42	24,50	-0,16	-0,07	0,43	DP	L 08-05F	1,30	1,37
qpg2a	2.02	6,23	bnlg1338	2, 3, 5	37,62	34,59	0,01	-0,17	13,89	SD	L 14-04B	0,68	0,72
qpg2b	2.03	42,12	umc1776		29,28	28,55	0,08	-0,03	0,41	DP	L 14-04B	0,31	0,33
qpg2c	2.03	48,45	dupssr27	2, 4, 7	38,05	30,81	-0,11	0,20	1,78	SD	L 08-05F	1,50	1,58
qpg2d	2.04	57,18	bnlg0381		29,71	17,59	-0,18	0,20	1,12	DC	L 08-05F	2,48	2,62
qpg2e	2.06	108,70	dupssr21		40,94	40,60	-0,03	0,09	3,59	SD	L 08-05F	0,24	0,26
qpg2f	2.06	138,17	bnlg1396		33,44	18,23	-0,20	-0,27	1,40	SD	L 08-05F	3,58	3,78
qpg2g	2.09	213,06	umc1230		43,80	42,58	-0,05	0,08	1,61	SD	L 08-05F	0,30	0,31
qpg3	3.08	151,96	umc1320	2, 3, 4, 5, 7	37,65	29,62	-0,12	-0,24	1,96	SD	L 08-05F	2,06	2,17
qpg4a	4.01	23,73	umc1757	2, 3, 7	31,17	27,50	-0,15	0,05	0,34	DP	L 08-05F	1,12	1,18
qpg4b	4.03	39,41	umc2082	2, 3, 4	34,45	29,57	-0,04	0,25	6,48	SD	L 08-05F	1,60	1,69
qpg4c	4.05	74,34	bnlg0252		30,64	21,48	0,31	-0,04	0,14	AD	L 14-04B	4,47	4,71
qpg5	5.04	113,56	bnlg 1892		29,68	25,82	0,09	0,26	2,79	SD	L 14-04B	1,99	2,10
qpg8a	8.02	40,17	bnlg1352	1, 2, 4, 6, 7	38,18	25,01	-0,08	0,38	4,77	SD	L 08-05F	3,71	3,92
qpg8b	8.02	43,67	umc1034		35,55	21,05	-0,09	0,39	4,34	SD	L 08-05F	3,96	4,18
qpg8c	8.05	127,62	umc2378		27,93	16,22	0,27	-0,30	1,10	DC	L 14-04B	5,46	5,76
qpg9	9.03	65,53	bnlg0430		33,05	14,89	-0,26	0,36	1,39	SD	L 08-05F	6,25	6,59
qpg10	10.07	149,74	umc1038	5, 7	37,26	33,83	-0,07	0,16	2,41	SD	L 08-05F	0,84	0,88
								GMD	**2,15**	**SD**	**TOTAL**	**42,17**	**44,49**

[a] Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (qpg), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e de letra discriminando os vários QTL mapeados em um mesmo cromossomo.
[b] Marcador a esquerda do intervalo em que o QTL foi mapeado.
[c] Ambientes: 1 (ESALQ 02/03); 2 (Caterpillar 02/03); 3 (Areão 02/03); 4 (Anhembi 02/03); 5 (ESALQ 03/04); 6 (Caterpillar 03/04); 7 (Anhembi 03/04).
[d] Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTL x ambientes.
[1] AD - aditiva; DP - dominância parcial; DC - dominância completa; SD - sobredominância.

Anexo C - QTL mapeados no grupo 2 de ambientes para produção de grãos: Posição no genoma, ambientes nos quais foi detectada a presença do QTL, valor do teste da razão de verossimilhança (TRV) para o efeito do QTL e da interação, efeitos genéticos, tipo de interação alélica[1], direção do alelo favorável e proporção da variância fenotípica $\left(R_F^2\right)$ e genética $\left(R_G^2\right)$ individual e total explicadas pelos QTL

QTL[a]	Posição			Ambientes[c]	TRV		Efeito genético		Ação gênica		Direção	$R_F^2\%$	$R_G^2\%$
	Bin	cM	Marcador[b]		Conj.	Int.[d]	a	d	GD	Tipo			
qpg4	4.01	0,01	umc1276	8	17,41	4,60	-0,09	0,52	6,04	SD	L 08-05F	3,81	5,34
qpg10	10.07	149,89	umc1569	8, 9	21,15	8,31	-0,50	0,06	0,13	AD	L 08-05F	6,63	9,30
								GMD	**2,29**	**SD**	**TOTAL**	**10,43**	**14,64**

[a] Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (qpg), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e de letra discriminando os vários QTL mapeados em um mesmo cromossomo.
[b] Marcador a esquerda do intervalo em que o QTL foi mapeado.
[c] Ambientes: 8 (ESALQ 04/05); 9 (Anhembi 04/05).
[d] Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTL x ambientes.
[1] AD - aditiva; DP - dominância parcial; DC - dominância completa; SD - sobredominância.

Anexo D - QTL mapeados no grupo 3 de ambientes para produção de grãos: Posição no genoma, ambientes nos quais foi detectada a presença do QTL, valor do teste da razão de verossimilhança (TRV) para o efeito do QTL e da interação, efeitos genéticos, tipo de interação alélica[1], direção do alelo favorável e proporção da variância fenotípica $\left(R_F^2\right)$ e genética $\left(R_G^2\right)$ individual e total explicadas pelos QTL

QTL[a]	Posição			Ambientes[c]	TRV		Efeito genético		Ação gênica		Direção	R_F^2%	R_G^2%
	Bin	cM	Marcador[b]		Conj.	Int.[d]	a	d	GD	Tipo			
qpg1	1.07	204,09	umc1278		34,23	9,86	-0,40	0,48	1,22	SD	L 08-05F	5,71	6,15
qpg2	2.04	79,18	bnlg0381		23,01	15,29	-0,33	0,00	0,00	AD	L 08-05F	2,27	2,45
qpg3a	3.05	66,97	bnlg0420		21,74	15,30	0,19	-0,30	1,61	SD	L 14-04B	1,71	1,84
qpg3b	3.05	92,35	mmc0022	11	30,15	24,90	0,13	-0,48	3,69	SD	L 14-04B	2,78	2,99
qpg3c	3.06	114,77	bnlg1798		29,04	27,91	0,01	-0,21	17,41	SD	L 14-04B	0,44	0,48
qpg3d	3.07	132,78	umc1690		21,85	21,25	0,05	-0,08	1,53	SD	L 14-04B	0,13	0,14
qpg4a	4.01	0,01	umc1276	10, 11, 12	30,20	25,32	0,04	0,33	7,97	SD	L 14-04B	1,13	1,22
qpg4b	4.04	50,88	umc1652		22,01	13,54	-0,30	-0,12	0,38	DP	L 08-05F	2,05	2,21
qpg4c	4.05	52,56	phi0026		22,08	13,00	-0,32	-0,13	0,40	DP	L 08-05F	2,27	2,44
qpg4d	4.05	56,54	umc1088		24,70	11,47	-0,35	-0,25	0,72	DP	L 08-05F	3,20	3,44
qpg4e	4.06	69,34	bnlg0252		28,79	14,22	-0,40	-0,65	1,61	SD	L 08-05F	7,73	8,32
qpg5a	5.05	184,00	mmc0481		26,66	10,64	-0,19	-0,54	2,77	SD	L 08-05F	3,79	4,08
qpg5b	5.06	194,02	umc1680		29,86	11,77	-0,17	-0,61	3,63	SD	L 08-05F	4,42	4,75
qpg5c	5.06	197,00	umc1524		29,86	12,89	-0,16	-0,62	3,79	SD	L 08-05F	4,54	4,89
qpg5d	5.06	210,01	umc2216		24,29	18,45	-0,18	-0,38	2,14	SD	L 08-05F	2,20	2,37
qpg8a	8.02	37,17	bnlg1352	10	22,21	20,58	-0,04	0,27	7,40	SD	L 08-05F	0,78	0,84
qpg8b	8.05	135,62	umc2378	10, 11, 12	29,80	21,44	0,37	0,24	0,64	DP	L 14-04B	3,50	3,77
qpg8c	8.06	147,20	bnlg1607	11	29,63	22,98	0,33	0,11	0,35	DP	L 14-04B	2,39	2,57
qpg8d	8.07	155,58	bnlg1823	11	26,82	22,16	0,22	-0,14	0,63	DP	L 14-04B	1,18	1,27
qpg9	9.03	67,53	bnlg0430		29,45	13,07	-0,54	-0,07	0,13	AD	L 08-05F	6,14	6,60
qpg10a	10.05	146,89	umc1506	10, 11, 12, 13	38,12	19,71	-0,65	-0,38	0,58	DP	L 08-05F	10,29	11,07
qpg10b	10.07	149,74	umc1038	10, 11, 12, 13	36,54	18,75	-0,61	-0,32	0,53	DP	L 08-05F	8,84	9,51
								GMD	**1,59**	**SD**	**TOTAL**	**46,71**	**50,26**

[a] Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (qpg), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e de letra discriminando os vários QTL mapeados em um mesmo cromossomo.
[b] Marcador a esquerda do intervalo em que o QTL foi mapeado.
[c] Ambientes: 10 (ESALQ 05/06); 11 (Anhembi 05/06); 12 (ESALQ 06/07); 13 (Anhembi 06/07)
[d] Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTL x ambientes.
[1] AD - aditiva; DP - dominância parcial; DC - dominância completa; SD - sobredominância.