**EFICIÊNCIA DE MÉTODOS DE MAPEAMENTO DE LOCOS QUANTITATIVOS
(QTLs) E DA SELEÇÃO ASSISTIDA POR MARCADORES
MOLECULARES ATRAVÉS DE SIMULAÇÃO**

DANIEL FURTADO FERREIRA
Engenheiro Agrônomo

Orientador: Prof.Dr. CLÁUDIO LOPES DE SOUZA JÚNIOR

Tese apresentada à Escola Superior de
Agricultura "Luiz de Queiroz", da
Universidade de São Paulo, para
obtenção do título de Doutor em
Agronomia, Área de Concentração:
Genética e Melhoramento de Plantas.

PIRACICABA

Estado de São Paulo - Brasil

Novembro - 1995

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - Campus "Luiz de Queiroz"/USP

Ferreira, Daniel Furtado

Eficiência de métodos de mapeamento de locos quantitativos (QTLs) e da seleção assistida por marcadores através de simulação. Piracicaba, 1995.

210p.

Tese - ESALQ

Bibliografia.

1. Mapeamento genético 2. Marcador molecular 3. Parametro genético
4. Simulação automatizada I. Escola Superior de Agricultura Luiz de
Queiroz, Piracicaba, SP

CDD 575.12

**EFICIÊNCIA DE MÉTODOS DE MAPEAMENTO DE LOCOS QUANTITATIVOS
(QTLs) E DA SELEÇÃO ASSISTIDA POR MARCADORES
MOLECULARES ATRAVÉS DE SIMULAÇÃO**

DANIEL FURTADO FERREIRA

Aprovada em : 06.02.1996

Comissão julgadora:

Prof. Dr. Cláudio Lopes de Souza Júnior	ESALQ/USP
Prof. Dr. João Bosco dos Santos	UFLA
Dr. Luciano Lourenço Nass	CENARGEN/EMBRAPA
Prof. Dr. Magno Antônio Patto Ramalho	UFLA
Prof. Dr. Roland Vencovsky	ESALQ/USP

Prof. Dr. Cláudio Lopes de Souza Júnior
Orientador

À minha esposa Lidiâne;

À minha filha Aline;

Aos meus pais Nadime e João (*in memoriam*);

Aos meus irmãos

Que sempre me apoiaram e me deram
forças para seguir em frente.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

A Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", e especialmente ao Instituto de Genética, pela oportunidade concedida.

Ao Professor Cláudio Lopes de Souza Júnior pela orientação, motivação, compreensão nos momentos difíceis e sobretudo pela amizade.

Aos Professores Magno Antônio Patto Ramalho, João Bosco dos Santos, César Augusto Brasil Pereira Pinto, Roland Vencovsky e Luciano Lourenço Nass pela amizade e pelas valiosas sugestões apresentadas para melhoria deste trabalho.

Aos colegas de curso de Pós-Graduação: Dehon, Elaine, Baldin, Rogério, Francisco, Tomé, Milton, Auster, Luciana, Luciana Veiga, Luiz Cláudio, Jorge, Juan, Nelson, Takeda, Walter, Carlos, Júlio, Ana, Eduardo, Joaquim, Augusto, Raimundo e Adriana pela amizade.

Aos professores do Departamento de Ciências Exatas, DEX/UFLA, pelo apoio e incentivo nos momentos difíceis;

A todos que, de algum modo, contribuíram para que o objetivo desse trabalho fosse alcançado com êxito.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	vii
LISTA DE TABELAS	xi
RESUMO	xviii
SUMMARY	xxi
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	4
3. METODOLOGIA	33
3.1. Geração da população e simulação dos QTLs	33
3.2. Análises estatísticas para detecção dos efeitos dos QTLs	36
3.2.1. Análise de variância	36
3.2.2. Análise de regressão linear múltipla	38
3.2.3. Análise de regressão múltipla não linear	40
3.2.4. Avaliação da eficiência das técnicas de mapeamento de QTLs	42
3.3. Seleção recorrente	43
3.3.1 Seleção recorrente fenotípica (SRF)	43
3.3.2. Seleção assistida por marcadores (MAS)	44
3.3.3. Seleção combinada	45
3.3.4. Comparação dos processos seletivos	46

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	48
4.1. Mapeamento de QTLs	48
4.1.1. Análise de variância de um só ponto	48
4.1.2. Análise de variância de marcadores flanqueadores	62
4.1.3. Análise de regressão múltipla não linear	64
4.1.4. Análise de regressão linear múltipla	75
4.1.5. Seleção de marcadores pelo processo de Backward	85
4.2. Seleção recorrente	92
5. CONCLUSÕES	103
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	106
TABELAS	118
FIGURAS	191
APÊNDICE	200

LISTA DE FIGURAS

Pag.

1. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (SRF, MAS e COMB) nos cinco ciclos seletivos. Primeira situação: 10 QTLs com interação alélica aditiva e herdabilidade de 0,750 192
2. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (SRF, MAS e COMB) nos cinco ciclos seletivos. Primeira situação: 10 QTLs com interação alélica aditiva e herdabilidade de 0,500 192
3. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (SRF, MAS e COMB) nos cinco ciclos seletivos. Primeira situação: 10 QTLs com interação alélica aditiva e herdabilidade de 0,250 193
4. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (SRF, MAS e COMB) nos cinco ciclos seletivos. Primeira situação: 10 QTLs com interação alélica aditiva e herdabilidade de 0,125. 193
5. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (SRF, MAS e COMB) nos cinco ciclos

- seletivos. Segunda situação: 10 QTLs com interação alélica de dominância e herdabilidade de 0,750 194
6. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (SRF, MAS e COMB) nos cinco ciclos seletivos. Segunda situação: 10 QTLs com interação alélica de dominância e herdabilidade de 0,500 194
7. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (SRF, MAS e COMB) nos cinco ciclos seletivos. Segunda situação: 10 QTLs com interação alélica de dominância e herdabilidade de 0,250 195
8. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (SRF, MAS e COMB) nos cinco ciclos seletivos. Segunda situação: 10 QTLs com interação alélica de dominância e herdabilidade de 0,125. 195
9. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (SRF, MAS e COMB) nos cinco ciclos seletivos. Terceira situação: 100 QTLs com interação alélica aditiva e herdabilidade de 0,750. 196
10. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (SRF, MAS e COMB) nos cinco ciclos seletivos. Terceira situação: 100 QTLs com

interação alélica aditiva e herdabilidade de 0,500.

196

11. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (SRF, MAS e COMB) nos cinco ciclos seletivos. Terceira situação: 100 QTLs com interação alélica aditiva e herdabilidade de 0,250.

197

12. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (SRF, MAS e COMB) nos cinco ciclos seletivos. Terceira situação: 100 QTLs com interação alélica aditiva e herdabilidade de 0,125.

197

13. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (SRF, MAS e COMB) nos cinco ciclos seletivos. Quarta situação: 100 QTLs com interação alélica de dominância e herdabilidade de 0,750.

198

14. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (SRF, MAS e COMB) nos cinco ciclos seletivos. Quarta situação: 100 QTLs com interação alélica de dominância e herdabilidade de 0,500.

198

15. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (SRF, MAS e COMB) nos cinco ciclos seletivos. Quarta situação: 100 QTLs com interação alélica de dominância e herdabilidade de 0,250.

199

16. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (SRF, MAS e COMB) nos cinco ciclos seletivos. Quarta situação: 100 QTLs com interação alélica de dominância e herdabilidade de 0,125.

LISTA DE TABELAS

	Pag.
TABELA 1. Número mínimo de marcadores moleculares para detecção de ligações com QTLs.	13
TABELA 2. Efeitos genotípicos estimados na análise de variância para os locos marcadores, seus erros padrão (EP) e significância do modelo, obtidos em uma população F ₂ , em uma característica controlada por 10 QTL com diferentes níveis de herdabilidade e sem dominância	119
TABELA 3. Número de análises de variância que apresentaram F significativo para interação, dos marcadores tomados 2 a 2 em cada nível de herdabilidade, e em cada situação simulada.	123
TABELA 4. Posição dos QTLs em cada grupo de ligação. Primeira situação: 10 QTLs, com efeitos aditivos diferentes de zero e na ausência de dominância.	123
TABELA 5. Efeitos genotípicos estimados na análise de regressão não linear (KNAPP et al., 1990) usando marcadores flanqueadores, e seus erros padrão (EP), obtidos em uma população F ₂ , cuja característica é controlada por 10 QTLs, com diferentes níveis de herdabilidade, sem dominância.	124
TABELA 6. Efeitos genotípicos estimados na análise de variância para os locos marcadores, seus erros padrão (EP) e significância do modelo, obtidos em uma população F ₂ , cuja	

característica é controlada por 10 QTLs, com diferentes níveis de herdabilidade e com dominância.

128

TABELA 7. Posição dos QTLs em cada grupo de ligação. Segunda situação: 10 QTLs, com efeitos aditivos diferentes de zero na presença de dominância.

131

TABELA 8. Efeitos genotípicos estimados na análise de regressão não linear (KNAPP et al., 1990) usando marcadores flanqueadores, e seus erros padrão (EP), obtidos em uma população F_2 , cuja característica é controlada por 10 QTLs, com diferentes níveis de herdabilidade e com dominância.

132

TABELA 9. Efeitos genotípicos estimados na análise de variância para os locos marcadores, seus erros padrão (EP) e significância do modelo, obtidos em uma população F_2 , cuja característica é controlada por 100 QTL, com diferentes níveis de herdabilidade e sem dominância.

135

TABELA 10. Posição dos QTLs em cada grupo de ligação. Terceira situação: 100 QTLs, com efeitos aditivos diferentes de zero e sem dominância.

139

TABELA 11. Valores paramétricos dos efeitos genotípicos para cada marcador. Característica controlada por 100 QTLs, com valores aditivos diferentes de zero e sem dominância.

140

TABELA 12. Efeitos genotípicos estimados na análise de regressão não linear (KNAPP et al., 1990) usando marcadores flanqueadores, e seus erros padrão (EP), obtidos em uma população F_2 , cuja característica é controlada por 100 QTL, com diferentes

níveis de herdabilidade e sem dominância.

142

TABELA 13. Efeitos genotípicos estimados na análise de variância para os locos marcadores, seus erros padrão (EP) e significância do modelo, obtidos em uma população F_2 , cuja característica é controlada por 100 QTL, com diferentes níveis de herdabilidade e com dominância.

145

TABELA 14. Posição dos QTLs em cada grupo de ligação. Quarta situação: 100 QTLs, com efeitos aditivos diferentes de zero e com dominância.

149

TABELA 15. Valores paramétricos dos efeitos genotípicos para cada marcador. Característica controlada por 100 QTLs, com valores aditivos diferentes de zero e com dominância.

150

TABELA 16. Efeitos genotípicos estimados na análise de regressão não linear (KNAPP et al., 1990) usando marcadores flaqueadores, e seus erros padrão (EP), obtidos em uma população F_2 , cuja característica é controlada por 100 QTL, com diferentes níveis de herdabilidade e com dominância.

152

TABELA 17. Efeitos genotípicos aditivos estimados ($\hat{b}$) na análise de regressão linear múltipla para os locos marcadores, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 1: 10 QTLs e ausência de dominância ($d=0$).

155

TABELA 18. Efeitos genotípicos aditivos estimados ($\hat{b}$) na análise de regressão linear múltipla submetida a eliminação de

variáveis pelo processo Backward, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 1: 10 QTLs e ausência de dominância ($d=0$).

157

TABELA 19. Efeitos genotípicos aditivos estimados na análise de regressão linear múltipla para os locos marcadores, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 2: 10 QTLs na presença de dominância.

160

TABELA 20. Efeitos genotípicos aditivos estimados ($\hat{b}$) na análise de regressão linear múltipla submetida a eliminação de variáveis pelo processo Backward, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 2: 10 QTLs na presença de dominância.

162

TABELA 21. Efeitos genotípicos aditivos estimados na análise de regressão linear múltipla para os locos marcadores, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 3: 100 QTLs e ausência de dominância.

165

TABELA 22. Efeitos genotípicos aditivos estimados ($\hat{b}$) na análise de regressão linear múltipla submetida a eliminação de variáveis pelo processo Backward, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 3: 100 QTLs na ausência de dominância.

167

TABELA 23. Efeitos genotípicos aditivos estimados ($\hat{b}$) na análise de regressão linear múltipla para os locos marcadores, seus

erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 4: 100 QTLs na presença de dominância.

170

TABELA 24. Efeitos genotípicos aditivos estimados ($\hat{b}$) na análise de regressão linear múltipla submetida a eliminação de variáveis pelo processo Backward, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 4: 100 QTLs na presença de dominância.

172

TABELA 25. Médias populacionais (MPO), variâncias genéticas (σ_g^2) e ganho realizado com a seleção (GSR) nos cinco ciclos seletivos simulados para os três métodos empregados (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por marcadores-MAS e seleção combinada-COMB). Primeira situação: 10 QTLs ausência de dominância

175

TABELA 26. Médias populacionais (MPO), variâncias genéticas (σ_g^2) e ganho realizado com a seleção (GSR) nos cinco ciclos seletivos simulados para os três métodos empregados (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por marcadores-MAS e seleção combinada-COMB). Segunda situação: 10 QTLs na presença de dominância.

177

TABELA 27. Médias populacionais (MPO), variâncias genéticas (σ_g^2) e ganho realizado com a seleção (GSR) nos cinco ciclos seletivos simulados para os três métodos empregados (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por

marcadores-MAS e seleção combinada-COMB). Terceira situação: 100 QTLs na ausência de dominância.

179

TABELA 28. Médias populacionais (MPO), variâncias genéticas (σ^2_G) e ganho realizado com a seleção (GSR) nos cinco ciclos seletivos simulados para os três métodos empregados (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por marcadores-MAS e seleção combinada-COMB). Quarta situação: 100 QTLs na presença de dominância.

181

TABELA 29. Estimativas do ganho médio com a seleção recorrente fenotípica (b_F), seleção assistida por marcadores (b_M) e seleção combinada (b_C) e seu respectivo erro padrão (EP) em cada situação simulada (Média de 5 repetições).

183

TABELA 30. Resumo da análise de variância obtida por mínimos quadrados, para testar as hipóteses $H_k^{(1)}$: $b_F=b_M=b_C$, $H_k^{(2)}$: $b_F=b_M$, $H_k^{(3)}$: $b_F=b_C$ e $H_k^{(4)}$: $b_M=b_C$, em cada situação simulada para diferentes herdabilidades.

184

TABELA 31. Valores paramétricos dos efeitos genotípicos para cada marcador. Característica controlada por 10 QTLs, com valores aditivos diferentes de zero e sem dominância.

186

TABELA 32. Valores paramétricos dos efeitos genotípicos para cada marcador. Característica controlada por 10 QTLs, com valores aditivos diferentes de zero e com dominância.

188

TABELA 33. Classes genotípicas dos marcadores, genótipos dos QTLs e valores médios esperados para progênies F_2 baseados em um modelo de marcadores flanqueadores desconsiderando duplas permutas.

190

EFICIÊNCIA DE MÉTODOS DE MAPEAMENTO DE LOCOS QUANTITATIVOS
(QTLs) E DA SELEÇÃO ASSISTIDA POR MARCADORES
MOLECULARES ATRAVÉS DE SIMULAÇÃO

Autor: DANIEL FURTADO FERREIRA

Orientador: PROF. DR. CLÁUDIO LOPES DE SOUZA JÚNIOR

RESUMO

Em razão da maioria das características agronômicas serem controladas por muitos genes de pequeno efeito, e apresentar uma variação contínua em função da segregação genotípica, dos efeitos ambientais e da interação genótipo $\times$ ambiente, os efeitos individuais dos poligenes não podem ser estudados individualmente. Com o surgimento recente de novas categorias de marcadores moleculares a possibilidade de monitoramento dos locos controladores de caracteres quantitativos (QTLs) tornou-se uma realidade. Devido a dificuldade de descrever teoricamente um modelo com múltiplos locos foi realizado o presente trabalho, que teve por objetivo avaliar a eficiência do mapeamento de QTLs e da seleção assistida por marcadores através de simulação computacional. Para isso foi gerada uma população F_2 com 400 plantas. O genoma continha 10 pares de cromossomos de 1 Morgan cada, 50 marcadores e 10 ou 100 QTLs distribuídos aleatoriamente pelo genoma. Os valores genotípicos e fenotípicos foram gerados considerando ausência e presença de dominância e ausência de epistasia

e quatro níveis de herdabilidade (0,750, 0,500, 0,250 e 0,125). Para o mapeamento de QTLs a análise de variância, e a regressão linear e não linear foram utilizadas, sendo a eficiência avaliada pela comparação das estimativas obtidas com os parâmetros utilizados. A seleção recorrente fenotípica individual (SRF) em ambos os sexos foi realizada considerando uma intensidade de seleção de 10%, cinco ciclos seletivos foram utilizados, com cinco repetições. A seleção assistida por marcadores (MAS) a partir dos escores dos marcadores foi realizada da mesma forma que a SRF. Combinando os escores dos marcadores e o valor fenotípico das plantas foi efetuada a seleção combinada (COMB). Os resultados obtidos permitiram concluir que: a simulação computacional se constituiu num poderoso instrumento para o estudo e entendimento das relações dos marcadores com os caracteres quantitativos; o mapeamento de QTLs foi realizado com a mesma precisão considerando os métodos de análise de variância e análise de regressão não-linear; a análise de regressão linear utilizando "backward", foi o método mais eficiente para estimação dos efeitos genotípicos associados aos marcadores e mapeamento dos QTLs; o tamanho populacional de 400 plantas foi adequado pois permitiu, mesmo com baixas herdabilidades (0,125), que os marcadores ligados aos QTLs com $r < 0,10$, fossem detectados ($P < 0,05$) na maioria dos casos; a análise de variância dos marcadores tomados 2 a 2, permitiu aceitar a hipótese verdadeira de ausência de epistasia em 95,31%,

mostrando que a probabilidade de se cometer o erro tipo I observada (4,69%) se encontrou em concordância com o valor esperado de 5%; A COMB foi o processo de seleção mais eficiente, aumentando a eficácia com o decréscimo da herdabilidade; com o avanço dos ciclos seletivos e, conseqüentemente, com a redução do desequilíbrio de ligação, houve um decréscimo da eficiência da MAS. Porém, quando foi considerado o ganho médio por ano, a resposta da MAS foi superior em 1,85 a 3,17 vezes o ganho da SRF, considerando todos os modelos genéticos simulados.

EFFICIENCY OF METHODS TO MAPPING QUANTITATIVE TRAIT LOCI
(QTL's) AND MARKER-ASSISTED SELECTION
THROUGH SIMULATION

Author: DANIEL FURTADO FERREIRA

Adviser: PROF. DR. CLÁUDIO LOPES DE SOUZA JÚNIOR

SUMMARY

Most economically-important traits in several crop species are quantitatively controlled and show a continuous variation because of genotypic segregation, environmental effects and genotype $\times$ environment interactions, and so the individual gene effects cannot be studied by the classical Mendel's techniques. Advent of new molecular markers make the Quantitative Trait Loci (QTL) monitoring a reality. Due to the difficulty of describing mathematically a model with multiple loci, we done this paper to evaluate the efficiency of marker-assisted selection through computational simulation. A set of 400 F_2 plants were generated with an haploid genome of 10 chromosomes with size of 1 Morgan each, 50 markers and 10 or 100 QTL's. The genotypic and phenotypic values were generated considering presence and absence of dominance and epistasy and four levels of heritabilities (0.750, 0.500, 0.250 and 0.125). For QTL mapping purposes, analysis of variance, linear and non-linear regression were used. The efficiency was evaluated comparing estimates with parameters. The

individual recurrent selections (SRF) were done with a selection intensity of 10%. Five selective cycles were carried out with 5 replications using individual markers scores (MAS) in the same way as SRF. Combined selections (COMB) were performed combining marker scores and phenotypic values of each F_2 individual. Results obtained leads to the following conclusions: computational simulation was a powerful instrument to understand the relationship between molecular marker and QTL's; QTL mapping using analysis of variance had the same precision as non-linear regression methods; backward linear regression analysis was the most efficient for estimation of marker genotypics effects and mapping QTL; population size of 400 individuals was adequate, since, with low heritability (0.125), linkage of marker-QTL lower than 0.10 was detected ($P < 0.05$) in most of the cases; analysis of variance of markers taken 2 at time accepted the non epistasy hypothesis in 95,31% of the cases, and showed that the observed type I error ratio (4.69%) agreed with the expected value (5%); Combined selection (COMB) was the most efficient method since showed highest selection response with lower heritability (0.125); advance of selection cycles and consequently the reduction of linkage disequilibrium produced a decrease in the efficiency of MAS. On the other hand, considering the annual response, gain with MAS was 1,85 to 3,17 times superior than SRF response in all genetic simulated models.

1. INTRODUÇÃO

A maioria das características agronômicas de diferentes culturas está sob a ação de muitos locos (poligenes), com pequenos efeitos e apresentando uma variação contínua devido à segregação genotípica, aos efeitos ambientais e à interação genótipo $\times$ ambiente (HALLAUER & MIRANDA FILHO, 1988). Em função disso esses poligenes não podem ser estudados individualmente pelos geneticistas quantitativos, que os caracterizam pela soma de seus efeitos usando procedimentos biométricos.

O monitoramento de cada loco que afeta um caráter quantitativo (QTL) pode ser feito pelos marcadores genéticos. No entanto, muitas vezes é difícil identificar um grande número de marcadores morfológicos ou de isoenzimas segregando e distribuídos por todo o genoma, em um cruzamento de interesse. Os recentes avanços na biologia molecular revelaram novas classes de marcadores genéticos, os RFLPs ("restriction fragment length polymorphisms") e os RAPDs ("random amplified Polymorphic DNA"), os quais ocorrem em suficientes quantidades para gerar mapas genéticos detalhados. Assim, os marcadores genéticos podem

ser usados nos programas de melhoramento para mapear os QTLs e no monitoramento da resposta a seleção.

A ligação existente entre os marcadores genéticos e os QTLs pode ser mensurada através de uma análise de variância para cada combinação do marcador com a característica quantitativa sob estudo. O teste F é usado para determinar se existe uma variação significativa na expressão da característica associada com diferenças nas classes genotípicas do loco marcador. Com um valor significativo de F poderia se inferir que o marcador genético estaria ligado ao QTL.

Por outro lado, a simulação computacional tem sido usada para elucidar problemas genéticos como o efeito da ligação na resposta com seleção massal (FRASER, 1957a,b), a identificação de germoplasma com alelos superiores (GERLOFF & SMITH, 1988b) e a comparação de métodos de melhoramento em espécies autógamas (CASALI & TIGCHELAAR, 1975). Nesses estudos, em função do não conhecimento das frequências alélicas e dos valores genotípicos relacionados ao controle do caráter, justificou-se o uso de métodos computacionais.

Por essa razão, pode-se inferir que a relação entre um marcador e o caráter quantitativo pode ser melhor estudada através de simulação computacional, devido às dificuldades em matematicamente descrever um modelo complexo envolvendo múltiplos locos em desequilíbrio de ligação.

O presente trabalho teve como objetivos estudar as relações entre os marcadores moleculares e os locos controladores dos caracteres quantitativos (QTLs), e avaliar a eficiência da resposta com a seleção assistida em relação à seleção recorrente fenotípica em cinco ciclos seletivos. Utilizou-se simulação computacional considerando um modelo poligênico, com diferentes valores genotípicos e fenotípicos, em uma população F_2 , e foram considerados diferentes locos marcadores e diferentes frequências de recombinação.

2. REVISÃO DE LITERATURA

A ausência de segregação fenotípica discreta impossibilita o uso das técnicas mendelianas clássicas para se estudar os poligenes (TANKSLEY, 1993). A resolução dos caracteres quantitativos, através da utilização dos marcadores moleculares, em seus componentes unitários, ou seja, a possibilidade de se identificar, mapear e medir os efeitos dos genes controladores dos caracteres quantitativos é a contribuição de maior expressividade para o melhoramento (ZEHR et al., 1992).

A seleção indireta, através de marcadores genéticos, tem sido sugerida para características com baixa herdabilidade, que requerem grandes populações para serem melhoradas, além de sua mensuração ser cara e difícil de realizar (ZEHR et al., 1992). Essas sugestões se baseiam no fato de os marcadores serem distribuídos amplamente pelo genoma e de possuírem genótipos conhecidos, possibilitando o seu uso na identificação de indivíduos superiores de forma mais eficiente, principalmente com redução nos custos.

A seleção fenotípica das espécies domesticadas têm sido praticada consciente ou inconscientemente por milênios, porém os recentes avanços da genética molecular prometem revolucionar as técnicas de melhoramento até então utilizadas. Há muitas razões para que a genética molecular nunca substitua os métodos de melhoramento devendo estar integrada para se obter o máximo de ganho de forma econômica e racional (LANDE & THOMPSON, 1990).

A taxa de melhoramento das características de importância econômica, como produção de grãos em milho e trigo, tem sido de uma pequena porcentagem da média anual em muitas décadas (FEHR, 1984). Para muitas culturas têm sido observado que aproximadamente metade desse melhoramento é devido à melhoria das práticas de manejo (FEHR, 1984). Mesmo assim, estas pequenas taxas são expressivas, tanto do ponto de vista econômico como do ponto de vista social, principalmente se for considerado as grandes áreas de plantio utilizadas.

Um método para integrar a genética molecular com a seleção artificial, com o objetivo de aumentar a eficiência do melhoramento, é conhecido como seleção assistida por marcadores. Índices que maximizam a taxa de melhoramento em caracteres quantitativos sob diferentes esquemas de seleção assistida por marcadores, combinando informações de polimorfismos genético moleculares (locos marcadores) com dados de variação fenotípica entre os

indivíduos, já foram derivados (LANDE & THOMPSON, 1990). Estes autores verificaram que a eficiência da seleção artificial pode ser aumentada substancialmente, embora sejam necessários centenas de marcadores, como também a avaliação fenotípica de alguns milhares de indivíduos.

Uma outra aplicação para os programas de melhoramento comerciais, os quais realizam milhares de cruzamentos a cada ano, é no desenvolvimento de linhagens endogâmicas. A utilização de marcadores moleculares com associação consistente aos QTLs, marcadores chaves, possibilitaria um rápido "screening" da população F_2 . A eliminação precoce de indivíduos com genótipos indesejáveis reduziria consideravelmente os esforços nos testes dos híbridos, necessários durante os últimos estágios da endogamia (ZEHR et al., 1992).

As expectativas existentes sobre as possíveis contribuições dos marcadores genéticos deparam com algumas perguntas a serem respondidas, para se tornar uma prática usual no melhoramento. Que marcadores utilizar e quais deveriam ser suas características? Que delineamentos genéticos utilizar e quais os tamanhos amostrais ideais? Como relacionar adequadamente os fenótipos aos marcadores? Qual a saturação de marcadores adequada? Qual a taxa de recombinação entre o marcador e o QTL?

A implementação dos experimentos de ligação marcadores-QTL na prática tinham algumas limitações pela

falta de marcadores adequados, apesar de alguns laboratórios terem relatado resultados experimentais usando marcadores morfológicos e de isoenzimas (EDWARDS et al., 1987; STUBER et al., 1980, 1982 e 1987; TANKSLEY et al., 1982; TULSIERAM et al., 1992). Os estudos usando marcadores isoenzimáticos propiciaram grande avanço na teoria da resolução dos caracteres quantitativos em seus componentes unitários e na elucidação das bases teóricas da interpretação da associação dos locos marcadores e QTLs. Estes estudos tiveram um sucesso considerável quando comparados com os estudos utilizando marcadores morfológicos (TANKSLEY, 1993).

Estudando essa relação para 82 caracteres quantitativos em milho, EDWARDS et al. (1987) mostraram que os marcadores utilizados se prestaram como um poderoso instrumento para elucidar aspectos do controle dos caracteres quantitativos. Argumentam também, que uma possível modificação do método empregado permitiria uma avaliação da estabilidade dos efeitos gênicos individuais em vários ambientes e em vários "backgrounds" genéticos.

Recentemente, os RFLPs foram descobertos pelo uso das metodologias de DNA recombinante. Os procedimentos fundamentais para a obtenção dos RFLPs são basicamente: extração do DNA, preparação das "probes" e a análise do DNA, incluindo a clivagem, eletroforese, transferência dos fragmentos da gel para uma membrana nitrocelulósica ("Southern Blot") e a revelação dos "blots"

(BECKMANN & SOLLER, 1983).

O desenvolvimento da reação em cadeia da polimerase (PCR), uma outra técnica molecular utilizada para o estudo da variabilidade de sequências de nucleotídeos, teve uma grande limitação que é a necessidade do conhecimento a priori de sequências de DNA. Uma nova técnica para identificação de polimorfismo, não dependente do prévio conhecimento das sequências de DNA, baseado no PCR, surgiu acabando com tal limitação. Sequências polimórficas de DNA, amplificadas aleatoriamente ou marcadores de RAPDs, são baseados na amplificação de sequências de DNA usando "primers" simples, com cerca de dez nucleotídeos aleatórios (CHALMERS et al., 1992).

Os RFLPs são desejáveis como marcadores devido às propriedades e características que possuem (BECKMANN & SOLLER, 1985): estão presentes no genoma em posições invariantes, a não ser em caso de mutações, e são sempre detectáveis; os RFLPs nucleares obedecem a herança mendeliana e os das organelas, herança materna; possuem herança estável (os RAPDs, outra classe de marcadores, são tidos como menos estáveis); possuem expressão codominante, ao contrário dos RAPDs, que possuem expressão dominante; são possíveis múltiplos alelos e não apresentam efeitos pleiotrópicos indesejáveis sobre caracteres quantitativos; são detectáveis em qualquer tecido e em qualquer idade; amostras do DNA podem ser armazenadas por longos prazos; inúmeras combinações probes-enzima são possíveis ou

disponíveis; podem detectar mutações nos introns, nos espaçadores, mutações de ponto ou outras sem expressões fenotípicas.

A maior simplicidade (e velocidade) da técnica permite aos RAPDs menor custo. No entanto, o custo dos RFLPs tem decrescido consideravelmente pela massificação de diversas etapas não exclusivas da técnica (como por exemplo a extração do DNA), pela progressiva redução dos custos das bibliotecas genômicas ou ainda pela obtenção de marcadores de boa qualidade sem uso de material radioativo. Tais características fazem com que no presente trabalho a ênfase seja dada aos marcadores de RFLP.

A neutralidade fenotípica dos marcadores moleculares não só facilita a detecção de ligação entre o marcador segregante e o poligene, mas também se constitui numa maneira não tendenciosa de se estimar os efeitos fenotípicos de cada poligene sem interferência do loco marcador (TANKSLEY, 1993). Além disso, os marcadores de DNA resolveram o problema do número limitado de marcadores morfológicos, sendo possíveis mapas saturados cobrindo todo o genoma. A disponibilidade de tais mapas completos do genoma deram oportunidade à novas aproximações estatísticas para detectar os poligenes.

Delineamentos genéticos, tais como o cruzamento de linhagens totalmente endogâmicas substancialmente distintas, com o acompanhamento das gerações segregantes, principalmente as gerações F_2/F_3 ,

foram propostos por vários autores (LANDER & BOOTSTEIN, 1989; JAYAKAR, 1970). O uso de retrocruzamento é defendido como uma simplificação. Segundo BECKMANN & SOLLER (1988), quando os indivíduos F_1 são cruzados ao acaso, cinco classes de acasalamentos podem ser identificadas quanto à sua utilidade para o propósito de estudo da ligação QTL-marcador. Dessas, duas classes apenas são informativas, pois alguns contrastes entre classes dos marcadores possuem esperanças de valores genotípicos de interesse. A identificação de um cruzamento promissor para mapeamento dos QTLs terá sucesso somente quando alguns dos QTLs segregando no cruzamento tiverem um efeito fenotípico relativamente expressivo (LANDER & BOTSTEIN, 1989).

Em espécies onde severas endogamias são toleradas, populações endogâmicas recombinantes são utilizadas, derivadas de F_2 até que se tornem linhagens virtualmente homozigóticas. Apesar de se ter menos desequilíbrio de ligação, devido à maior chance para que ocorra recombinação meiótica, tem-se uma maior vantagem pelo fato das linhagens endogâmicas poderem ser multiplicadas e retestadas, obtendo-se medidas mais precisas da característica quantitativa (TANKSLEY, 1993; SIMPSON, 1989).

Um loco marcador sem nenhum efeito direto no caráter de interesse, pode ser utilizado na seleção devido a uma associação estatística, o desequilíbrio de ligação, entre os alelos do loco marcador e do QTL (LANDER &

BOTSTEIN, 1989; LANDE & THOMPSON, 1990). A maior limitação para utilização dessa associação de uma forma generalizada na seleção artificial, é a diminuição do desequilíbrio de ligação pela recombinação e consequente redução da efetividade da seleção baseada no loco marcador, exceto para ligações muito estreitas. Esse desequilíbrio de ligação pode ser gerado por três fatores básicos: hibridação, deriva genética e seleção epistática.

Procurando determinar tamanhos amostrais necessários para o mapeamento dos QTLs, com diferentes herdabilidades do caráter quantitativo e diferentes valores de ligação entre marcador e QTL, SOUZA Jr (1992, 1993) através de simulação, utilizou a análise de variância de classificação simples, de plantas individuais ou mesmo linhagens F_3 ou F_4 dentro de marcadores F_2 , as quais permitem montar ensaios com repetições.

Com diferentes valores da herdabilidade (h^2) e para frequência de recombinação (r) entre o marcador e o poligene, baseado no teste F ($P < 0,01$) e considerando ainda diferentes graus de dominância e diferentes percentuais da variância aditiva total explicada pelo QTL (ϕ), os tamanhos amostrais foram determinados. Com o decréscimo de r e com o acréscimo de h^2 e da quantidade de variância aditiva controlada pelo QTL (ϕ), o tamanho amostral necessário diminui. Com o aumento de r e com a diminuição de h^2 e ϕ o tamanho amostral deve ser aumentado. A distância marcador-QTL (em cM) pode ser diminuída com o aumento do

número de marcadores; a herdabilidade pode ser melhorada com a melhoria das condições experimentais e principalmente com a realização de ensaios com repetições e com a avaliação em vários ambientes reduzindo o efeito da interação genótipo por ambiente.

O número mínimo de marcadores moleculares, localizados aleatoriamente pelo genoma, necessários para detectar a maior parte da variação genética dos QTLs de interesse econômico pode ser determinado como a seguir (LANDE & THOMPSON, 1990). Em um genoma com um tamanho total de mapa de recombinação de L Morgans, a média da taxa de recombinação deve ser de no mínimo r se um desequilíbrio de ligação deve ser esperado entre os marcadores e os QTLs. Portanto, o número mínimo de marcadores moleculares (n) deve ser pelo menos:

$$n = 2L/r^* + C = \text{Min} [2TL, 8N_e L] + C$$

Onde: C é o número haplóide de cromossomos; T é o número de gerações após o cruzamento; N_e é o tamanho efetivo populacional; e:

$$r^* = \text{Max} [1/T, 1/(4N_e)]$$

Os autores apresentam os valores da Tabela 1, para o número mínimo de marcadores moleculares considerando a alogamia e autogamia para um tamanho do mapa de 10 Morgans e um número haplóide de cromossomos de 10.

TABELA 1. Número mínimo de marcadores moleculares para detecção de ligações com QTLs.

TAMANHO DO MAPA (MORGANS)	NÚMERO DE HAPLÓIDE CROMOSSOMOS	SISTEMA SEXUAL	GERAÇÕES APÓS CRUZAMENTO		
			1	5	10
10	10	ALOGAMIA	30	110	210
10	10	AUTOGAMIA	30	49	50

Nas últimas décadas a geração de mapas genômicos de marcadores polimórficos têm se tornado possível como em *Cuphea lanceolata* Ait. (WEBB et al., 1992). Os delineamentos para elaboração de mapas genéticos podem ser otimizados. Vários tipos de famílias foram estudadas para este propósito (BEEK & ARENDONK, 1993), e a esperança do máximo lod score, obtido por técnicas de máxima verossimilhança, foi utilizado para avaliar os delineamentos genéticos utilizados. Esses mapas saturados se constituem no primeiro instrumento para estudos posteriores das relações dos marcadores com os QTLs (HAVEY & MUEHLBAUER, 1989).

O tamanho amostral da população (N) necessário para encontrar pelo menos um indivíduo com genótipo favorável para todos os marcadores, com uma probabilidade β é:

$$N = \log (1-\beta) / \log \left[1 - \prod_{i=1}^n (p_i^2 + 2p_iq_i) \right]$$

Onde: p_i e q_i são as frequências das bandas favoráveis e desfavoráveis para o i -ésimo marcador ($p_i + q_i = 1$); e n é o número de marcadores sob seleção. Com uma probabilidade de 95% de encontrar pelo menos um genótipo favorável para todos os 15 marcadores utilizados em uma população F_2 , ZEHR et al. (1992) determinaram que o número mínimo de indivíduos a ser avaliados deveria ser de 7000. Os recursos necessários para avaliações de populações com grande número de indivíduos como essa, para marcadores de RFLP, são proibitivos.

Felizmente, o tamanho amostral necessário para conter todos os marcadores moleculares favoráveis, não apenas em um único indivíduo, mas no grupo como um todo é menor. O valor encontrado sugere que a frequência média das bandas favoráveis, para os 15 marcadores utilizados, foi de 0,365. Esse valor divergiu de 0,50 pois os autores consideraram locos com múltiplos alelos, sendo que as bandas desfavoráveis seriam tratadas como um único alelo com frequência média de 0,635.

Entre as estratégias para detectar os poligenes, sob delineamentos genéticos com cruzamentos controlados gerando o desequilíbrio de ligação necessário, a técnica mais simples é a da análise de um só ponto. Nesta aproximação para detectar os QTLs são analisados os dados de um único marcador a cada vez. As desvantagens desta análise são: (a) quanto mais distante se encontrar o QTL do marcador, menor a chance de ser detectado estatisticamente,

devido às recombinações entre o poligene e o marcador serem mais frequentes, que podem resultar em falhas de classificação; (b) a magnitude do efeito de um QTL detectado será geralmente subestimada, devido também à recombinação entre o marcador e o poligene. Ambos os problemas são minimizados com o aumento do número de marcadores pelo genoma, usualmente a intervalos menores que 15 cM (TANKSLEY, 1993).

Uma outra estratégia é a análise por intervalo (marcadores flanqueadores), ou seja, grupos de marcadores ligados são analisados simultaneamente com relação ao seus efeitos na característica quantitativa. Com o uso de marcadores ligados é possível compensar a ocorrência de recombinação com o QTL, aumentando a probabilidade de detectá-lo e também de obter estimativas não tendenciosas dos seus efeitos genotípicos (LANDER & BOTSTEIN, 1986, 1989).

Ainda que os delineamentos genéticos sejam relativamente simples, existem complexas metodologias estatísticas propostas ao longo de várias décadas para detectar a ligação entre os marcadores e os QTLs, utilizando as estratégias de um só ponto ou por intervalo (LAW, 1967; JAYAKAR, 1970; SILVER, 1985; WELLER, 1986; LANDER & BOTSTEIN, 1989; NEUMANN, 1990). Os métodos mais comuns na literatura são: (a) diferença de valores fenotípicos médios das classes de marcadores de uma população F_2 ou gerações derivadas $F_{2:3}$ ou $F_{2:4}$ (Análise de

variância); (b) estimativas de máxima verossimilhança; e (c) regressão linear e não linear múltipla.

A análise de variância tem sido utilizada para detectar a ligação entre um marcador e um QTL ou QTLs (EDWARDS et al., 1987; ABBO et al., 1992; VALLEJOS & CHASE, 1991). Sob independência é esperado que a distribuição das classes genotípicas do QTL nas diferentes classes genotípicas dos marcadores sejam ao acaso, ou seja, os valores genotípicos médios esperados nas diferentes classes do loco marcador devem ser idênticos.

Quando a frequência de recombinação (r) entre o QTL e o loco marcador se encontra no intervalo $0 < r < 0,50$, a média das classes dos locos marcadores homozigóticos são funções complexas dos efeitos aditivos e de dominância. Porém contrastes envolvendo as médias dessas classes, podem ser realizados, obtendo expressões mais simples que são funções dos efeitos genéticos aditivos ou de dominância. Quando esses contrastes diferem estatisticamente de zero, há um forte indicativo para considerar a ligação entre QTL e o loco marcador (ZHANG et al., 1992).

Segundo SOUZA Jr. (1992) a variância genética associada a um marcador em uma população F_2 é $\sigma_{OM}^2 = (1-2r)^2 \sigma_A^2 + [1-8r(1-3r+4r^2-2r^3)] \sigma_D^2$, e a variância genética das plantas dentro de marcadores é $\sigma_{ODM}^2 = 4r(1-r)^2 \sigma_A^2 + 8r(1-3r+4r^2-2r^3) \sigma_D^2$. Onde, σ_A^2 e σ_D^2 são as variâncias aditivas e de dominância do QTL ligado ao

marcador por uma distância r , dada em frequência de recombinação. Dessa forma quanto mais intrínseca a ligação QTL e marcador (r próximo a zero) maior é a variância genética explicada pelo marcador.

Falha na detecção de um QTL, para uma característica ligada ao marcador, não implica em não haver QTL na região. Os dois parentais endogâmicos podem ter alelos idênticos de um QTL ligado, o que escapa da detecção, ou ainda, podem ter diferentes alelos, os quais têm expressões equivalentes para uma característica específica (EDWARDS et al., 1987).

Várias falhas desse método são apontadas por LANDER & BOTSTEIN (1989): (i) Se $0 < r < 0,5$ o efeito genotípico é subestimado por um fator de $(1-2r)$; (ii) Um grande número de progênies é exigido; e (iii) O método não define a posição do QTL. Em particular, não se pode distinguir entre uma forte ligação a um QTL com pequeno efeito, e uma ligação em menor grau com um QTL de grande efeito.

Apesar dessas limitações, tem sido relatado na literatura o seu uso em experimentos reais, como o mapeamento de QTLs em cruzamentos interespecíficos de tomate (PATERSON et al., 1990). Nesse caso foram utilizados 70 marcadores de DNA com espaçamento médio de 14,3 cM. A variância total explicada pelos QTLs detectados nas características estudadas variou de 44 a 58% da variância fenotípica total.

O método da máxima verossimilhança pode ser usado alternativamente ao método dos momentos para resolver alguns dos problemas de estimação desse método (WELLER, 1986). O método consiste em formar uma função, denominada função de máxima verossimilhança, para os parâmetros do modelo, e com base na distribuição da variável que se deseja explicar, buscam-se as estimativas que a maximizem. A distribuição da variável geralmente é a distribuição normal. Violação dessa pressuposição tem produzido resultados incertos (ZHANG et al., 1992). A resolução analítica para os valores dos parâmetros a partir da função de máxima verossimilhança não é trivial, sendo necessários métodos iterativos, os quais consomem tempo, principalmente quando se dispõem de grandes conjuntos de dados e numerosos parâmetros.

Um procedimento que combina a análise de máxima verossimilhança com o método dos momentos e usa estatísticas amostrais dos valores genotípicos dos marcadores para estimar a frequência de recombinação, além das médias e das variâncias da característica quantitativa em cada classe do loco marcador foi apresentado por WELLER (1986). Simulações de populações com 2000 indivíduos mostraram que o método não foi efetivo para distinguir entre uma ligação completa e parcial, além do que, foi mais eficiente para locos apresentando codominância do que dominância completa.

A eficiência e precisão do método da máxima verossimilhança foi estudada por VAN OOIJEN (1992) através de simulação computacional. Os resultados mostraram que há uma considerável probabilidade de detectar QTLs que explicam pelo menos 5% da variância total. QTLs com grande efeito genotípico foram localizados mais precisamente, como era esperado. Para esse propósito uma população mínima de 200 indivíduos provenientes do retrocruzamento de F_1 com um dos parentais ou de F_2 , é necessária. Do ponto de vista prático, uma população de 400 indivíduos foi considerada ideal.

É importante salientar que a eficiência de um procedimento para mapeamento de QTLs depende de alguns fatores: herdabilidade da característica, número de genes envolvidos, interações entre genes, distribuição dos genes pelo genoma, distribuições de efeitos aleatórios não-genéticos, tipo de população segregante em estudo, tamanho populacional, tamanho do genoma, número de marcadores utilizados e sua distribuição pelo genoma. Devido ao grande número de fatores envolvidos as simulações são restritas a alguns casos simples desses fatores.

Estudos utilizando simulações têm sido realizados na avaliação do poder da análise de máxima verossimilhança nas metodologias de marcadores flanqueadores, para investigar os efeitos de diferentes delineamentos, herdabilidades da característica quantitativa e tipos de ação gênica. QTLs com herdabilidade

individuais menores que 5% foram detectados em cerca de 90% dos casos (CARBONELL et al., 1993).

Um exemplo real utilizando a técnica de máxima verossimilhança com marcadores flanqueadores (LANDER & BOTSTEIN, 1989) foi apresentado por PATERSON et al. (1991). Um cruzamento interespecífico em tomate foi realizado e 350 progênies $F_{2:3}$ foram obtidas, além de marcadores de RFLP a cada 20cM, cobrindo quase a totalidade do genoma. 29 QTLs foram detectados, sendo responsáveis por uma porcentagem da variância fenotípica dos caracteres avaliados, cujos valores variaram de 4,7% a 42,0%, em relação aos três locais estudados. Uma importante conclusão para características de baixa herdabilidade, é a possibilidade da predição dos fenótipos da população F_3 com maior precisão através dos marcadores relacionados, do que utilizando o próprio fenótipo das plantas F_2 individuais. No entanto, para características de alta herdabilidade, nenhuma precisão adicional será obtida na predição de fenótipos F_3 a partir de fenótipos de plantas individuais F_2 , com a utilização de marcadores relacionados.

A ligação com marcadores moleculares pode ser avaliada através de uma regressão múltipla dos valores fenotípicos individuais com relação ao número de cópias de um alelo particular (0, 1, 2) dos locos marcadores polimórficos. Se um mapa de ligação dos locos marcadores foi construído, regressões lineares múltiplas devem ser efetuadas para cada grupo de ligação, uma vez que em uma

população de acasalamento ao acaso é pouco provável encontrar desequilíbrio de ligação entre locos de grupos de ligação diferentes.

Quando múltiplos marcadores estão associados a um QTL, pouca informação extra pode ser obtida pelo mapeamento baseado na técnica de máxima verossimilhança (LANDER & BOTSTEIN, 1989), em comparação com a metodologia padrão de regressão linear múltipla (LANDE & THOMPSON, 1990).

MORENO-GONZALEZ (1992a,b; 1993) apresenta métodos de regressão linear múltipla para estimar a associação de marcadores com os QTLs. O autor conclui que o método é mais eficiente para detectar QTLs não ligados e que para QTLs ligados seria necessário um maior número de progênies. Um problema do método é a sua dependência do tamanho amostral, possibilitando a estimativa de QTLs fantasma em alguns casos (HALEY & KNOTT, 1992; JANSEN, 1993).

As estratégias que utilizam marcadores flanqueadores têm demonstrado ser um poderoso instrumento para o mapeamento de QTL em gerações segregantes derivadas de cruzamentos entre linhagens endogâmicas. Os métodos para analisar esses casos, baseados em máxima verossimilhança, fornecem boas estimativas dos QTLs em muitas situações. No entanto, são complexos e computacionalmente lentos. Por essas razões, HALEY & KNOTT (1992) propuseram métodos de regressão linear múltipla para populações F_2 que produzem

resultados semelhantes aos métodos da máxima verossimilhança, sendo menos complexos demandando menos esforço computacional e menos tempo.

Um modelo combinando a estratégia de marcadores flanqueadores e regressão linear múltipla foi proposto por JANSSEN (1992, 1993). O método baseia-se na modelagem de um QTL de cada vez em um dado intervalo utilizando parte dos marcadores como cofatores e eliminando seus efeitos na análise dos QTLs remanescentes.

Modelos de regressão não linear foram propostos por KNAPP et al. (1990) e KNAPP (1991) utilizando diferentes delineamentos genéticos e marcadores flanqueadores. O algoritmo de Gauss-Newton (GALLANT, 1987), para solução de modelos não lineares, foi utilizado para obter as estimativas dos parâmetros do modelo: valores genotípicos dos QTLs e frequência de recombinação entre o QTL e marcador. Uma importante conclusão é que a eficiência da estimativa da frequência de recombinação decresce à medida que a distância entre os marcadores flanqueadores decresce, devido à redução do número de progênies nas classes recombinantes dos marcadores.

Além destes comentados, diversos outros métodos foram apresentados na literatura, entre eles, um método simples que detecta a ligação, medida da frequência de recombinação entre um marcador molecular e um simples QTL ou um grupo de QTLs ligados, e as estimativas dos efeitos aditivos e de dominância do QTL é apresentado por

ZHANG et al. (1992). Três procedimentos são apresentados para detectar a ligação: uso de contrastes do valor médio das classes genotípicas F_2 ; uso de variâncias específicas da população F_2 ; e uso de coeficientes de correlação. As estimativas da frequência de recombinação (r), são obtidas por duas maneiras independentes, com o uso de médias, que produz menores erros, e com uso de variâncias.

Se comparado com o método de WELLER (1986), tem a vantagem da facilidade de cálculo além de fornecer resultados razoáveis quando múltiplos QTLs controlam a característica de interesse (ZHANG et al., 1992). Uma outra vantagem sobre a técnica da máxima verossimilhança é a não tendenciosidade e a obtenção do erro padrão do valor de r (frequência de recombinação). Uma desvantagem é que requer mais de um experimento para determinar a ordem dos QTLs, o que não é uma exigência para o teste dos três pontos.

Métodos de mínimos quadrados, utilizando dados de cruzamentos entre linhagens parcialmente endogâmicas e informações de múltiplos marcadores ligados, foram apresentados por HALEY et al. (1994). Os mínimos quadrados demonstraram ser um poderoso instrumento para o mapeamento de QTLs, podendo ser explorados modelos mais flexíveis e realistas.

Um outro método para determinar a ligação entre um loco marcador e o QTL é baseado na distribuição de um grupo de genótipos selecionados nos extremos dos valores fenotípicos de toda a população amostrada (LANDER &

BOTSTEIN, 1989; DARVASI & SOLLER, 1992; WELLER & WYLER, 1992).

Uma proporção ótima de genótipos deve ser selecionada para minimizar o custo experimental total e ainda manter o poder do método. No entanto, o risco dos "outliers", ou seja, erros de anotações e de mensurações ou mesmo de outras causas, representam uma séria limitação do método. Uma segunda limitação é a necessidade de analisar uma maior quantidade de indivíduos para a expressão da característica quantitativa para se ter uma maior quantidade de indivíduos nas extremidades distribucionais (TANKSLEY, 1993). Uma terceira desvantagem, é a impraticabilidade desse método para mapear mais de uma característica quantitativa simultaneamente, desde que os indivíduos com fenótipos extremos para uma característica não representam necessariamente os extremos para a outra característica.

Outros métodos, baseados em linhagens endogâmicas recombinantes, obtidas pela condução à endogamia de uma progênie selecionada aleatoriamente do cruzamento de duas linhagens, são relatados na literatura. SILVER (1985) derivou um método para determinar um intervalo de confiança para a frequência de recombinação (r), baseado na análise de linhagens endogâmicas recombinantes. Posteriormente, NEUMANN (1990) desenvolveu um método para estimar a ligação usando o teorema de Bayes. Muitas formas de aumentar o poder da análise de ligação

entre marcador e QTL, baseados em linhagens endogâmicas recombinantes, são discutidas.

Através destes métodos descritos, os QTLs podem ser detectados e seus efeitos mensurados. Dessa forma, estimativas do número de genes controlando o caráter quantitativo podem ser obtidas, apesar de haver algumas limitações e tendenciosidades: (a) somente genes de efeitos fenotípicos grandes o suficiente para serem detectados estatisticamente serão contados, subestimando-se o número de genes; (b) Usando típicos tamanhos populacionais ($k \leq 500$ indivíduos), dois ou mais poligenes ligados por 20cM ou menos, parecerão ser um único QTL, conduzindo também a uma subestimativa do número de genes. Uma vantagem da estimação do número de genes por estas técnicas, é que as variâncias fenotípicas e genotípicas também podem ser estimadas e a fração da variação controlada pelos QTLs pode ser avaliada.

Uma outra possibilidade a ser avaliada é a da desigualdade da magnitude dos efeitos dos poligenes na expressão do caráter. Em muitas circunstâncias uma grande porcentagem da variação genotípica é controlada por alguns poucos QTLs de grandes efeitos. Não é incomum encontrar QTL que pode controlar mais de 20% da variação fenotípica na população, como no caso do gene *Kw1* relatado por JENSEN (1989), controlando 25% da variação do peso de grãos em cevada. A ação gênica pode ser avaliada para cada QTL. Uma

variação grande, com distribuição contínua, tem sido observada na ação gênica dos poligenes (TANKSLEY, 1993).

A epistasia pode ser estimada usando-se análise de variância com dois ou mais fatores (marcadores) e considerando-se a interação entre eles. Uma interação significativa entre dois marcadores sugere que os efeitos dos dois QTLs juntos, associados aos dois marcadores, não são simplesmente a soma de seus efeitos individuais. Alguns problemas existem para se estimar interações envolvendo um maior número de marcadores, devido principalmente ao grande número de interações possíveis e ao grande tamanho populacional necessário para que haja indivíduos em classes recombinantes dos marcadores sob estudo.

Programas de computador para análise e detecção da ligação genética já foram relatados. LINKAGE-1, um programa desenvolvido em Pascal permite aos geneticistas a estimação e detecção da ligação em progênies segregantes. O programa está dimensionado para um máximo de 15 locos e 300 indivíduos por progênie, requerendo 400KBytes de memória (SUITER et al., 1983). MAPMAKER que utiliza técnicas de máxima verossimilhança e marcadores flanqueadores, desenvolvido por LANDER & BOTSTEIN (1989) tem sido amplamente citado nos estudos de mapeamento de QTLs e geração de mapas de ligação entre marcadores.

A ligação e os seus métodos de estimação representam um papel importante na teoria da utilização dos

marcadores na seleção assistida e monitoramento dos QTLs (ALLARD, 1956). No entanto, quando múltiplos locos são avaliados simultaneamente, matematicamente é extremamente complexo descrever esses modelos. Por essas razões uma aproximação por simulação computacional se torna um poderoso instrumento para o geneticista.

Para determinar um método de identificação de germoplasmas com alelos favoráveis, utilizou-se de resultados teóricos e de simulação computacional, principalmente pelo fato de se ter utilizado um modelo com múltiplos alelos e epistasia (GERLOFF & SMITH, 1988a,b). Valores de seis alelos para cada um dos 40 locos foram simulados usando a distribuição normal ($\mu=0$, $\sigma^2=1$). As populações simuladas estavam em equilíbrio de ligação, pois caso contrário valores não previsíveis de correlação entre alelos de distintos locos deveriam ocorrer. Os autores justificaram a não consideração da ligação na simulação, devido a não ser possível estimar estas correlações em dados de campo.

O papel da mutação em populações finitas para a resposta com a seleção artificial direcional foram estudadas por simulação computacional (LI & ENFIELD, 1992). A necessidade de simulação é justificada pela complexidade do modelo envolvido.

A investigação da existência de interferência genética pode ser realizada por algumas metodologias estatísticas. No entanto, o poder destes

métodos não são bem conhecidos. Por essa razão, WEEKS et al. (1994) utilizaram de simulação computacional para investigar o poder de três métodos estatísticos para avaliar a interferência.

O método de melhoramento a ser adotado é um assunto que gera bastante polêmica entre os melhoristas. Comparações teóricas através de modelos matemáticos são extremamente difíceis de serem realizadas pela complexidade da situação e número de parâmetros envolvidos no processo. Situações como estas podem ser comparadas utilizando-se aproximações por simulação computacional. CASALI & TIGCHELAAR (1975) utilizando-se de simulações computacionais compararam os métodos de melhoramento: bulk, genealógico e descendente de uma única semente (SSD).

O sistema genético simulado assumiu 20 locos com dois alelos cada, com efeitos iguais e aditivos, sem dominância, ligação ou epistasia. O valor genotípico (G) de cada indivíduo foi determinado de acordo com o número de alelos favoráveis que o mesmo possuía, e o valor fenotípico (P) foi obtido acrescentando ao valor genotípico um desvio ambiental aleatório (E), com média zero. O valor do desvio ambiental aleatório foi obtido pela multiplicação de um desvio aleatório (k) simulado, com média zero e variância 1, pelo desvio padrão e por um fator da herdabilidade (h^*), ou seja, $E = k \times s \times h^*$. O valor de h^* foi obtido por $h^* = (1 - h^2) / h^2$, de acordo com os seguintes valores de herdabilidade ($h^2 = 0,75; 0,50; 0,25$ e $0,10$).

A seleção assistida por marcadores não tem sido utilizada rotineiramente na prática, pelo fato do não conhecimento da sua eficiência e do seu alto custo. Para avaliar a eficiência e viabilidade econômica do processo, simulações computacionais têm sido realizadas.

Muitos pesquisadores interessados no mapeamento de QTLs estão otimistas a respeito da utilização da seleção assistida por marcadores, no entanto poucos a avaliaram efetivamente. LANDE & THOMPSON (1990) avaliaram o seu mérito em um único ciclo seletivo em relação à seleção fenotípica.

EDWARDS & PAGE (1994) utilizaram simulação computacional para comparar os ganhos esperados com a seleção assistida em relação aos ganhos esperados com a seleção recorrente fenotípica. O objetivo foi avaliar o número de locos envolvidos, distância entre marcadores e QTLs e uso de marcadores flanqueadores e marcadores simples para efetuar a seleção assistida. Os parâmetros simulados foram combinados fatorialmente. No entanto uma limitação, do ponto de vista prático, consistia na presença de apenas um QTL por grupo de ligação.

Um patamar para o ganho com a seleção assistida foi alcançado em média com três ciclos seletivos para 10 genes e seis ciclos para 25 genes. O fator mais importante que afetou o ganho no entanto, foi a distância da ligação marcador e QTL. O aumento da eficiência como resultado da redução da frequência de recombinação foi

muito menor para a seleção assistida por marcadores flanqueadores do que para a seleção baseada em um único marcador.

LANDE & THOMPSON (1990) apresentaram a teoria para maximizar a taxa de melhoramento em um caráter quantitativo usando seleção assistida por marcadores. Um índice ótimo encontrado foi :

$$I = b_F Y_F + b_M Y_M$$

onde, Y_F é o valor fenotípico e Y_M o escore dos marcadores moleculares para um determinado indivíduo. Os coeficiente de ponderação b_F e b_M são dependentes da h^2 e proporcionais à variância aditiva explicada pelos marcadores. Aos escores dos marcadores é dada maior ênfase à medida que h^2 decresce e a variação explicada pelos marcadores aumenta.

ZHANG & SMITH (1992) usaram simulação computacional para estudar a eficiência da seleção assistida por marcadores em relação com os métodos convencionais de seleção. Para isso, um genoma de 20 Morgans foi simulado, contendo 20 cromossomos de 1 Morgan de comprimento cada. Um total de 100 QTLs com dois alelos e interação aditiva, alocados aleatoriamente cinco por cromossomo e ao longo deste, foram simulados. Posteriormente, 100 marcadores com interação codominante foram simulados da mesma forma que os QTLs. Uma população em completo desequilíbrio de ligação foi gerada pelo cruzamento de duas linhagens endogâmicas contrastantes. As gerações F_2 , F_5 , F_{10} e F_{20} foram produzidas com reduções

gradativas do desequilíbrio de ligação com o avanço da endogamia. A população gerada continha um total de 1000 indivíduos com 500 fêmeas e 500 machos.

A seleção convencional em geral forneceu maiores ganhos que a seleção assistida por marcadores. A seleção combinando informações fenotípicas com os escores dos marcadores, sempre forneceu maiores respostas com a seleção. Uma característica geral da seleção foi a relativa, mas contínua redução no ganho após dez gerações. Isso pode ter ocorrido pela redução gradativa da variância aditiva pelo afastamento da frequência alélica inicial de 0,5. Uma forma de aumentar a eficiência é aumentar o desequilíbrio de ligação através do incremento do número de marcadores.

A resposta à seleção foi menor quando se utilizou o método dos mínimos quadrados para se estimar os efeitos dos QTLs do que quando as estimativas foram obtidas por métodos utilizando modelos mistos (ZHANG & SMITH, 1993).

Uma observação a ser feita é que a frequência de recombinação não é diretamente proporcional à distância no mapa e que a interferência se torna menor à medida que há um aumento nesta distância, pois múltiplas permutas genéticas (crossing-over) ocorrem mais frequentemente. Dessa forma, os valores de recombinação entre locos no mesmo cromossomo, aproximam-se de 0,5 somente assintoticamente, à medida que se afastam uns dos

outros. A maioria dos cromossomos em plantas não excede 150 cMorgans, sendo que o genoma de plantas diplóides está na sua maioria entre 1000-1500 cMorgans (ZHANG & SMITH, 1992; WEEDEN, 1991). Um centiMorgan é a distância de mapa que fornece 1% de frequência de recombinação.

KOSAMBI (1944) apresentou uma função que fornece a frequência de recombinação em termos de distância de mapa (x) em Morgans, a qual concorda bem com dados experimentais:

$$r = \left[\frac{e^{2x} - e^{-2x}}{2(e^{2x} + e^{-2x})} \right]$$

A expressão obtida por HALDANE (1919) é utilizada nos casos em que não há interferência, como na simulação empregada no presente trabalho:

$$r = 0,5 (1 - e^{-2x})$$

Muitos esforços, como foi visto, foram realizados para examinar as bases dos caracteres quantitativos utilizando-se de marcadores morfológicos e moleculares. Infelizmente, esses estudos não tiveram sucesso completo para algumas culturas estudadas (PATERSON et al., 1991).

3. METODOLOGIA

3.1. Geração da população e simulação dos QTLs.

Foi gerada, através de um programa¹ em linguagem Pascal, uma população F_2 com 400 plantas a partir do cruzamento de duas linhagens totalmente endogâmicas e contrastantes com relação a todos os locos controladores do caráter quantitativo a ser estudado. Os efeitos dos QTLs nas linhagens endogâmicas foram distribuídos aleatoriamente, sendo uma delas homozigótica para o alelo favorável e a outra para o alelo desfavorável. Maiores detalhes da metodologia utilizada estão apresentados nos apêndices, através de um exemplo ilustrativo.

Um genoma de 10 Morgans (M) foi simulado, contendo 10 cromossomos de 1,0 M cada. O número de QTLs controlando a característica quantitativa foi 10 ou 100. As

---

¹FERREIRA, D.F. Programa desenvolvido em Pascal pode ser obtido no Departamento de Ciências Exatas (DEX), UFLA, Lavras, MG, Brasil. CEP 37200-000. Cx. Postal 37.

plantas eram diplóides, com QTLs alocados aleatoriamente em igual número pelos 10 cromossomos gerados (1 e 10 por grupo de ligação, respectivamente).

Adicionalmente foram simulados 50 marcadores, distribuídos cinco por cromossomo a cada 20 cM a partir da posição inicial, de acordo com o esquema apresentado a seguir para um grupo de ligação. Os marcadores gerados foram codominantes, como os RFLPs, com frequência alélica de 0,5.

Esquema geral dos grupos de ligação

Duas situações em relação aos efeitos gênicos, foram consideradas:

(i) Genes com efeitos aditivos diferentes entre si ($a_i \neq a_{i'}$) sem dominância ($d_i = 0$);

(ii) Genes com efeitos aditivos diferentes entre si ($a_i \neq a_{i'}$) e dominância parcial ou total ($|d_i| \leq |a_i|$);

$i, i' = 1, 2, \dots, n$ e $n = 10$ ou 100 QTLs.

Os efeitos gênicos aditivos (a_i) foram gerados de forma a apresentarem uma distribuição normal com média dois e variância igual a um. Os efeitos de dominância foram obtidos multiplicando os valores de a_i por um número aleatório entre 0 e 1.

O valor genotípico do k-ésima planta foi obtido por:

$$G_k = \sum_{i=1}^n (\mu_i + \alpha_{ij} + \alpha_{ij'} + \delta_{ijj'});$$

onde, $\mu_i = (p_i - q_i)a_i + 2p_iq_id_i$ é a média para o i-ésimo QTL;

$\alpha_{i1} = q_i[a_i + (q_i - p_i)d_i]$ é o efeito médio do alelo favorável para o i-ésimo QTL;

$\alpha_{i2} = -p_i[a_i + (q_i - p_i)d_i]$ é o efeito médio do alelo desfavorável para o i-ésimo QTL;

$\delta_{ijj'} = a_i - \mu_i - \alpha_{ij} - \alpha_{ij'}$ é o efeito da interação dos dois alelos,

e j e j' podem assumir os valores 1 para o caso do alelo ser um alelo favorável e 2 caso se trate de um alelo desfavorável.

Os valores fenotípicos (Y_k) foram obtidos por: $Y_k = G_k + E_k$, onde E_k é o efeito ambiental para a k-ésima planta, distribuídos normalmente com média zero e variância $[(1-h^2)/h^2]\sigma_g^2$ (CASALI & TIGCHELAAR, 1975); onde h^2 representa a herdabilidade e σ_g^2 a variância genotípica total. Foram considerados quatro valores de herdabilidade (h^2) em cada simulação realizada (a) $h^2=0,125$; (b) $h^2=0,250$; (c) $h^2=0,500$; e (d) $h^2=0,750$.

3.2. Análises estatísticas para detecção dos efeitos dos QTLs.

3.2.1. Análise de variância

Os modelos de análise de variância foram estipulados de acordo com as análises de um só ponto e análises por marcas flangeadoras realizadas para cada uma das situações simuladas.

(a) Análise de um só ponto

O modelo matemático adotado foi:

$$Y_{ij} = \mu + \tau_i + e_{ij}$$

onde, Y_{ij} é o valor fenotípico do j -ésima planta, pertencente a i -ésima classe genotípica do marcador sob estudo; μ é uma constante inerente a todas observações; τ_i é o efeito da i -ésima classe genotípica; e e_{ij} é o erro aleatório atribuído a observação Y_{ij} , tal que $e_{ij} \cap \text{NID}(0, \sigma^2)$; $i=0$ (para a classe genotípica do marcador mm), 1 (para a classe genotípica do marcador Mm), 2 (para a classe genotípica do marcador MM); $j=1, 2, \dots, k_i$, sendo k_i o número total de plantas pertencentes a i -ésima classe genotípica do marcador;

A ligação foi detectada pela significância do teste F obtido ($P < 0,05$). Os efeitos aditivos e de dominância dos QTLs associados com os contrastes entre

locos das classes genotípicas dos marcadores foram estimados por:

$$\sum_{i=1}^{n_l} [a_i(1-2r_i)] = (\overline{M_l M_l} - \overline{m_l m_l})/2 = a'_i$$

$$\sum_{i=1}^{n_l} [d_i(1-2r_i)^2] = \overline{M_l m_l} - (\overline{M_l M_l} + \overline{m_l m_l})/2 = d'_i$$

onde, a_i é o efeito aditivo do i -ésimo loco; d_i é o efeito de dominância do i -ésimo loco; r_i é a frequência de recombinação entre o QTL i e o loco marcador l ; n_l é o número de QTLs ligados ao marcador l ; $\overline{M_l M_l}$, $\overline{M_l m_l}$ e $\overline{m_l m_l}$ são as médias das classes genotípicas MM, Mm e mm do l -ésimo marcador; e $l=1, 2, \dots, 50$. (EDWARDS et al., 1987).

(b) análise de marcadores flaqueadores

No sistema simulado os efeitos epistáticos não foram considerados. Para detectar e mensurar os efeitos epistáticos, a análise de variância utilizando duas marcas simultaneamente foi empregada. O modelo matemático adotado foi:

$$Y_{ijk} = \mu + v_i + \tau_j + v\tau_{ij} + e_{ijk}$$

onde Y_{ijk} é o valor fenotípico do k -ésima planta, pertencente a i -ésima classe genotípica do marcador 1 e a j -ésima classe do marcador 2, ligados entre si; μ é uma

constante inerente a todas observações; v_i é o efeito da i -ésima classe genotípica do marcador 1; τ_j é o efeito da j -ésima classe genotípica do marcador 2; $\nu\tau_{ij}$ é o efeito da interação entre a i -ésima e j -ésima classes dos marcadores 1 e 2; e_{ijk} é o erro aleatório atribuído a observação Y_{ijk} , tal que $e_{ijk} \cap \text{NID}(0, \sigma^2)$;

$i=0$ para aa, 1 para Aa, 2 para AA; $j=0$ para bb, 1 para Bb, 2 para BB; $k=1, 2, \dots, n_{ij}$, sendo n_{ij} o número total de plantas pertencentes, respectivamente, a i -ésima e j -ésima classe genotípica dos marcadores 1 e 2;

Nesse modelo um efeito significativo de interação foi atribuído à presença de epistasia ou interação gênica. No presente trabalho, esperava-se uma ausência de efeitos da interação entre marcadores, uma vez que no processo de simulação não se considerou a epistasia.

3.2.2. Análise de regressão linear múltipla

A análise de regressão linear múltipla dos 50 marcadores foi realizada conforme procedimentos descritos por EDWARDS et al. (1987). O total da variância fenotípica explicada pelos marcadores foi estimado pelo coeficiente de determinação (R^2). Os marcadores de maior importância foram obtidos através de valores significativos do F parcial ($P < 0,05$) e a porcentagem de variação explicada por eles foi determinada pelo coeficiente de determinação parcial (DRAPER & SMITH, 1981).

Seja X , a matriz dos genótipos dos marcadores (400×51), em que o número de linhas representa o número de plantas e o número de colunas está relacionado a constante do modelo e aos 50 marcadores, respectivamente. A matriz X foi construída em função do número de cópias de um determinado alelo do marcador (0, 1 ou 2). Y é o vetor de fenótipos (400×1) e b o vetor de coeficientes relacionados a constante e aos marcadores (51×1). O sistema de equações normais foi obtido e uma solução para o vetor de coeficientes foi estimado por:

$$\hat{b} = (X'X)^{-1} X'Y$$

O processo de seleção de variáveis regressoras, Backward (DRAPER & SMITH, 1981), foi aplicado para se obter uma estimativa ótima dos valores genotípicos dos QTLs. Os efeitos genotípicos aditivos dos QTLs, seus erros padrão e a porcentagem de variação fenotípica explicada em cada situação simulada foi estimada.

No processo de Backward, inicialmente todos os marcadores foram colocados no modelo. O marcador de menor F parcial e que não apresentou significância ($P < 0,05$) foi eliminado. Os marcadores remanescentes constituíram um novo modelo, no qual o processo de eliminação de variáveis foi novamente realizado. O processo continuou até que todos os marcadores do modelo apresentassem F parcial significativo.

Para se obter o F parcial foi necessário calcular a soma de quadrados de um marcador (i) eliminando-se os efeitos dos marcadores remanescentes do modelo atual. Esta soma de quadrados foi obtida por:

$$SQ(M_i/\text{Marcadores remanescentes}) = \frac{\hat{b}_i^2}{K_{ii}}$$

Onde, $\hat{b}_i$ é a estimativa do coeficiente de regressão para o i-ésimo marcador; K_{ii} é o elemento da i-ésima linha e i-ésima coluna da matriz $(X'X)^{-1}$, do sistema de equações normais; e $SQ(M_i/\text{Marcadores remanescentes})$ é a soma de quadrados do i-ésimo marcador ajustado para os demais marcadores presentes no modelo, a qual possui 1 grau de liberdade.

Desta forma o F parcial (DRAPER & SMITH, 1981) foi calculado por:

$$F_{\text{PARCIAL}} = \frac{SQ(M_i/\text{Marcadores remanescentes})/1}{QMRES\ DUO}$$

3.2.3. Análise de regressão múltipla não linear

O modelo não linear utilizando marcas flangeadoras apresentado por KNAPP et al. (1990) foi utilizado para estimar os efeitos gênicos aditivos (a_i) e de dominância (d_i).

Neste modelo, considerou-se Q como um QTL situado entre dois marcadores codominantes A e B. Adicionalmente, adotou-se r_1 , r_2 e r como as frequências de recombinação entre A e Q, B e Q e A e B, respectivamente. Os valores das classes genotípicas do QTL foram definidos por μ_{11} para o genótipo QQ, μ_{12} para Qq e μ_{22} para qq.

Desconsiderando duplas permutas entre os locos A e B, as médias esperadas para as classes genotípicas dos marcadores para a progênie F_2 derivada de uma planta F_1 com genótipo $\frac{AQB}{aqb}$, são apresentadas na Tabela 33.

O modelo, com $r=r_1+r_2$, definido KNAPP et al. (1990) foi:

$$\begin{aligned}
 Y_i = & \mu_{11} X_1 + \frac{\mu_{11}r_2 + \mu_{12}r_1}{r} X_2 + \\
 & + \frac{\mu_{11}r_2^2 + 2\mu_{12}r_1r_2 + \mu_{22}r_1^2}{r^2} X_3 + \frac{\mu_{11}r_1 + \mu_{12}r_2}{r} X_4 + \\
 & + \left\{ \frac{\mu_{11}r_1r_2 + \mu_{22}r_1r_2}{(1 - 2r + 2r^2)} + \frac{[(1-r)^2 + r_1^2 + (r-r_1)^2]\mu_{12}}{(1 - 2r + 2r^2)} \right\} X_5 + \\
 & + \frac{\mu_{12}r_2 + \mu_{22}r_1}{r} X_6 + \frac{\mu_{11}r_1^2 + 2\mu_{12}r_1r_2 + \mu_{22}r_2^2}{r^2} X_7 + \\
 & + \frac{\mu_{12}r_1 + \mu_{22}r_2}{r} X_8 + \mu_{22} X_9 + e_i
 \end{aligned}$$

onde, X_j é uma variável "dummy", com $X_j=1$ se j for igual a j -ésima classe genotípica dos marcadores (Tabela 33) e

$X_j=0$, caso contrário; $j=1,2,\dots,9$.

Os parâmetros a serem estimados são: r_1 , μ_{11} , μ_{12} e μ_{22} , uma vez que r pode ser estimado utilizando os genótipos das classes genotípicas dos marcadores e $\hat{r}_2 = \hat{r} - \hat{r}_1$. O método de estimação utilizado foi o de GAUSS-NEWTON (GALLANT, 1987) para modelos não lineares. Os efeitos dos QTLs foram obtidos por:

$$\hat{a}_i = (\hat{\mu}_{22} - \hat{\mu}_{11})/2 \text{ e } \hat{d}_i = \hat{\mu}_{12} - (\hat{\mu}_{11} + \hat{\mu}_{22})/2$$

Seus erros padrões (EP), foram calculados por:

$$EP = \sqrt{\lambda_i' (F'F)^{-1} \lambda_i \text{ QMD}}$$

onde, $(F'F)^{-1} \times \text{QMD}$ é a matriz de variância-covariância assintótica, das estimativas dos parâmetros do modelo; os vetores λ_1 e λ_2 foram formados pelos coeficientes dos contrastes entre parâmetros do modelo sendo dados por: $\lambda_1' = [0,5 \ 0 \ -0,5 \ 0]$ para a_i e $\lambda_2' = [-0,5 \ 1 \ -0,5 \ 0]$ para d_i ; e QMD é o quadrado médio dos desvios do modelo.

3.2.4. Avaliação da eficiência das técnicas de mapeamento de QTLs

A eficiência das técnicas foi avaliada pela comparação das estimativas obtidas com os parâmetros utilizados na geração da população F_2 , os quais eram

conhecidos por se tratar de simulação, nos diferentes níveis de herdabilidade propostos.

3.3. Seleção recorrente

Para avaliar a eficiência da seleção assistida por marcadores em relação à seleção recorrente fenotípica individual, foram simulados cinco ciclos seletivos a partir das populações F_2 . Para cada situação foram utilizados os mesmos parâmetros do mapeamento de QTLs e cinco repetições foram obtidas. Três processos seletivos foram empregados independentemente: seleção recorrente fenotípica (SRF), seleção assistida por marcadores (MAS) e seleção combinada (COMB). A seleção combinada sintetizou em um único índice as informações fenotípicas e os escores dos marcadores. O tamanho populacional de 400 plantas foi mantido constante em cada ciclo. Foi considerado no sistema simulado espécies alógamas anuais, como o caso do milho.

3.3.1. Seleção recorrente fenotípica (SRF)

A SRF individual foi realizada nos dois sexos, considerando-se uma intensidade de seleção de 10% que corresponde a 40 plantas. A média da população original e das plantas selecionadas, e as variâncias genética e fenotípica foram calculadas em cada situação. As plantas selecionadas foram recombinadas para formar o ciclo

seguinte. Com tal finalidade, 1000 gametas de cada planta foram gerados e 10 descendentes foram obtidos tomando-se ao acaso 10 gametas do mesmo. A planta que forneceu o pólen foi selecionada ao acaso das 39 plantas remanescentes e seu gameta foi selecionado ao acaso entre os seus 1000 gametas gerados.

Dessa forma cada planta contribuiu com 20 gametas em média para formar a população recombinada do ciclo seguinte. Como pode ser observado, o processo de recombinação, foi feito somente com as plantas selecionadas. Tal esquema de seleção é feito para características que podem ser mensuradas antes do florescimento, ou para plantas perenes, ou ainda para plantas em que seja possível obter dois tipos de progênie (uma de autofecundação e outra onde o fenótipo foi mensurado). Nesse esquema as progênies autofecundadas ou parte delas, das plantas selecionadas, foram usadas para recombinar.

3.3.2. Seleção assistida por marcadores (MAS)

No mapeamento de QTLs foi realizada a regressão linear múltipla dos gametas marcadores, usando o número de cópias de um alelo (0, 1 ou 2), em relação ao fenótipo das plantas, conforme processo descrito no item 3.2.2. O vetor de coeficientes de regressão estimado ($\hat{\beta}$) foi utilizado para calcular os escores dos marcadores para

cada planta em cada ciclo. Sendo $\underline{M}_i$ o vetor de escores (400x1) no ciclo i ($i=0, 1, \dots, 5$), o qual foi obtido por:

$$\underline{M}_i = \underline{X}_i \hat{\underline{b}}$$

sendo que $\underline{X}_i$ e $\hat{\underline{b}}$ os mesmos descritos no item 3.2.2.

Com a ordenação dos elementos (escores) desse vetor, foi efetuada a seleção das 40 plantas (10%) que foram recombinadas para formar o ciclo seguinte. O processo de recombinação foi feito de maneira semelhante ao descrito para SRF.

3.3.3. Seleção combinada (COMB)

Com base no vetor fenotípico ($\underline{Y}_i$) e no vetor de escores dos marcadores ($\underline{M}_i$) do ciclo i , foi determinado um vetor que serviu como índice de seleção ($\underline{I}_i$), por:

$$\underline{I}_i = b_F \underline{Y}_i + b_M \underline{M}_i$$

Os coeficientes de ponderação fenotípico (b_F) e dos escores dos marcadores (b_M) foram calculados de acordo com a metodologia proposta por LANDE & THOMPSON (1990) e modificada por ZHANG & SMITH (1993), da seguinte forma:

$$\begin{bmatrix} b_F \\ b_M \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} V_F & \text{COV}(F,M) \\ \text{COV}(F,M) & V_M \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} V_F \\ V_M \end{bmatrix}$$

Onde, V_F é a variância fenotípica; V_M é a variância dos escores dos marcadores e $\text{COV}(F,M)$ é a covariância entre os fenótipos e os escores dos marcadores.

Os elementos do vetor I_i , no ciclo i , foram ordenados e uma intensidade de seleção de 10% foi aplicada. As 40 plantas selecionadas foram recombinadas, para formar o ciclo seguinte, de maneira análoga aos casos anteriores.

3.3.4. Comparação dos processos seletivos

Os três processos seletivos empregados (SRF, MAS e COMB) foram comparados através de seus ganhos médios, utilizando-se o processo de mínimos quadrados. O seguinte modelo foi estipulado com tal finalidade:

$$Y_{i,j} = b_0 + b_F C_{i,j}^F + b_M C_{i,j}^M + b_C C_{i,j}^C + e_{i,j}$$

$i = 0, 1, 2, 3, 4, 5$ (ciclos seletivos);

$j = 1$ (SRF), 2 (MAS), 3 (COMB),

onde, $Y_{i,j}$ é o valor médio do ciclo de seleção i , para o sistema de seleção j ; b_0 é uma constante inerente a todos os ciclos; b_F , b_M e b_C são os ganhos médios para os sistemas seletivos SRF, MAS e COMB, respectivamente; e

$$C_{ij}^F = \begin{cases} 1 & \text{se } j=1; \\ 0 & \text{c.c.} \end{cases}; C_{ij}^M = \begin{cases} 1 & \text{se } j=2 \\ 0 & \text{c.c.} \end{cases} \text{ e } C_{ij}^C = \begin{cases} 1 & \text{se } j=3 \\ 0 & \text{c.c.} \end{cases}$$

As seguintes hipóteses de interesse foram testadas pelo teste F ($P < 0,05$):

$$H_o^{(1)}: b_F = b_M = b_C; H_o^{(2)}: b_F = b_M;$$

$$H_o^{(3)}: b_F = b_C; \text{ e } H_o^{(4)}: b_M = b_C$$

As médias populacionais dos diferentes ciclos seletivos para os três sistemas de seleção foram plotadas. Dessa forma foi possível comparar a eficiência relativa dos sistemas seletivos em cada ciclo, para cada situação simulada.

Para se comparar os sistemas seletivos empregados foi realizadas algumas pressuposições adicionais, tais como a avaliação das progênies de cada planta com o objetivo de obter medidas fenotípicas mais precisas, além de se considerar o ganho por unidade de tempo. Foi considerado também espécies alógamas anuais, como por exemplo, o milho.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. MAPEAMENTO DE QTLs

4.1.1. Análise de variância de um só ponto

O resumo das análises de variância para cada loco marcador (1-50) e para cada situação simulada, com as estimativas dos efeitos genotípicos (a e d) acompanhadas de seus erros padrão e a significância do modelo estão apresentadas nas Tabelas 2, 6, 9 e 13. Observou-se de uma forma geral que para altos níveis de herdabilidade os efeitos genotípicos foram estimados satisfatoriamente. Para os diferentes números de poligenes (10 ou 100) com ou sem dominância, nos diferentes níveis de herdabilidades, os efeitos gênicos foram estimados. Para uma maior clareza no entanto, os resultados são apresentados e discutidos separadamente.

(a) 10 QTLs e ausência de dominância

Os maiores efeitos genotípicos aditivos paramétricos associados, em magnitude (EDWARDS et al. 1987) (Tabela 31) foram dos marcadores 3 (2,20), 8 (-2,73), 14 (2,29), 17 (3,03), 25 (-3,49), 28 (2,38), 34 (-2,71), 38 (3,85), 43 (1,73) e 50 (2,69). Para exemplificar a comparação pode-se observar na Tabela 2, que o marcador 3 foi detectado para herdabilidade de 0,750, 0,500 e 0,125. Seus efeitos genotípicos aditivos estimados foram 2,52, 1,77 e 3,71, respectivamente. Os efeitos de dominância embora presentes, não foram estatisticamente diferentes de zero ($P < 0,05$), como era esperado nesta situação. Este marcador se encontra a 6cM (distância de mapa) do QTL em questão (Tabela 4). Este valor foi obtido tomando-se a posição do QTL, fornecida na Tabela 4, e a posição dos marcadores que são pré-determinadas nos grupos de ligações. Assim o QTL ocupa a posição 46cM e o marcador 3 a posição 40cM, sendo a distância entre eles de 6cM.

Os efeitos genotípicos associados aos marcadores remanescentes (8, 14, 17, 25, 28, 34, 38, 43 e 50) foram detectados significativamente ($P < 0,01$) para todos os casos de $h^2 = 0,750$ e $h^2 = 0,500$. Para $h^2 = 0,250$ só no caso do marcador 50 foi detectado o QTL. Para o caso de baixa herdabilidade ($h^2 = 0,125$) somente alguns marcadores apresentaram teste F significativo ($P < 0,05$) (28, 38, 43 e 50). Por outro lado, os efeitos genotípicos de dominância

foram detectados em apenas alguns destes casos 14, 25 e 34 com $h^2=0,250$, 17 com $h^2=0,500$ e $0,250$ (Tabela 2).

O marcador 38 de maior efeito genotípico aditivo associado (3,85), distanciado 4 unidades de mapa (cM) do QTL, foi detectado em todos os níveis de herdabilidade. Seus efeitos genotípicos estimados para os quatro níveis de herdabilidade (0,75; 0,50; 0,25; 0,125) foram 3,72, 3,54, 3,03 e 5,53, respectivamente. Nenhum efeito de dominância estatisticamente diferente de zero ($P<0,05$) foi detectado, associado a este marcador.

Vale a pena salientar que marcadores mais distanciados do QTL apresentaram efeitos associados significativos em muitos casos, principalmente para altos níveis de herdabilidade ($h^2\geq 0,500$) (Tabela 2). Para níveis menores de herdabilidade ($h^2\leq 0,250$) no entanto, somente marcadores com ligação mais restrita e de maiores efeitos genotípicos puderam ser detectados. Este foi o caso dos marcadores 39 e 40 distanciados de 16 e 36 unidades de mapa do QTL, respectivamente, e cujos efeitos genotípicos associados foram detectados em todos os níveis de herdabilidade.

Um outro fato importante foi que o método não conseguiu diferenciar entre uma forte ligação com efeito pequeno do QTL de uma fraca ligação com grande efeito do QTL. Para exemplificar, o efeito aditivo do associado ao marcador 36 foi de 1,73 (Tabela 31). Este marcador por sua vez está distanciado em 44 unidades de

mapa do QTL de maior efeito ($a=4,17$). Por outro lado, o marcador 43 distanciado de 9 unidades de mapa do QTL de menor efeito ($a=2,07$), possuía um efeito genotípico associado de 1,73, valor este idêntico ao do marcador 36. Portanto estimativas destes marcadores não conseguiram diferenciar entre um grande efeito do QTL com uma fraca ligação de um pequeno efeito com forte ligação. Estes resultados concordam com as restrições abordadas por LANDER & BOTSTEIN (1989).

(b) 10 QTLs e presença de dominância

Os marcadores de maiores efeitos genotípicos aditivos e de dominância associados, em cada grupo de ligação, foram o 3 ($a=3,17$ e $d=-1,73$), 6 ($a=1,83$ e $d=0,86$), 11 ($a=2,65$ e $d=1,36$), 18 ($a=2,73$ e $d=1,77$), 22 ($a=-2,50$ e $d=-1,51$), 29 ($a=2,74$ e $d=-0,18$), 35 ($a=2,44$ e $d=-1,28$), 37 ($a=3,18$ e $d=1,14$), 45 ($a=2,22$ e $d=-0,62$) e 49 ($a=2,12$ e $d=0,98$) (Tabela 32). Para todos estes marcadores foi detectado significância ($P<0,01$) do modelo, nas herdabilidades de 0,750 e 0,500, exceto para o marcador 6 de menor efeito genotípico aditivo associado ($P<0,05$) para $h^2=0,500$ (Tabela 6).

Para herdabilidade de 0,250 os marcadores 6, 35 e 45 não foram detectados significativamente pela análise de variância (Tabela 6). Estes foram os marcadores de menores efeitos genotípicos aditivos associados, com

exceção do 49 que também foi detectado ($P < 0,05$). Para herdabilidade de 0,125 os marcadores 6, 18, 29, 45 e 49 não foram detectados pela análise de variância de um só ponto.

É importante que seja salientado que os marcadores com efeitos de maior magnitude (3 e 37) foram detectados em todos os níveis de herdabilidade estudados. Estes marcadores estavam relacionados aos QTLs com maiores efeitos genotípicos, isto é, aos QTLs do grupo de ligação 1 ($a=3,72$ e $d=-2,38$) e do grupo de ligação 8 ($a=3,66$ e $d=1,51$), distanciados a 8cM e 7cM dos mesmos, respectivamente (Tabela 7). Da mesma forma o marcador 22 com efeitos genotípicos intermediários, foi detectado para todas as herdabilidades. Este marcador está distanciados a 9cM (unidades de mapa) do QTL do grupo de ligação 5, com $a=-3,00$ e $d=-2,17$, representando o terceiro maior efeito genotípico aditivo em valor absoluto e o segundo maior efeito genotípico de dominância (Tabela 7). O marcador de menor efeito associado (6), foi detectado apenas com $h^2=0,750$ ao nível de 1% e com $h^2=0,500$ ao nível de 5% de probabilidade.

As estimativas dos efeitos genotípicos de cada QTL se encontram na Tabela 6. Assim, por exemplo, as estimativas para os marcadores de maior efeito aditivo associado, 3 e 37, foram respectivamente (3,63; 4,21; 1,63 e 3,71) e (3,39; 2,67; 2,89 e 7,45) para os quatro níveis de herdabilidade. Já as estimativas dos efeitos genotípicos de dominância associado estimados foram (-2,48; -2,02;

-3,34 e -2,65) e (1,95; 1,59; 0,18 e 1,07).

Uma importante observação a ser feita é que estes efeitos genotípicos estimados para os marcadores não são estimativas não viesadas dos verdadeiros efeitos dos QTLs. O viés destas estimativas é de $(1-2r)$ para os efeitos aditivos e $(1-2r)^2$ para os efeitos de dominância (EDWARDS et al., 1987). Desta forma, verificou-se que a estimação não foi adequada para os efeitos genotípicos de cada gene satisfatoriamente, principalmente para a dominância cujo viés se encontra ao quadrado, exceto para ligações muito estreitas entre marcadores e QTLs.

A relação entre o viés dos efeitos aditivos e de dominância é proporcional a $\frac{1}{(1-2r)}$, ou seja, a medida que r (ligação) se aproxima de zero o viés diferencial reduz drasticamente e a medida que r se aproxima de 0,5 o viés diferencial tende a infinito, ou em outras palavras, há um aumento mais rápido do viés do efeito de dominância em relação ao do efeito aditivo com a aproximação da independência entre QTL e marcador. Este fato realça os maiores problemas na detecção dos efeitos de dominância e principalmente do grau de dominância.

Um outro fator importante no mapeamento de QTLs, além do viés provocado pela recombinação gênica, é o efeito ambiental, caracterizado pelos níveis de herdabilidade do presente trabalho. Como pode ser observado na Tabela 6, os erros padrão (EP) das estimativas tornaram-se maiores com o decréscimo da herdabilidade, além

do que houve uma drástica redução na significância do teste F.

Para salientar este fato, observaram-se os erros padrão dos efeitos aditivos associados ao marcador 3. O EP foi de 0,59 para h^2 de 0,750, 0,72 para h^2 de 0,500, 1,07 para h^2 de 0,250 e 1,50 para h^2 de 0,125. Um incremento semelhante foi encontrado para os efeitos de dominância, cujos erros padrão foram de 0,82 para h^2 de 0,750, 0,99 para h^2 de 0,500, 1,47 para h^2 de 0,250 e 2,07 para h^2 de 0,125. Um outro fato que pode ser observado é o maior erro padrão das estimativas do efeito genotípico de dominância em relação ao EP das estimativas dos efeitos genotípicos aditivos em cada nível de herdabilidade.

Para um mesmo grupo de ligação à medida que o marcador se afasta do QTL, a importância do mesmo reduz grandemente na explicação da variação do caráter. SOUZA Jr. (1993) apresenta uma expressão baseada na esperança de quadrados médios para o teste F, dada por $F = 1 + Z\psi_1\phi[\frac{1}{h^2} - \phi\psi_1]$. Onde Z é o número médio ponderado de plantas dentro das classes genotípicas dos marcadores, ϕ é a porcentagem da variância aditiva da característica explicada pelo marcador, h^2 é a herdabilidade da característica, $\psi_1 = (1-2r)^2 + [1-8r(1-3r+4r^2-2r^3)](k^2/2)$ e k é um coeficiente que varia entre 0 e 1, e representa o grau de dominância.

De acordo com o autor, o tamanho amostral para detectar ligação entre marcador e QTL pelo teste F

($P < 0,01$) para $h^2 = 0,10$ e valores de $r \leq 0,20$ deve ser alto. Assim por exemplo, 813 plantas são necessárias com $r = 0,01$ e 2718 com $r = 0,20$. Com $h^2 = 0,20$, $r = 0,01$ e $r = 0,20$ o tamanho amostral reduz para 402 e 1353 plantas, respectivamente. Os resultados do presente trabalho concordam com estes resultados, pois na maioria dos casos de $h^2 > 0,20$ e $r < 0,20$ a ligação foi detectada, uma vez que o tamanho amostral utilizado foi de 400 plantas F_2 . EDWARDS et al. (1987) utilizando duas populações F_2 em milho com 1930 e 1776 plantas, conseguiram detectar QTLs com contribuições em torno de 0,3% da variação da característica quantitativa.

BEAVIS et al. (1994) mostraram que QTLs podem ser identificados por um pequeno número de progênies $F_{2:4}$ (112) de um cruzamento biparental. No entanto, o número de QTLs estimado foi afetado pela progênie amostrada, como pode ser observado pelo número de genes estimado para produtividade de apenas cinco.

(d) 100 QTLs e ausência de dominância

Os efeitos genotípicos estimados a partir da análise de variância para os locos marcadores, seus erros padrão (EP) e a significância do modelo, obtidos a partir de uma população F_2 , cuja característica é controlada por 100 QTLs, com diferentes níveis de herdabilidade e sem dominância são apresentados na Tabela 9. Diferentemente dos anteriores, no presente caso, existe uma ligação entre os

QTLs de um mesmo grupo de ligação (10 QTLs/grupo de ligação), cujos efeitos paramétricos se encontram na Tabela 10. Os efeitos genotípicos e a posição do QTL no grupo de ligação em unidades de mapa também são apresentados.

Neste caso, os efeitos associados aos locos marcadores representam a soma dos efeitos dos locos poligênicos do mesmo grupo de ligação, ponderados por $(1-2r)$ para o efeito genotípico aditivo e $(1-2r)^2$ para o efeito genotípico de dominância (EDWARDS et al., 1987). Estes efeitos paramétricos dos marcadores são apresentados na Tabela 11. Por se tratar da soma de vários QTLs, os efeitos associados aos marcadores podem apresentar um resultante nulo, pois uma alternância de sinais entre os efeitos genotípicos dos poligenes individuais podem se cancelar mutuamente quando somados. Este fato é extremamente importante na estimação do grau de dominância, que pode ser seriamente alterado (EDWARDS et al. 1987).

Para exemplificar este fato, pode ser observado na Tabela 11, que os marcadores do grupo de ligação 1, apresentam efeitos paramétricos aditivos diferentes entre si, destacando-se os marcadores 4 e 5 com efeitos genotípicos aditivos de 7,87 e 10,97, respectivamente. No entanto, na Tabela 10, considerando o grupo de ligação 1, observou-se que o efeito genotípico aditivo do QTL de maior magnitude foi 4,10 (posição de mapa de 91cM), valor este muito inferior ao efeito (10,97) do

marcador mais próximo (5), com posição de mapa de 80cM.

Este fato é importante, pois na detecção de múltiplos QTLs ligados entre si, um efeito significativo do marcador pela análise de variância, tem como resultado um efeito significativo da soma dos efeitos genotípicos dos poligenes deste grupo de ligação. Desta forma, a detecção da significância por esta técnica pode ser muito variada em função do "background" genético.

Para o grupo de ligação 1, os marcadores que possuíam os maiores efeitos aditivos associados foram o 4 e 5 (Tabela 11). O marcador 4 com efeito aditivo de 7,87 foi detectado nas herdabilidades de 0,750 e 0,500 ($P < 0,01$) e nas herdabilidades de 0,250 e 0,125 ($P < 0,05$). O marcador 5 com efeito genotípico aditivo de 10,97 foi detectado em todos os níveis de herdabilidade (Tabela 9). Seus efeitos aditivos estimados foram 7,26 para h^2 de 0,750, 4,89 para h^2 de 0,500, 7,99 para h^2 de 0,250 e 8,58 para h^2 de 0,125 para o marcador 4 e 11,27 ($h^2=0,750$), 7,83 ($h^2=0,500$), 12,81 ($h^2=0,250$) e 14,92 ($h^2=0,125$) para o marcador 5. Os demais marcadores deste grupo foram detectados somente na herdabilidade de 0,750, com exceção do marcador 1 para h^2 de 0,250.

Para o grupo de ligação 2 os marcadores de maior efeito associado foram 8 (2,78), 9 (3,13), 10 (3,68), como pode ser observado pela Tabela 11. Destes marcadores somente o 8 e 9 puderam ser detectados nos níveis de $h^2=0,750$ e 0,500. Da mesma forma no grupo de ligação 3 os

marcadores 13 (8,74), 14 (8,29) e 15 (6,43) de maior efeito puderam ser detectados ($P < 0,01$) até o nível de herdabilidade de 0,250.

Para os demais grupos de ligação pode-se verificar a mesma tendência. Assim como no caso do grupo de ligação 5, com os marcadores 21 (9,98), 22 (10,53) e 23 (7,11) de maior efeito genotípico associado. Estes marcadores foram detectados até o nível de $h^2 = 0,250$, sendo que somente o marcador 21 demonstrou associação significativa ($P < 0,05$) com os QTLs para $h^2 = 0,125$ (Tabela 9). Para o grupo de ligação 9 o marcador de maior efeito foi o 41 (-4,33) (Tabela 11). Este marcador foi detectado só com h^2 de 0,750. No entanto, as estimativas obtidas nos demais níveis de h^2 , apesar de não significativas, foram negativas como o efeito paramétrico (-4,33), demonstrando uma certa consistência do método.

Um outro grupo de ligação com marcadores de efeito associado pronunciado foi o 10. Neste grupo de ligação os marcadores 48 (7,11), 49 (8,66) e 50 (8,64) foram também detectados até herdabilidade de 0,250 sendo que o marcador de maior efeito associado (49) foi detectado com nível mais baixo de herdabilidade ($h^2 = 0,125$).

Um outro fato importante, inerente à metodologia, principalmente para o caso de marcadores de grande efeito genotípico associado, como o do marcador 5 (10,97), é a detecção de uma pseudo-dominância. Para este marcador com $h^2 = 0,750$ e com $h^2 = 0,500$ foi detectado efeito

de dominância significativo de $-4,98$ e $-6,13$, respectivamente. Este fato pode ter ocorrido devido à menor precisão envolvida na estimação dos efeitos de dominância, uma vez que o viés é de $(1-2r)^2$ (EDWARDS et al., 1987; LANDER & BOTSTEIN, 1989).

(d) 100 QTLs e presença de dominância

Da mesma forma que foi apresentado nos casos anteriores, os marcadores de maior efeito genotípico aditivo associado foram todos do grupo de ligação 2, destacando-se o 7 (13,25) e 8 (14,31); todos do grupo de ligação 3, destacando-se 12 (16,15) e 13 (14,65); os marcadores 17 (10,40), 18 (12,58) e 19 (10,15) do grupo 4; todos do grupo 6, destacando-se o 29 (17,85) e o 30 (17,88); e os marcadores 39 (14,67) e 40 (14,23) do grupo 8 (Tabela 15). Estes efeitos genotípicos aditivos paramétricos associados podem ser obtidos a partir dos dados apresentados na Tabela 14, cujos efeitos genotípicos e posição dos QTLs nos grupos de ligação correspondentes são fornecidos.

Todos estes marcadores foram detectados para $h^2=0,750$ e para $h^2=0,500$ ($P<0,05$), com exceção do marcador 17. Para $h^2=0,250$ o único marcador não detectado foi o 7 e para $h^2=0,125$ os marcadores 12, 13, 17, 18 e 40 não apresentaram efeitos associados significativos para o

modelo, não conseguindo detectar associação destes marcadores aos QTLs dos seus respectivos grupos de ligação.

Quando múltiplos QTLs estão ligados, só foi possível obter estimativas viciadas dos seus efeitos genotípicos como comentado por CARBONELL et al. (1993) e também da predição do posicionamento do QTL em diferentes intervalos. Os resultados encontrados no presente trabalho estão de acordo com os apresentados pelos autores, uma vez que os efeitos associados aos marcadores (Tabela 15) são funções complexas dos efeitos genotípicos dos QTLs (Tabela 14), nos diferentes grupos de ligação. As estimativas obtidas, por sua vez, referem-se as estimativas destas funções dos efeitos genotípicos dos QTLs.

Marcadores com efeitos genotípicos aditivos associados de pequena magnitude não foram detectados em geral. Assim os marcadores 5, 22, 45, 46, 47 e 48 com efeitos menores que 1, não foram detectados em nenhum caso, com exceção do marcador 22 para $h^2=0,750$ ($P<0,05$), detectado devido ao seu efeito de dominância (-3,48) (Tabela 15), e dos marcadores 48 com $h^2=0,250$ ($P<0,05$) e 46 com $h^2=0,125$ ($P<0,01$) (Tabela 13).

Os maiores efeitos genotípicos de dominância associados foram dos marcadores 5 (-3,17), 8 (3,74), 14 (3,67), 22 (-3,48) e 35 (6,33) (Tabela 15). Destes marcadores, os únicos com efeitos genotípicos aditivos associados pronunciados foram o 8 (14,31) e o 14 (12,91). O marcador 5 não foi detectado em nenhum nível de

herdabilidade, ocorrendo o mesmo para o marcador 22, com exceção do nível de herdabilidade de 0,750. O marcador 8 foi detectado em todos os casos. No entanto, este fato foi devido principalmente ao grande efeito genotípico aditivo associado a este marcador. Os marcadores 14, com expressivo efeito genotípico aditivo e o 35 de maior efeito genotípico de dominância (6,33), foram detectados somente nos níveis mais elevados de herdabilidade ($h^2=0,750$ e $h^2=0,500$).

É conveniente salientar que estes resultados devem ter ocorrido em função da menor precisão na estimação dos efeitos de dominância em função do viés $(1-2r)^2$. Efeitos pronunciados de dominância dos QTLs situados a grandes distâncias de mapas do marcador, dificilmente serão detectados. A técnica da análise de variância, no entanto, mostrou ser um eficiente instrumento para detecção e estimação dos efeitos genotípicos associados aos marcadores.

Os problemas encontrados, de viés das estimativas genotípicas dos QTLs através dos marcadores, podem ser minimizados com a diminuição das distâncias entre os QTLs e os marcadores, através da elaboração de mapas cada vez mais saturados. Por outro lado, a redução da eficiência da técnica com a redução da herdabilidade, pode ser minimizada pela obtenção de medidas fenotípicas mais precisas. Isto pode ser conseguido avaliando progênies das plantas F_2 , cujo genótipo dos marcadores foram caracterizados, em ensaios com repetições.

4.1.2. Análise de variância de marcadores flanqueadores

A significância ($P < 0,05$) do teste F nas análises dos marcadores tomados 2 a 2 sequencialmente dentro dos grupos de ligações e em cada situação simulada (10 ou 100 QTLs com ou sem dominância) e nos diferentes níveis de herdabilidade foram computadas e um resumo está apresentado na Tabela 3.

De um total de 640 análises de variância 30 (4,69%) apresentaram F significativo ($P < 0,05$) para a interação entre marcadores. Este valor encontrado fornece a probabilidade em rejeitar uma hipótese verdadeira (ausência de epistasia). O valor de 4,69% refere-se à probabilidade de se cometer o erro tipo I. Este valor aproximou-se consideravelmente do valor prefixado de 5%.

Para altos valores de herdabilidade ($h^2 \geq 0,500$), um número de 11 (3,44%) análises com interações significativas foram observadas, em um total de 320 análises. Portanto, com o aumento da h^2 é esperado uma menor probabilidade de se cometer o erro tipo I. Em outras palavras, com maiores valores de h^2 , o melhorista tem uma maior confiança em aceitar a hipótese de ausência de epistasia, quando ela realmente for verdadeira.

Para valores de h^2 inferiores a 0,500, um total de 19 análises (5,94%) apresentaram F significativos, para interação. O valor encontrado foi ligeiramente

superior ao nível prefixado de 5%. Este fato foi um indicativo que com o decréscimo da herdabilidade o melhorista possui uma menor confiança para aceitar a hipótese de ausência de epistasia quando ela realmente for verdadeira.

Com relação ao número de genes, a probabilidade observada de se cometer um erro Tipo I foi de 3,75% para 10 QTLs e de 5,63% para 100 QTLs, indicando, pelo menos a princípio, que a ligação gênica entre os poligenes foi um fator importante na determinação da epistasia. Com 100 QTLs a probabilidade de se rejeitar a hipótese verdadeira da ausência de epistasia foi maior.

Finalmente com relação à presença ou não de dominância, observou-se que 7 análises (2,19%) de um total de 320 apresentaram F significativos para a interação, na ausência de dominância e 23 (7,19%) em 320 análises, na presença de dominância. Considerando o número de locos e a presença de dominância simultaneamente, as seguintes probabilidades de se cometer o erro tipo I foram observadas: 1,25% para 10 QTLs sem dominância, 3,13% para 100 QTLs sem dominância, 6,25% para 10 QTLs com dominância e 8,13% para 100 QTLs com dominância.

Com estes resultados apresentados tornou-se evidente a importância de ambos os fatores: dominância e ligação entre os poligenes. Há uma forte evidência da maior importância da dominância na rejeição da hipótese de ausência de epistasia, quando ela deveria ser aceita. Este

fato pode ser facilmente compreendido devido aos altos valores de erro tipo I encontrados na presença de dominância, seja, independentemente do número de genes, 2,19% para 7,19%, ou considerando o número de genes, 1,25% para 6,25% com 10 QTLs e 3,13% para 8,13% com 100 QTLs, na ausência e presença de dominância, respectivamente.

A importância desta técnica para se detectar os efeitos epistáticos, reside basicamente no poder dos seus testes. O poder do teste aumenta com o diminuição da recombinação entre os marcadores e os QTLs. Epistasia de ordem maior pode ser importante. No entanto, a frequência de plantas dentro das classes genotípicas recombinantes dos marcadores no experimento, pode não ser grande o suficiente para um teste adequado de efeitos epistáticos de maior ordem (EDWARDS et al., 1987).

4.1.3. Análise de regressão múltipla não linear

Da mesma forma que na análise de variância de um só ponto, os efeitos genotípicos associado aos marcadores foram estimados a partir da análise de regressão não linear (KNAPP et al., 1990) usando marcadores flaqueadores. Estes efeitos genotípicos com os seus respectivos erros padrão são apresentados nas Tabelas 5 (10 QTLs sem dominância), 8 (10 QTLs com dominância), 12 (100

QTLs sem dominância) e 16 (100 QTLs com dominância). Para maior clareza os resultados são apresentados e discutidos de forma isolada a seguir.

(a) 10 QTLs e ausência de dominância

Neste caso, o efeito do QTL foi estimado a partir de cada par de marcadores. Na Tabela 4, encontram-se os efeitos genotípicos dos QTLs e sua posição em cada grupo de ligação. Para ilustrar a sua utilização são apresentados a seguir os resultados para os grupos de ligação 1 e 2.

Para o grupo de ligação 1 o QTL se encontra na posição de mapa de 46 cM, entre os marcadores 3 e 4 com o efeito aditivo de 2,49. As estimativas para estes marcadores deste efeito genotípico (Tabela 5) foram de 2,90 com EP de 0,46 para $h^2=0,750$; 2,32 com EP de 0,72 para $h^2=0,500$; 0,82 com EP de 0,81 para $h^2=0,250$; e 3,29 com EP de 1,43 para $h^2=0,125$. Neste caso apenas com $h^2=0,250$ não foi detectado efeito aditivo (a) significativamente diferente de zero. Já para a dominância não foi obtido nenhum efeito significativo em todos os níveis de herdabilidade.

Para o grupo de ligação 2, cujo QTL encontrava-se situado entre os marcadores 7 e 8 com $a=-3,08$, as estimativas dos efeitos genotípicos aditivos foram, respectivamente, -2,96 (0,59), -2,03 (0,72), -2,69 (1,01) e -2,04 (1,37). As estimativas dos efeitos de

dominância para este caso apresentaram significância ($P < 0,05$) apenas para $h^2 = 0,750$.

Os maiores efeitos genotípicos foi do QTL do grupo de ligação 8 (4,17) situado na posição 44 cM e do QTL do grupo de ligação 5 (-3,78) na posição 84 do cromossomo. Para o grupo de ligação 5, nenhum par de marcadores flanqueadores existe. Os marcadores 24 e 25 foram os mais próximos do QTL. Os efeitos estimados para estes marcadores, nos diferentes níveis de herdabilidade foram, respectivamente, -3,70 (0,61), -2,97 (0,75), -2,69 (1,05) e -2,90 (1,59). Nenhum efeito de dominância foi detectado. Para o grupo de ligação 8, os marcadores flanqueadores foram o 38 e o 39, cujos efeitos estimados foram, respectivamente, 4,17 (0,61), 3,81 (0,74), 4,23 (1,05) e 6,02 (1,59), sendo que, novamente a dominância não foi detectada.

A metodologia nesta situação, com múltiplos poligenes independentes e sem dominância, mostrou-se bastante eficiente na estimação dos efeitos genotípicos de maior magnitude dos QTLs. Com exceção dos grupos de ligação 2 e 10 para herdabilidade de 0,750 e do grupo de ligação 4 para herdabilidades de 0,750, 0,500 e 0,250, cujos efeitos de dominância foram não significativos ($P < 0,05$).

O menor efeito genotípico aditivo foi do QTL do grupo de ligação 9 ($a = 2,07$) na posição 31 do cromossomo. Os marcadores flanqueadores 42 e 43 detectaram efeitos significativos para as diferentes herdabilidades de 2,06

(0,60), 2,27 (0,71), 2,76 (0,98) e 3,33 (1,50), respectivamente. Portanto, mesmo com efeitos genotípicos pequenos, 4,42% da variação genotípica total, o QTL foi detectado satisfatoriamente nesta situação, pela metodologia proposta por KNAPP et al. (1990).

(b) 10 QTLs com dominância

Na Tabela 7, pode-se observar que os QTLs com maiores efeitos genotípicos aditivos foram os do grupo de ligação 1 (3,72), na posição 48 cM entre os marcadores 3 e 4 e do grupo de ligação 8 (3,66), na posição 27 cM entre os marcadores 37 e 38. Os efeitos genotípicos aditivos estimados ($\hat{a}$) para o QTL do grupo de ligação 1, através da regressão não linear (Tabela 8), foram 3,90 (0,63), 4,47 (0,77), 2,20 (1,13) e 5,04 (1,58) para as herdabilidades 0,750, 0,500, 0,250 e 0,125, respectivamente. Para o QTL do grupo 8 foram 3,79 (0,60), 3,02 (0,73), 3,14 (1,06) e 7,75 (1,49), respectivamente.

Da mesma forma os maiores efeitos genotípicos de dominância foram dos QTLs do grupo de ligação 1 (-2,38), situado na posição 48 cM entre os marcadores 3 e 4, do grupo de ligação 4 (2,08) na posição 44 entre os marcadores 18 e 19 e do grupo de ligação 5 (-2,17), situado entre os marcadores 21 e 22 na posição 11cM. Os efeitos genotípicos de dominância estimados (Tabela 8) para os marcadores 3 e 4 foram -3,45 ($h^2=0,750$),

-2,81 ($h^2=0,500$), -4,22 ($h^2=0,250$) e -2,24 ($h^2=0,125$). Observou-se da comparação do efeito paramétrico (-2,38) com os efeitos estimados, que o viés foi bem maior do que no caso das estimativas do efeito genotípico aditivo. Para os marcadores 18 e 19 as estimativas foram 2,70 ($h^2=0,750$), 2,03 ($h^2=0,500$), 2,03 ($h^2=0,250$) e 2,71 ($h^2=0,125$), apresentando o mesmo sinal do efeito paramétrico de 2,08. E finalmente para os marcadores 21 e 22, as estimativas obtidas de -2,18 ($h^2=0,750$), 0,20 ($h^2=0,500$), -2,03 ($h^2=0,250$) e -1,82 ($h^2=0,125$), com exceção da obtida para h^2 de 0,500, que apresentou um valor discrepante e estatisticamente igual a zero ($EP=1,07$), tiveram o mesmo sinal do efeito paramétrico.

No caso da dominância, o menor efeito (-0,20) foi do QTL do grupo de ligação 6, situado na posição 57 cM entre os marcadores 28 e 29 (Tabela 7). As estimativas dos efeitos de dominância apresentados na Tabela 8, foram -2,09 (0,87), -1,86 (1,10), -2,32 (1,45) e -0,24 (0,80). O teste da hipótese de igualdade do efeito paramétrico a -0,20, somente o primeiro caso ($h^2=0,750$) foi rejeitado. Apesar de só ter ocorrido este fato com $h^2=0,750$, as magnitudes das estimativas foram bastante diferentes do efeito paramétrico, com exceção do caso de $h^2=0,125$, devido principalmente aos maiores erros associados as estimativas de dominância.

(c) 100 QTLs e ausência de dominância

Na Tabela 10, encontram-se os efeitos genotípicos dos 100 QTLs e suas posições no grupo de ligação a que pertencem. Na Tabela 11, os efeitos genotípicos associados aos marcadores são apresentados de acordo com a metodologia proposta por EDWARDS et al. (1987). Os maiores efeitos genotípicos aditivos associado aos marcadores em cada grupo de ligação foram dos marcadores 4 (7,87) e 5 (10,77) do grupo de ligação 1, 9 (3,13) e 10 (3,68) do grupo de ligação 2, 13 (8,74) e 14 (8,29) do grupo de ligação 3, 18 (3,48) e 19 (4,13) do grupo de ligação 4, 21 (9,98) e 22 (10,53) do grupo de ligação 5, 26 (4,50) e 27 (5,25) do grupo de ligação 6, 34 (5,53) e 35 (5,43) do grupo de ligação 7, 39 (3,12) e 40 (3,70) do grupo de ligação 8, 41 (-4,33) e 42 (-2,91) do grupo de ligação 9 e 49 (8,66) e 50 (8,64) do grupo de ligação 10.

As estimativas para estes pares de marcadores são apresentadas na Tabela 12. Desta forma, para os marcadores 4 e 5 os efeitos genotípicos aditivos associados estimados foram 11,40 com EP de 1,67 para $h^2=0,750$, 8,00 com EP de 2,05 para $h^2=0,500$, 11,72 com EP de 3,10 para $h^2=0,250$ e 11,15 com EP de 3,54 para $h^2=0,125$. Estas estimativas foram numericamente próximas dos efeitos genotípicos dos marcadores correspondentes. Para o grupo de ligação 2, os marcadores 9 e 10 apresentaram efeitos

genotípicos aditivos de magnitudes bem inferiores aos marcadores anteriores. As estimativas, para este caso, foram 4,17 com EP de 1,75 para $h^2=0,750$, 7,78 com EP de 2,08 para $h^2=0,500$, -0,82 com EP de 1,46 para $h^2=0,250$ e 8,55 com EP de 4,38 para $h^2=0,125$. Somente para $h^2 \geq 0,500$ os efeitos aditivos estimados foram estatisticamente diferentes de zero ($P < 0,05$). É importante observar que, quanto maior a importância dos efeitos genotípicos paramétricos associado aos marcadores, maior a probabilidade de se estimar eficientemente os efeitos genotípicos, mesmo para baixos valores de herdabilidade.

As estimativas para os demais pares de marcadores destacados anteriormente também são apresentadas na Tabela 12. Os pares de marcadores de maior efeito associado foram o (13 e 14) e (49 e 50) (Tabela 11). O par 13 e 14 apresentou as estimativas de 10,13 com EP de 1,74 para $h^2=0,750$, 1,44 com EP de 2,05 para $h^2=0,500$, 10,04 com EP de 3,10 para $h^2=0,250$ e 1,44 com EP de 4,43 para $h^2=0,125$. O par 49 e 50, por sua vez, apresentou as estimativas de 13,42 com EP de 1,60 para $h^2=0,750$, 12,60 com EP de 1,95 para $h^2=0,500$, 18,32 com EP de 2,92 para $h^2=0,250$ e 10,60 com EP de 4,33 para $h^2=0,125$.

Os demais pares, (26 e 27), (34 e 35) e (39 e 40) com efeitos genotípicos intermediários, em alguns níveis de herdabilidade não conseguiram apresentar efeitos significativos ($P < 0,05$). Os pares 26 e 27 com $h^2=0,125$, 34 e 35 com $h^2=0,500$ e $h^2=0,250$ e o 39 e 40 com $h^2=0,125$,

foram os casos em que este fato ocorreu. Para o par 41 e 42, cujos efeitos genotípicos foram negativos e de menor magnitude, nenhum efeito aditivo estimado foi estatisticamente diferente de zero ($P < 0,05$), considerando todos os níveis de herdabilidade.

É importante comentar neste ponto que o método de KNAPP et al. (1990) refere-se a um modelo de regressão não linear que possui a pressuposição de que apenas um QTL se encontra entre dois marcadores. No presente caso, em muitas situações, este fato não se verificou. As estimativas foram obtidas de forma iterativa, e em muitas situações um grande número de iterações foram necessárias para se obter estimativas fidedignas dos parâmetros. Este elevado número de iterações pode ter sido necessário em função da violação da pressuposição anteriormente relatada. Modelos mais simples utilizando mínimos quadrados e que fornecem boas estimativas dos parâmetros foram elaborados (HALEY & KNOTT, 1992) e tem se tornado uma boa alternativa.

Um outro fator a ser considerado é que se o número de plantas, pertencente a uma classe genotípica recombinante dos marcadores, for pequeno, o método perde em precisão. Portanto, a estimação utilizando pares de marcadores com ligações estreitas, ao contrário do que se possa imaginar, conduz a estimativas menos precisas, devido ao menor tamanho amostral nas classes recombinantes (KNAPP et al., 1990).

A comparação dos efeitos estimados pelo modelo não linear dos pares de marcadores flanqueadores de maior efeito com as estimativas obtidas pela análise de variância do marcador de maior efeito de cada grupo de ligação pode ser feita utilizando os resultados apresentados nas Tabelas 12 e 9, respectivamente. Assim por exemplo, as estimativas para o marcador 5, pela análise de variância, foram 11,27 ($h^2=0,750$), 7,83 ($h^2=0,500$), 12,81 ($h^2=0,250$) e 14,92 ($h^2=0,125$) e do par 4 e 5 foram 11,40 ($h^2=0,750$), 8,00 ($h^2=0,500$), 11,72 ($h^2=0,250$) e 11,15 ($h^2=0,125$). Os valores obtidos evidenciam que as metodologias apresentaram resultados semelhantes. No entanto, a análise de variância apresentou uma tendência em reduzir os erros das estimativas (Tabelas 12 e 9). Para o par (13 e 14) e o marcador 14, par (49 e 50) e o marcador 49, a mesma tendência foi observada, como pode ser visto nas Tabelas 12 e 9. De maneira geral, para os demais pares de menor importância, com raras exceções, a mesma tendência foi verificada.

Esta foi uma importante constatação, pois a estimação, quando múltiplos QTLs estão ligados, pode ser feita com a mesma precisão pela análise de variância simples, evitando processos iterativos, que consomem tempo e computação eletrônica.

(d) 100 QTLs e presença de dominância

Os efeitos genotípicos e a posição dos QTLs nos respectivos grupos de ligação encontram-se na Tabela 14. Os efeitos paramétricos genotípicos associados aos marcadores encontram-se na Tabela 15. Os pares de marcadores de maior efeito genotípico aditivo associado foram 7 (13,25) e o 8 (14,31) do grupo de ligação 2, o 12 (16,15) e o 13 (14,65) do grupo de ligação 3, o 17 (10,40) e o 18 (12,58) do grupo de ligação 4, o 29 (17,85) e o 30 (17,88) do grupo de ligação 6 e o 39 (14,67) e o 40 (14,23) do grupo de ligação 8. Para os efeitos de dominância, os pares mais importantes foram o 4 (-2,76) e 5 (-3,17) do grupo de ligação 1, o 7 (3,10) e o 8 (3,74) do grupo de ligação 2, o 14 (3,67) e o 15 (2,54) do grupo de ligação 3, o 22 (-3,48) e o 23 (-1,94) do grupo de ligação 5 e o 34 (3,75) e o 35 (6,33) do grupo de ligação 7.

As estimativas dos efeitos genotípicos aditivos, dos pares dos marcadores, obtidas através da análise de regressão múltipla não linear (KNAPP et al., 1990), são apresentadas na Tabela 16. Para os marcadores 7 e 8 as estimativas foram 19,30 (2,87) para $h^2=0,750$, 19,14 (3,82) para $h^2=0,500$, 12,80 (5,16) para $h^2=0,250$ e 24,40 (7,57) para $h^2=0,125$; para o par 12 e 13 foram 18,04 (2,88) para $h^2=0,750$, 17,63 (3,78) para $h^2=0,500$, 14,63 (5,34) para $h^2=0,250$ e 7,62 (7,41) para $h^2=0,125$; para o par 29 e 30 foram 22,81 (2,69) para $h^2=0,750$, 30,97 (3,44) para

$h^2=0,500$, 23,20 (5,06) para $h^2=0,250$ e 25,42 (7,23) para $h^2=0,125$; e finalmente para o par 39 e 40 foram 20,48 (2,68) para $h^2=0,750$, 21,66 (3,56) para $h^2=0,500$, 26,63 (4,96) para $h^2=0,250$ e 19,39 (7,15) para $h^2=0,125$.

Estas estimativas foram testadas em todos os casos apresentados para igualdade do efeito paramétrico. Em todos eles, exceto para o par 29 e 30 com $h^2=0,500$ e para o par 39 e 40 com $h^2=0,750$ e $0,250$, a hipótese foi aceita, indicando que as estimativas foram adequadas.

Com relação aos efeitos de dominância, somente para os pares (7 e 8), (22 e 23) e (34 e 35) com $h^2=0,750$, foi possível detectar efeitos significativos ($P<0,05$). Da mesma forma que na análise de variância para cada loco marcador, observou-se que os efeitos de dominância possuem um erro associado superior ao dos efeitos aditivos, devido ao viés na sua estimação ser superior ao destes últimos.

Em todas as situações simuladas, na análise de regressão não linear, a estimativa da ligação entre um dos marcadores flaqueadores e o QTL existente entre eles foi obtida. No entanto as estimativas deste parâmetro não foram apresentadas. Isto, porque em todas as situações elas tiveram grandes erros associados e portanto de pouco valor. Apesar deste fato, o modelo apresentado por KANPP et al. (1990), mostrou-se tão eficiente quanto a análise de variância, para estimar os efeitos genotípicos associados aos marcadores, com relação a precisão obtida.

4.1.4. Análise de regressão linear múltipla

As análises de regressão linear múltipla para os 50 marcadores são apresentadas resumidamente nas Tabelas 17, 19, 21 e 23. Para os marcadores que apresentaram F parcial significativo, os efeitos genotípicos estimados com seus respectivos erros padrão (EP) e R^2 parcial, nos diferentes níveis de herdabilidade, são apresentados.

(a) 10 QTLs e ausência de dominância

Os marcadores de maior efeito genotípico aditivo associado foram 3, 8, 14, 17, 25, 28, 34, 38, 43 e 50 (Tabela 31). Dentre eles, somente o marcador 3 não teve significância ($P < 0,05$) para o F parcial com $h^2 = 0,750$. Para h^2 de 0,500 os únicos que foram detectados de forma significativa foram o 17, 34, 38, 43 e 50. Para h^2 de 0,250 apenas o marcador 34 e para h^2 de 0,125 os marcadores 25 e 38 foram detectados pelo teste F parcial.

Este fato foi, de certa forma esperado, pois a significância do F parcial depende da soma de quadrados obtida pela inclusão no modelo do marcador em estudo, quando todos os demais marcadores já estão presentes no modelo. Desta forma, a soma de quadrados obtida refere-se ao incremento da variação fenotípica explicada pelo modelo

pela adição do marcador, ou seja, a explicação de uma fração adicional da variação fenotípica pelo marcador ajustada para os efeitos dos demais marcadores.

Como já foi comentado, os efeitos genotípicos aditivos associado aos marcadores de um grupo de ligação são funções da soma dos efeitos dos QTLs do mesmo cromossomo ponderada por $(1-2r)$ (EDWARDS et al., 1987). Por esta razão, marcadores situados no mesmo grupo de ligação, são responsáveis por informações redundantes. Quando seus efeitos são ajustados para os efeitos dos demais marcadores do mesmo grupo de ligação, a informação adicional tende a ser não significativa. Os efeitos genotípicos estimados tendem a ser, pelas mesmas razões, viesados.

Os efeitos estimados foram testados para a hipótese de igualdade do valor paramétrico ($H: b = \sum (1-2r_i) a_i$). Todos os testes foram não significativos para h^2 de 0,750 e 0,500, todos com exceção dos marcadores 20 e 35 para h^2 de 0,250 e dos marcadores 9 e 10 para $h^2=0,125$.

O marcador 38 de maior efeito (3,85) foi estimado satisfatoriamente para $h^2=0,750$, 0,500 e 0,125. O R^2 parcial representou 14,08%, 5,85% e 2,42% da variação fenotípica, respectivamente. Os valores do R^2 parcial para todos os marcadores que apresentaram F parcial significativo, podem ser observados na Tabela 17. Verificou-se que existe uma alta correlação entre as

estimativas do R^2 parcial com a estimativa do coeficiente de regressão (efeitos associado aos marcadores).

Uma importante observação, foi que com valores de herdabilidade de 0,750, 0,500 e 0,250, os valores de R^2 múltiplo estimado, foram inferiores aos de h^2 (0,6756, 0,4608 e 0,2457), respectivamente. Para uma herdabilidade de 0,125 o valor de R^2 múltiplo foi de 0,2484, praticamente o dobro da herdabilidade. Este fato é importante nos processo seletivos que envolvam as estimativas dos efeitos associados aos marcadores, pois a eficiência será maior do que utilização da seleção fenotípica.

(b) 10 QTLs e presença de dominância

Os marcadores de maior efeito genotípico aditivo associado foram o 3, 6, 11, 18, 22, 29, 35, 37, 45 e 49. Dentre estes, os marcadores que apresentaram F parcial significativo foram todos, com exceção do 6, para $h^2=0,750$, o 3, 18, 29 e 49 para $h^2=0,500$, o 29 e 49 para $h^2=0,250$ e o 35 e 37 para $h^2=0,125$. Portanto, com altos níveis de herdabilidade, como era esperado, foi possível estimar satisfatoriamente os efeitos genotípicos associados aos marcadores (Tabela 19).

O teste da hipótese, $H:b=\sum(1-2r_i)a_i$, só foi significativo para o marcador 37 com $h^2=0,750$, mostrando em

outras palavras, que o intervalo de confiança de 95% não continha o parâmetro populacional de 3,18. Da mesma forma, com $h^2=0,250$, o marcador 31 e com $h^2=0,125$, os marcadores 27 e 30, apresentaram significância ($P<0,05$) para o teste da hipótese apresentada. Uma provável razão, foi que os marcadores situados no mesmo grupo de ligação são responsáveis por informações redundantes, como já foi comentado, e seus efeitos tendem a ser viesados.

Apesar deste fato, os efeitos aditivos para todos os marcadores com F parcial significativo, são apresentados na Tabela 19. Da comparação dos valores estimados com os efeitos paramétricos, $\sum a_i(1-2r_i)$, verificou-se que apesar do viés observado, houve uma boa concordância entre eles, com exceção dos casos relatados anteriormente.

A comparação destes valores (Tabela 19) com as estimativas obtidas nesta situação pela análise de variância (Tabela 6), para os mesmos níveis de herdabilidade, mostrou que os resultados foram similares. É de se esperar que a análise de regressão linear simples, para cada loco marcador, forneça as mesmas estimativas dos efeitos genotípicos aditivos da análise de variância. No entanto, quando múltiplos marcadores por grupo de ligação (5 marcadores/grupo de ligação), são regredidos simultaneamente com o fenótipo das plantas F_2 , as estimativas obtidas, pelas mesmas razões já comentadas, tornam-se ligeiramente viesadas.

A explicação da variação fenotípica de cada marcador foi estimada pelo R^2 parcial (Tabela 19). Com herdabilidade de 0,750, os valores dos R^2 parciais, variaram de 1,14% a 6,81%. A variância genética desta situação foi de 48,6. Assim, por exemplo, para o marcador 3 com $\sum a_i(1-2r_i)$ de 3,17, com $h^2=0,750$ era esperado uma explicação da variância fenotípica de 7,75%. No entanto, foi encontrado um valor de 5,57%.

Pelas mesmas razões comentadas anteriormente, verificou-se que o R^2 parcial, geralmente apresentou uma subestimativa da variação fenotípica explicada pelos marcadores. Mesmo assim, verificou-se que marcadores responsáveis por uma explicação da variação fenotípica em torno de 1%, conseguiram ser detectados ($P<0,05$), até mesmo nos níveis mais baixos de herdabilidade ($h^2=0,125$) (Tabela 19). Com altas herdabilidades, valores de R^2 parcial acima de 5% foram encontrados. No entanto, com baixas herdabilidades ($h^2=0,125$), marcadores que explicavam 10,4% da variância genética total (marcador 37), conseguiram ser detectados e contribuíram somente com 1,82% da variação fenotípica.

É importante salientar que a explicação de um marcador estimada pelo R^2 parcial, refere-se apenas à fração da variância aditiva explicada pelo marcador em relação a variância fenotípica total (variância aditiva, de dominância e ambiental). Além disso, pelo fato de haver uma redundância de informações, o R^2 parcial fornece uma

subestimativa da contribuição do marcador. O R^2 parcial pode ser interpretado como sendo a fração da variação aditiva que o marcador explicou da variação fenotípica total, fixando-se todos os outros marcadores. Assim, pode ser interpretado como sendo uma estimativa da h^2 restrita de cada marcador. Este valor refletiria a h^2 restrita do QTL somente se o valor de r fosse igual a zero, ou seja, o QTL e o marcador ocupariam a mesma posição no mapa genético.

Com relação ao total da variação fenotípica explicada pelos marcadores (R^2 múltiplo), praticamente a mesma constatação do caso anterior foi observada. Assim, com $h^2=0,75$ e $0,50$, os valores de R^2 múltiplos estimados foram de $0,63$ e $0,47$, respectivamente. Para os níveis de h^2 de $0,25$ e $0,125$, os valores encontrados foram de $0,27$ e $0,26$, respectivamente.

Uma estimativa de R^2 múltiplo superior ao valor da herdabilidade da característica (h^2 de $0,250$ e $0,125$), conduz a uma maior eficiência dos processos seletivos que utilizam as informações dos marcadores. Nestes casos, são esperados maiores ganhos da seleção assistida por marcadores em relação aos ganhos da seleção fenotípica (LANDE & THOMPSON, 1990), que foram as situações de herdabilidades inferiores ou iguais a $0,250$, do presente trabalho.

(c) 100 QTLs e ausência de dominância

Nesta situação, os efeitos genotípicos aditivos associados aos marcadores, em cada grupo de ligação estão apresentados na Tabela 11. Os marcadores de maior efeito genotípico aditivo associado foram o 5, 10, 13, 19, 22, 27 34, 40, 41 e 49, nos seus respectivos grupos de ligação. Na Tabela 21, os efeitos genotípicos estimados a partir da análise de regressão linear múltipla acompanhados do seu erro padrão, são apresentados, para os marcadores que demonstraram efeitos significativos pelo teste F parcial ($P < 0,05$).

Com herdabilidade de 0,750, apenas os marcadores 10 e 27, dentre os citados anteriormente, não foram detectados significativamente ($P < 0,05$) pelo teste F parcial. Com $h^2 = 0,500$ os marcadores 13, 14, 27, 34, 40, 41 e 49 não foram detectados. Estes marcadores apresentaram R^2 parcial de baixa magnitude no nível de h^2 de 0,750 ($R^2 < 3,21\%$), contribuindo com uma pequena fração da variação fenotípica. Desta forma, com o aumento da variância fenotípica com a redução da herdabilidade para 0,500, estes marcadores passaram a ter uma expressão reduzida na variabilidade da característica, não conseguindo ser detectados. Com níveis baixos de herdabilidade, 0,250 e 0,125, somente os marcadores (5 e 34) e (5) foram detectados, respectivamente. Convém salientar que o marcador 5 foi o marcador de maior efeito genotípico

aditivo associado (10,97), como pode ser observado na Tabela 11, o qual foi detectado em todos os níveis de herdabilidade.

A comparação das estimativas obtidas ($\hat{b}$) com os valores paramétricos, $\sum a_i(1-2r_i)$, podem ser feitas através da Tabela 21. O teste da hipótese $H:b=\sum a_i(1-2r_i)$, foi não significativo ($P<0,05$) na maioria das situações. Em alguns casos esta hipótese foi rejeitada, demonstrando que as estimativas eram viesadas, como os casos dos marcadores 13, 14, 21, 22, 23, 30, 43 e 50 para $h^2=0,750$; 7, 38, 43 e 46 para $h^2=0,500$; e do 31 para $h^2=0,125$.

Os valores de R^2 parcial nos diferentes níveis de herdabilidade foram estimados e encontram-se na Tabela 21. Para $h^2=0,750$ os valores encontrados variaram de 1,09% para o marcador 23 a 13,34% para o marcador 5. A variância genética foi de 375,6 nesta situação. O marcador 5 de maior efeito genotípico aditivo (10,97) foi responsável por 16,02% da variância genética da característica. Com $h^2=0,750$ era esperado um R^2 parcial de 12,02%, o qual foi estimado por 13,34%, valor este bem razoável. Para h^2 de 0,500 os R^2 parciais encontrados apresentaram valores de 1,14% para o marcador 46 a 6,14% para o marcador 22, de segundo maior efeito genotípico aditivo (10,53). Para $h^2=0,250$ a variação foi de 1,35% para o marcador 15 a 3,57% para o marcador 5 e para $h^2=0,125$ de 1,61% para o marcador 29 a 3,05% para o marcador 5. Um fato curioso é que nenhum marcador com R^2 parcial inferior a 1%

foi detectado, em todos os níveis de herdabilidade.

Com relação ao R^2 múltiplo, ou seja, a porcentagem da variação fenotípica total explicada pelos marcadores, somente com h^2 de 0,75 a estimativa do mesmo foi inferior ao valor da herdabilidade da característica. Os valores de R^2 múltiplo estimados foram 0,69, 0,50, 0,31 e 0,22, respectivamente. Portanto com $h^2=0,50$ ou menos pode-se inferir uma maior eficiência da seleção assistida por marcadores. Obviamente, com múltiplos QTLs por grupo de ligação, a eficiência da seleção assistida, avaliada pelo R^2 múltiplo, deve ser maior do que nos caso de 1 QTL/grupo de ligação. Assim, com herdabilidade de 0,75 as estimativas de R^2 foram de 0,68 e 0,63, para 10 QTLs com e sem dominância, respectivamente. Para $h^2=0,50$, 0,46 e 0,47, para $h^2=0,25$, 0,25 e 0,27 e para $h^2=0,125$, 0,25 e 0,26, respectivamente. A situação de $h^2=0,125$ foi a única em que múltiplos QTLs foi pior, com ou sem dominância.

(d) 100 QTLs e presença de dominância

Os marcadores de maior destaque quanto aos seus efeitos genotípicos aditivos associados foram o 7, 8, 12, 13, 17, 18, 19, 29, 30, 39 e o 40 (Tabela 15). Destes pelo menos um dos marcadores mais importantes por grupo de ligação, apresentaram F parcial significativo para

$h^2=0,750$. Apenas o grupo de ligação 4, cujos valores paramétricos foram relativamente de menor magnitude, não foi detectado pelo F parcial com $h^2=0,500$. Com h^2 inferior, 0,250 e 0,125, apenas alguns destes grupos de ligações apresentaram marcadores com F parcial significativos ($P<0,05$), como pode ser observado na Tabela 23.

O R^2 parcial de cada marcador com F parcial significativo, é apresentado na Tabela 23, para todos os níveis de herdabilidade estudados. Os valores de R^2 parcial variaram de 1,08% a 5,84% com $h^2=0,750$, 1,20% a 6,77% com $h^2=0,500$, 1,17% a 1,55% com $h^2=0,250$ e 2,39% para o único marcador detectado significativamente ($P<0,05$) com $h^2=0,125$. Novamente nenhum marcador com explicação fenotípica inferior a 1% apresentou F significativo, mesmo em altos níveis de h^2 . Dos marcadores detectados, o de maior importância foi o 30 no nível de h^2 de 0,750 e 0,500, com R^2 parcial de 5,84% e 6,77%, respectivamente. Este marcador foi o que apresentou o maior efeito genotípico aditivo paramétrico associado (17,88). Com $h^2=0,250$, o marcador 29 do mesmo grupo de ligação apresentou um valor de R^2 parcial intermediário (1,33%), sendo dos marcadores detectados, no entanto, o segundo maior efeito aditivo paramétrico associado (17,85).

Os valores de R^2 múltiplo para h^2 de 0,750, 0,500, 0,250 e 0,125 foram, respectivamente, 0,6828, 0,5548, 0,2919 e 0,1939. Com níveis de herdabilidade de 0,500 ou menos verificou-se que o R^2 múltiplo foi superior

ao da própria herdabilidade. Este fato, como já foi comentado anteriormente foi um indicativo de que a seleção assistida por marcadores seria mais eficiente que a seleção fenotípica, principalmente nos primeiros ciclos seletivos em que o desequilíbrio de ligação é elevado.

4.1.5. Seleção de marcadores pelo processo de Backward

Para sanar o problema de informações redundantes, comentado anteriormente, foi realizada a análise de regressão múltipla com eliminação de marcadores pelo processo de Backward (DRAPPER & SMITH, 1981). Os resumos das análises no final do processo, com os marcadores selecionados, são apresentados nas Tabelas 18, 20, 22 e 24. Os efeitos genotípicos estimados, o EP e o R^2 parcial nos diferentes níveis de herdabilidade, também são apresentados em cada situação.

(a) 10 QTLs e ausência de dominância

Na Tabela 18 se encontra o resumo da análise de regressão linear múltipla no final do processo seletivo de Backward. Para todos os níveis de herdabilidade verificou-se que os mesmos marcadores detectados no

processo de regressão linear convencional foram selecionados neste caso, com exceção do marcador 20 com $h^2=0,250$. Convém salientar que este marcador, com efeito genotípico aditivo de 1,31 foi detectado e apresentou a estimativa de -2,57, valor este totalmente viesado (Tabela 17).

Um outro importante fato, refere-se ao caso de alguns marcadores que não foram detectados pela regressão múltipla, como por exemplo o 3, 4, 13, 18, 31 e 48 para herdabilidade de 0,750, os quais apresentaram F parcial significativo no processo de Backward. Para os demais níveis de herdabilidade o mesmo fato foi verificado e os marcadores detectados podem ser identificados com facilidade através da comparação das Tabelas 17 e 18.

As estimativas obtidas de maneira geral possuem um menor viés do que as obtidas na regressão convencional. Um menor valor do EP foi verificado e R^2 apresentou uma estimativa mais eficiente da variação aditiva do marcador em relação a variação fenotípica total da característica.

Os valores de R^2 parcial variaram de 1,16% a 26,72% para $h^2=0,750$, 1,16% a 11,62% para $h^2=0,500$, 1,11% a 4,42% para $h^2=0,250$ e 1,02% a 5,13% com $h^2=0,125$. Novamente, nenhum marcador com R^2 inferior a 1% foi detectado. Os marcadores que apresentaram maior R^2 parcial em cada situação foram normalmente os de maior efeito genotípico aditivo (Tabela 18).

Quanto ao R^2 múltiplo, obviamente houve uma redução no seu valor devido à eliminação de alguns marcadores do modelo. Com $h^2=0,750$ o R^2 múltiplo reduziu de 0,6756 para 0,6539, com $h^2=0,500$ de 0,4608 para 0,4226, com $h^2=0,250$ de 0,24557 para 0,1964 e com $h^2=0,125$ de 0,2484 para 0,1784. Estes valores retratam a verdadeira situação, pois marcadores com informação redundante foram eliminados do modelo. Desta forma a eficiência da seleção assistida poderia ser superestimada no primeiro caso. Apesar destas reduções, nesta situação, não houve mudanças nas conclusões obtidas anteriormente.

(b) 10 QTLs e presença de dominância

Os resultados para este caso são apresentados na Tabela 20. Com exceção dos marcadores 7 para o nível de herdabilidade de 0,500 e 35 para o nível de h^2 de 0,125, todos os marcadores detectados na regressão convencional foram selecionados pelo processo de Backward. Por outro lado, alguns marcadores que não foram detectados no caso anterior apresentaram F parcial significativos neste processo, como pode ser observado na comparação das Tabelas 19 e 20.

Os efeitos aditivos estimados ($\hat{b}$) e os paramétricos, $\sum a_i(1-2r_i)$, associados aos marcadores, são apresentados na Tabela 20. A comparação entre eles mostrou

que o modelo foi eficiente para estimar os efeitos genotípicos dos QTLs (a_i), apesar do viés de $(1-2r_i)$, mesmo com baixos níveis de herdabilidade (0,250). Este viés pode ser reduzido com a diminuição da recombinação entre QTLs e marcadores, com a elaboração de mapas de ligação cada vez mais saturados. De posse destes mapas, a seleção dos marcadores para serem utilizados na seleção assistida, poderia satisfatoriamente ser realizada com a presente técnica.

O R^2 parcial estimado variou de 1,24% a 16,20% para h^2 de 0,750, 1,70% a 12,60% para h^2 de 0,500, 1,31% a 4,73% para h^2 de 0,250 e 1,48% a 6,03% para h^2 de 0,125. Também, neste caso, nenhum marcador com R^2 parcial inferior a 1% foi detectado ($P < 0,05$).

Com relação ao R^2 múltiplo, as reduções nos seus valores, foram de 0,63 para 0,60 com $h^2=0,75$, 0,47 para 0,42 com $h^2=0,50$, 0,27 para 0,21 com $h^2=0,25$ e finalmente de 0,26 para 0,21 com $h^2=0,125$. Estas reduções provocaram nesta situação, alteração na conclusão da inferência sobre a seleção assistida com $h^2=0,250$. O valor de $R^2=0,27$, previamente encontrado, era um indicativo da eficiência da seleção assistida para este nível de herdabilidade. O valor obtido com a eliminação de marcadores redundantes (0,21), no entanto, mostrou o contrário. Desta forma, o processo de Backward deve ser recomendado na seleção e estimação dos efeitos associados aos marcadores para se efetuar a seleção assistida.

(c) 100 QTLs e ausência de dominância

Os efeitos genotípicos aditivos estimados a partir da análise de regressão múltipla submetida a eliminação de variáveis pelo processo de Backward, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e múltiplo e significância do modelo são apresentados na Tabela 22. Todos os marcadores detectados pela regressão múltipla foram selecionados a partir do F parcial significativo ($P < 0,05$) neste caso, com exceção dos marcadores 23 e 40 para $h^2 = 0,750$, 7 e 46 para $h^2 = 0,500$ e 16 para $h^2 = 0,250$.

Alguns marcadores foram detectados neste processo (Backward) e não tinham sido na regressão convencional, podendo ser facilmente identificados comparando-se os resultados das Tabelas 21 e 22. Isto se deve ao fato de alguns marcadores apresentarem contribuições redundantes com relação a outros. Quando estes marcadores são eliminados do modelo, pode-se detectar significativamente ($P < 0,05$) os demais.

Na maioria dos casos, principalmente com altos valores de herdabilidade, os marcadores de maior efeito genotípico aditivo associado puderam ser identificados. Os efeitos estimados (Tabela 22) apresentaram um menor viés em relação as estimativas de regressão linear múltipla convencional (Tabela 21). O marcador 7 com efeito genotípico paramétrico associado de 0,60, apresentou uma estimativa de -7,11 ($h^2 = 0,500$) na

regressão múltipla convencional, o qual foi descartado pelo processo de Backward. O mesmo fato aconteceu com o marcador 46 para o mesmo nível de herdabilidade.

Para herdabilidade 0,750 o máximo valor de R^2 parcial encontrado foi de 16,47% e o mínimo de 1,07%. Para $h^2=0,500$ o máximo foi de 14,98% e o mínimo de 1,02%, para $h^2=0,250$ o máximo foi de 6,43% e o mínimo de 1,04% e finalmente para $h^2=0,125$ o máximo foi de 5,15% e o mínimo de 1,06% (Tabela 22). Nenhum marcador com R^2 inferior a 1% foi determinado com F parcial significativo ($P<0,05$).

As reduções no R^2 múltiplo em relação ao modelo com 50 marcadores foram de 0,6905 para 0,6627 ($h^2=0,750$), 0,5020 para 0,4477 ($h^2=0,500$), 0,3063 para 0,2518 ($h^2=0,250$) e 0,2173 para 0,1753 ($h^2=0,125$). Estas reduções não alteraram as conclusões gerais obtidas anteriormente, com exceção do caso de $h^2=0,500$, mas diminuem a expectativa da eficiência da seleção assistida, principalmente para altos valores de herdabilidade.

(d) 100 QTLs na presença de dominância

Na Tabela 24 se encontra o resumo final da análise de regressão múltipla submetida ao processo de Backward. Neste caso, todos os marcadores que apresentaram F parcial significativo, sem exceções, no processo convencional foram selecionados. Vários marcadores adicionais foram selecionados, os quais não tinham sido

detectados anteriormente na regressão múltipla usual. Alguns marcadores de pequeno efeito genotípico aditivo associado, como por exemplo o marcador 4, com $h^2=0,750$, foram detectados, apesar de haver um certo viés na estimativa obtida.

Os valores dos R^2 parciais se encontram na Tabela 24. Nesta última situação verificou-se que os marcadores que apresentaram R^2 parcial inferior a 1% não foram detectados, como aconteceu em todas as situações anteriores. Valores de R^2 maiores de 10% ou próximos a 10% foram observados somente com herdabilidades de 0,750 e 0,500. Para herdabilidades inferior ou igual a 0,250, o valor máximo encontrado foi de 3,86%.

Como parâmetro para se inferir sobre a eficiência da seleção assistida os R^2 múltiplos foram utilizados. Houve uma redução das magnitudes dos valores encontrados com relação a regressão convencional, como era esperado. As reduções foram de 0,68 para 0,66 ($h^2=0,75$), de 0,55 para 0,52 ($h^2=0,50$), de 0,29 para 0,23 ($h^2=0,25$) e de 0,19 para 0,12 ($h^2=0,125$). Novamente as inferências seriam prejudicadas ou superestimariam a eficiência da seleção assistida por marcadores em relação a seleção fenotípica.

As técnicas de regressão linear múltipla se mostraram altamente promissoras e com grande potencial para efetivamente estimar os efeitos genotípicos associados aos marcadores. Índices de seleção poderiam portanto ser altamente eficientes se baseados nos escores dos

marcadores, estimados a partir destas técnicas, podendo ser diretamente empregados ao melhoramento de plantas.

4.2. SELEÇÃO RECORRENTE

A eficiência da seleção assistida por marcadores, através do processo de seleção baseada em escores dos marcadores (MAS) e através da seleção combinando escores dos marcadores e fenótipos das plantas (COMB), em relação a seleção recorrente fenotípica (SRF) foi avaliada em cinco ciclos com cinco repetições. Os resultados obtidos encontram-se nas Tabelas 25, 26, 27, 28, 29 e 30 e nas Figuras 1 a 16. Os resultados para cada nível de herdabilidade em cada situação (número distinto de QTLs com e sem dominância) estão apresentados separadamente.

(a) 10 QTLs e ausência de dominância

Na Tabela 25 são apresentadas as médias populacionais, variâncias genéticas e ganho realizados com a seleção em cada ciclo para os três processos seletivos SRF, MAS e COMB. Estes resultados referem-se à média de cinco repetições.

Com altos valores de herdabilidade (0,750 e 0,500) os ganhos com a seleção para os três processos no primeiro ciclo, foram praticamente os mesmos. Com o avanço

dos ciclos e consequentemente com a redução do desequilíbrio de ligação, os ganhos com a seleção assistida (MAS) foram relativamente menores do que os demais processos (SRF e COMB).

Nas Figuras 1 e 2, estes resultados puderam facilmente ser visualizados. Observou-se que no primeiro ciclo os ganhos foram os mesmos. Com o avanço dos ciclos houve um maior distanciamento da SRF e COMB da MAS. Em todos os casos, os ganhos obtidos nos processos de SRF e COMB foram praticamente os mesmos.

Com herdabilidade de 0,250 a seleção assistida (MAS) apresentou ganho superior, no primeiro ciclo, em relação aos demais processos. Porém com a redução no desequilíbrio de ligação nos ciclos posteriores a eficiência reduziu drasticamente. Comparando-se a COMB com a SRF, observou-se que, novamente, houve um equilíbrio entre os valores das médias populacionais após cinco ciclos. No entanto, nos primeiros ciclos houve uma maior tendência da COMB apresentar maiores ganhos. Na Figura 3, observou-se que a MAS apresentou médias populacionais superiores até o ciclo 2, onde com menores ganhos não conseguiu acompanhar o desempenho dos processos de SRF e COMB.

Com o maior ganho apresentado no primeiro ciclo (7,7), a seleção combinada (COMB), apesar de ter obtido ganhos inferiores nos ciclos intermediários, ainda conseguiu apresentar médias populacionais maiores nos

demaís ciclos, como pode ser visto na Figura 3.

Com menores níveis de herdabilidade ($h^2=0,125$), houve um maior discernimento entre os três processos seletivos. A MAS apresentou maiores ganhos nos dois primeiros ciclos seletivos (Tabela 25). A seleção combinada (COMB), apresentou ganhos intermediários entre a SRF e MAS nos dois primeiros e maiores ganhos nos três últimos ciclos, como pode ser visto na Tabela 25 e Figura 4. Neste caso, a SRF apresentou desempenho geral pior, apesar de nos três últimos ciclos ter apresentado ganhos maiores.

Considerando um ganho linear dos três processos seletivos com o avanço dos ciclos, os valores médios estimados e seus erros padrão (EP) são apresentados na Tabela 29. Nesta situação, com $h^2=0,750$ e $h^2=0,500$, os valores médios estimados foram, respectivamente de 6,14 e 5,83 para SRF, de 4,91 e 4,77 para MAS e 6,04 e 5,73 para COMB. Eles diferiram entre si ($P<0,05$), como pode ser observado pelos testes de hipótese apresentados na Tabela 30.

Com $h^2=0,250$ os processos apresentaram diferenças quanto ao seu ganho médio linear dos processos de SRF (5,01) e COMB (5,13) em relação a MAS (4,17) (Tabela 30). Este resultado mostrou que este último processo foi menos eficiente que os demais (SRF e COMB), que não diferiram entre si ($P<0,05$). No entanto, com $h^2=0,125$, o processo de SRF com ganho de 3,25 e o MAS com

ganho de 3,46, não diferiram entre si ($P < 0,05$). Neste caso a seleção combinada (COMB) foi estatisticamente ($P < 0,05$) superior aos outros dois.

De uma forma geral, observou-se que com o decréscimo da herdabilidade a seleção assistida (MAS) e combinada (COMB), foram mais eficientes que a SRF no primeiro ciclo e que com a redução do desequilíbrio de ligação a seleção combinada (COMB) foi tão eficiente ($h^2 \geq 0,250$) ou mais eficiente ($h^2 = 0,125$) do que os demais processos.

(b) 10 QTLs e presença de dominância

Na presença de dominância e na ausência de ligação entre os QTLs, os ganhos com os três processos seletivos foram calculados. Os resultados médios de cinco repetições são apresentados nas Tabelas 26, 29 e 30 e Figuras 5, 6, 7 e 8. Na Tabela 26, observou-se que com o decréscimo da h^2 , a eficiência da MAS em relação a SRF no primeiro ciclo aumentou consideravelmente. O ganho obtido no primeiro ciclo para $h^2 = 0,750$ foi de 9,7 contra 8,9, para $h^2 = 0,500$ foi de 9,4 contra 8,1, para $h^2 = 0,250$ foi de 8,0 contra 4,7 e para $h^2 = 0,125$ foi de 6,4 contra 5,6. Os ganhos da MAS foram maiores do que a SRF até no segundo ciclo com $h^2 = 0,750$, 0,500 e 0,125. Nos demais ciclos o ganho foi

menor, devido à diminuição do desequilíbrio de ligação.

A seleção combinada (COMB) apresentou ganhos superiores à SRF nos primeiros ciclos em todos os níveis de herdabilidade, e menores ganhos nos últimos ciclos com herdabilidade mais elevadas e maiores ganhos em todos os ciclos com herdabilidades menores (0,250 e 0,125) (Tabela 26). Com herdabilidades menores a COMB e a MAS apresentaram resultados semelhantes nos primeiros ciclos (Figuras 7 e 8).

Os ganhos médios obtidos com a seleção recorrente fenotípica (b_F), seleção assistida (b_M) e seleção combinada (b_C), estão apresentados na Tabela 29. Com $h^2=0,750$ os métodos não apresentaram ganhos médios diferentes entre si (Tabela 30). Com $h^2=0,500$ o ganho médio da COMB (Tabela 29) foi superior ao da seleção assistida (MAS). Para os demais níveis de herdabilidade a SRF e a MAS apresentaram ganhos semelhantes (Tabela 29 e 30), no entanto, ambas foram superadas pela seleção combinada ($P<0,01$). Novamente, com baixos níveis de herdabilidade o método de seleção recorrente fenotípica foi superado pelo método COMB, proposto por LANDE & THOMPSON (1990).

(c) 100 QTLs e ausência de dominância

Com altos valores de herdabilidade ($h^2=0,750$), os ganhos da seleção assistida (MAS) e combinada (COMB), superaram o da seleção fenotípica (SRF)

no primeiro ciclo (Tabela 27). Com o avanço dos ciclos a SRF superou os demais processos. A média populacional no último ciclo foi superior (712,4) a da MAS (681,7) e a da COMB (704,6).

Com $h^2=0,500$ a eficiência em um ciclo, dos processos que envolvem informações dos marcadores, foi também maior. Neste caso, a média populacional ao final dos cinco ciclos, foi maior para COMB (697,3) em relação a da SRF (693,1) e a da MAS (665,3). A variabilidade genética com estes elevados níveis de herdabilidade (0,750 e 0,500), apresentou altos valores após cinco ciclos, mostrando que as populações ainda tinham potencial para serem melhoradas (Tabela 27). Com QTLs independentes, na presença ou não de dominância, as variâncias genéticas praticamente tinham se esgotado após os cinco ciclos (Tabelas 25 e 26).

Com $h^2=0,250$ e $h^2=0,125$, a mesma tendência foi observada, destacando-se a eficiência mais evidenciada da seleção combinada em relação a SRF. Nas Figuras 11 e 12, observou-se que até os ciclos 2 ou 3 a seleção assistida (MAS) apresentou maior eficiência em relação a seleção fenotípica. A partir destes ciclos a seleção recorrente fenotípica (SRF) superou a MAS. Isto era esperado com a redução do desequilíbrio de ligação.

Os ganhos médios apresentaram maior valor para seleção combinada com herdabilidade de 0,500 ou menos. Os menores valores encontrados foram da MAS, em todos os níveis de herdabilidade (Tabela 29). A eficiência da SRF em

relação a MAS reduziu com o decréscimo da herdabilidade. O teste da hipótese ($H_0^{(2)}: b_F=b_M$), demonstrou uma queda na significância com o decréscimo da herdabilidade (Tabela 30). A seleção combinada (COMB) só apresentou efeito significativo em relação a SRF com $h^2=0,250$ ($P<0,05$), porém em todos os níveis de herdabilidade superou a MAS ($P<0,01$).

(d) 100 QTLs na presença de dominância

Nesta situação, no primeiro ciclo, a seleção assistida (MAS) apresentou os maiores ganhos para todos os níveis de herdabilidade (Tabela 28). Sendo mais eficiente seu efeito nos casos de herdabilidades menores (0,250 e 0,125). A eficiência da seleção combinada (COMB), nos cinco ciclos pode ser observada nas Figuras 13, 14, 15 e 16 e na Tabela 28. Em todos os casos, no final dos cinco ciclos, a população submetida a seleção combinada, apresentou média superior aos demais processos (SRF e MAS). Com h^2 inferior ou igual a 0,250 a sua eficiência foi evidenciada.

Com $h^2=0,125$, observou-se que a seleção assistida (MAS) nos ciclos 4 e 5, apresentou uma redução na média populacional, ou seja, um ganho genético negativo, reduzindo a frequência de alelos favoráveis. Este fato deve ter ocorrido em função da ocorrência de recombinação, alterando os escores dos marcadores do índice de seleção,

de tal forma a prejudicar a seleção das plantas com alelos favoráveis e ocasionando a seleção das plantas com alelos desfavoráveis.

Os ganhos médios com a seleção nos cinco ciclos foram maiores em todas os níveis de herdabilidade para seleção combinada (COMB). O ganho médio da MAS apresentou os menores valores em todas as situações (Tabela 29). Apesar deste fato, a única situação que conseguiu diferenciar significativamente os ganhos, foi a de herdabilidade de 0,125 (Tabela 30). Neste caso, a COMB superou significativamente ($P < 0,05$) a SRF e a MAS ($P < 0,01$). Estes resultados evidenciaram, em todas as situações estudadas, a maior eficiência da COMB.

A comparação da resposta com a seleção da COMB com relação a da SRF, mostraram algumas das condições necessárias para justificar o uso da mesma. A resposta com a SRF para características com herdabilidade acima de 0,20 foi no máximo igual à resposta com a COMB, seja com 10 ou 100 genes na presença ou ausência de dominância e para h^2 menor que 0,25 a eficiência da COMB foi comprovadamente superior.

O valor da COMB e da MAS para características quantitativas depende de quanto mais eficiente os procedimentos forem em relação a SRF em termos dos seus ganhos por ano. Para comparar os sistemas de seleção, algumas pressuposições foram realizadas, utilizando-se espécies alógamas anuais, como por exemplo o

milho . Primeiro, foi assumido que as investigações para determinar as ligações marcadores e QTLs, foram feitas nas progênies $F_{2:3}$, portanto, as seleções baseadas na MAS e COMB, foram atrasadas em 1 ano para iniciar. Segundo, assumiu-se que a SRF foi substituída por um sistema que permitisse avaliar com maior precisão o fenótipo da planta, ou seja, através do teste de sua progênie. Desta forma, requer-se 2 anos/ciclo (para autofecundar, cruzamentos teste, avaliação e recombinação) e a MAS meio ano/ciclo de seleção. Desde que os genótipos dos marcadores não sejam afetados pelo ambiente a MAS pode ser conduzida em casa de vegetação e com a execução de 2 ciclos/ano, pois as plantas podem ser avaliadas em estado juvenil para os genótipos marcadores e selecionadas. Na COMB a informação do valor fenotípico é requerida e 2 anos/ciclo são necessários, como na SRF.

Com estas pressuposições, a resposta com a seleção com a MAS, em todos os modelos genéticos adotados, ao final de cinco ciclos, foi superior, variando de 1,85 a 3,17 vezes o valor do ganho/ano médio da SRF. Em média a SRF atingiu o máximo alcançado pela MAS em cinco ciclos, entre o ciclo 3 e 4. Isto equivale de seis a oito anos para atingir o ganho total de cinco ciclos pela MAS, que corresponde a 3,5 anos. Estes resultados estão de acordo com os apresentados por EDWARDS & PAGE (1994). No entanto, vale salientar que o presente trabalho considerou grupos de ligações mais complexos, envolvendo múltiplos QTLs e

---

marcadores sobre o mesmo e modelos que consideraram efeitos de dominância, o que não foi adotado pelos autores citados anteriormente.

A distância média em frequência de recombinação dos QTLs com o marcador mais próximo nas quatro situações foram 0,057 M com 10 QTLs e ausência de dominância, 0,052 M com 10 QTLs e presença de dominância, 0,068 M com 100 QTLs e ausência de dominância, 0,064 M com 100 QTLs e presença de dominância. Com $h^2=0,500$ e 10 QTLs na ausência ou presença de dominância são necessários seis anos para a SRF atingir o ganho acumulado em 3,5 anos pela MAS e com 100 QTLs na presença ou ausência de dominância, pouco mais de seis anos. O maior benefício da MAS é a aceleração da resposta com a seleção com dois ciclos conduzidos por ano e principalmente, se comparada diretamente com a seleção massal após florescimento, o ganho é dobrado, além do que a avaliação fenotípica deixa de ser uma necessidade, principal fraqueza do método. Estes resultados concordam com os obtidos por EDWARDS & PAGE (1994) e com os de ZHANG & SMITH (1992, 1993) em modelos desenvolvidos para animais com $r=0,147$ M (frequência de recombinação média entre os QTLs e o marcador vizinho mais próximo).

Destaca-se a importância da MAS quando o processo é empregado em plantas perenes, como por exemplo o eucalipto, que podem ser avaliadas (molecularmente) no viveiro, tomando-se amostras do seu DNA. As plantas

selecionadas, seriam levadas para o campo de recombinação. Este processo evitaria a formação de clareiras extensas que limitam, do ponto de vista prático, a realização de um bom processo de recombinação no próprio experimento, nos processos convencionais. A maior vantagem neste caso é a redução do tempo gasto para se efetuar um ciclo seletivo.

O custo é um fator a ser considerado ao se avaliar o genótipo dos marcadores para cada planta, principalmente em populações com 400 ou mais plantas, como o caso do presente trabalho. Este custo ponderado pelos benefícios deve ser criteriosamente avaliado, para poder ser empregado rotineiramente no melhoramento de plantas alógamas. Como foi visto, a eficiência da MAS, após três ciclos seletivos, reduz drasticamente com diminuição do desequilíbrio de ligação pela ocorrência de recombinação entre QTL-marcador. Portanto, um processo em que no quarto ciclo fosse reestimada a ligação marcador-QTL, com atraso de 1 ano para se avaliar os fenótipos, seria recomendável.

5. CONCLUSÕES

a. A simulação computacional se constituiu num importante instrumento no estudo e no entendimento das relações dos marcadores com os caracteres quantitativos e na avaliação da eficiência da seleção assistida por marcadores;

b. O mapeamento de QTLs foi realizado com a mesma precisão, considerando-se os métodos de análise de variância e análise de regressão não linear (KNAPP et al., 1990) usando marcadores flanqueadores. Além do que, as estimativas do parâmetro de recombinação entre um dos marcadores flanqueadores e o QTL, um importante parâmetro do mapeamento, apresentaram grandes erros. Desta forma, os métodos de análise de variância devem ser preferidos, pois consomem menos tempo de computação devido a não necessitar de processos iterativos;

c. A análise de regressão linear múltipla, utilizando-se o processo de seleção de marcadores (Backward), foi o método mais eficiente para estimação dos efeitos genotípicos associados aos marcadores e mapeamento dos QTLs;

d. Nenhum dos métodos permitiu diferenciar entre uma forte ligação (marcador-QTL) com pequeno efeito genotípico do poligene de uma fraca ligação com grande efeito do loco;

e. Marcadores situados no mesmo grupo de ligação, detectam a soma dos efeitos genotípicos dos QTLs, situados no mesmo, ponderados por $(1-2r)$ para o efeito genotípico aditivo e $(1-2r)^2$ para o efeito genotípico de dominância. O efeito de QTLs ou grupos de QTLs para detecção através de um marcador específico é proporcional à frequência de recombinação entre eles e a magnitude de seus efeitos genotípicos;

f. Com o aumento do número de genes controlando a característica quantitativa, houve um aumento da probabilidade de se detectar significativamente ($P < 0,05$) marcadores ligados aos QTLs. No entanto, marcadores de um mesmo grupo de ligação, em muitos casos, foram responsáveis por informações redundantes, não sendo detectados;

g. O tamanho populacional de 400 plantas F_2 foi adequado, pois permitiu, mesmo com baixos níveis de herdabilidade ($h^2 = 0,125$), que os marcadores ligados aos QTLs com $r < 0,10$, fossem detectados ($P < 0,05$) na maioria dos casos;

h. A análise de variância dos marcadores tomados 2 a 2 permitiu aceitar a hipótese verdadeira de ausência de epistasia em 95,31% dos casos. As situações em que esta hipótese foi rejeitada (4,69%), refere-se a

probabilidade de se cometer o erro tipo I, a qual se encontra dentro do valor esperado de 5%, mostrando a possibilidade de utilização satisfatória da técnica na aceitação da hipótese de ausência de epistasia, quando ela for verdadeira;

i. A seleção combinada (COMB) foi, dentre os processos de seleção empregados, o mais eficiente. Esta eficiência de maneira geral aumentou com o decréscimo da herdabilidade;

j. Com o avanço dos ciclos seletivos e consequentemente com a redução do desequilíbrio de ligação, houve uma redução da eficiência da seleção assistida por marcadores (MAS). Porém, quando foi considerado o ganho médio por ano, a resposta da MAS foi superior em 1,85 a 3,17 vezes, ao ganho da SRF, considerando todos os modelos genéticos simulados.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABBO, S.; LADIZINSKY, G. & WEEDEN, N.F. Genetic analysis and linkage study of seed weight in lentil. *Euphytica*, Wageningen, 58(3):259-266, 1992.
- ALLARD, R.W. Formulas and tables to facilitate the calculation of recombination values in heredity. *Hilgardia*, Berkeley, 24(10):234-279, 1956.
- 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, 34:882-896, 1994.
- BECKMANN, J.S. & SOLLER, M. Restriction fragment length polymorphisms in varietal identification and genetic improvement: methodologies, mapping and costs. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, 67:35-43, 1983.

- BECKMANN, J.S. & SOLLER, M. Restriction fragment length and genetic improvement of agricultural species. *Euphytica*, Wageningen, 35:11-124, 1985.
- BECKMANN, J.S. & SOLLER, M. Detection of linkage between marker loci and loci affecting quantitative traits in crosses between segregating populations. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, 76:228-236, 1988.
- BEEK, S.V.D. & ARENDONK, J.A.M.V. Criteria to optimize designs for detection and estimation of linkage between marker loci from segregating populations containing several families. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, 86:269-280, 1993.
- CARBONELL, E.A.; ASINS, M.J.; BASELGA, M.; BALANSARD, E. & GERIG, T.M. Power studies in the estimation of genetic parameters and the localization of quantitative trait loci for backcross and doubled haploid populations. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, 86:411-416, 1993.
- CASALI, V.W.D. & TIGCHELAAR, E.C. Computer simulation studies comparing pedigree, bulk, and single seed descent selection in self pollinated populations. *J. Amer. Hort. Sci.* 100(4):364-367, 1975.

- CHALMERS, K.J.; WAUGH, R.; SPRENT, J.I.; SIMONS, A.J. & POWELL, W. Detection of genetic variation between and within populations of *gliricidia sepium* and *G. maculata* using RAPD markers. *Heredity*, 69:465-472, 1992.
- DARVASI, A. & SOLLER, M. Selective genotyping for determination of linkage between a marker locus and a quantitative traits locus. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, 85:353-359, 1992.
- DRAPER, N.R. & SMITH, H. *Applied regression analysis*. John Wiley, 2th edition, New York, USA, 1981, 709pp.
- EDWARDS, M.D. & PAGE, N.J. Evaluation of marker-assisted selection through computer simulation. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, 88:376-382, 1994.
- EDWARDS, M.D.; STUBER, C.W. & WENDEL, J.F. Molecular-marker facilitated investigation of quantitative-trait loci in maize. I. Numbers, genomic distribution and types of gene action. *Genetics*, Baltimore, 116:113-125, 1987.
- FEHR, W.R. Genetic contributions to yield gains of five major crop plants, Special publ. no. 7. Crop Science Society of America. Madison, Wisc., 1984. 252p.

FRASER, A.S. Simulation of genetic systems by automatic digital computers. I. Introduction. *Aust. J. Biol. Sci.* **10**:484-491, 1957a.

FRASER, A.S. Simulation of genetic systems by automatic digital computers. II. Effects of linkage on rates of advance under selection. *Aust. J. Biol. Sci.* **10**:492-499, 1957b.

GALLANT, A.R. *Nonlinear statistical models*. John Wiley & Sons, New York, USA, 1987, 610pp.

GERLOFF, J.E. & SMITH, O.S. Choice of method for identifying germoplasm with superior alleles. 1. Theoretical results. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, **76**:209-216, 1988a.

GERLOFF, J.E. & SMITH, O.S. Choice of method for identifying germoplasm with superior alleles. 2. Computer simulation results. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, **76**:217-227, 1988b.

HALDANE, J.B.S. The combination of linkage values and the calculation of distances between the loci of linked factors. *J. Genet.* **8**:299-309, 1919.

HALEY, C.S. & KNOTT, S.A. A simple regression method for mapping quantitative trait loci in line crosses using flanking markers. *Heredity*, **69**: 315-324, 1992.

HALEY, C.S.; KNOTT, S.A. & ELSEN, J.M. Mapping quantitative trait loci in crosses between outbred lines using least squares. *Genetics*, Baltimore, **136**: 1195-1207, 1994.

HALLAUER, A.R & MIRANDA FILHO, J.B. *Quantitative genetics in maize breeding*. Ames, Iowa State University Press, 1988, 468p.

HAVEY, M.J. & MUEHLBAUER, F.J. Linkages between restriction fragment length, isozyme, and morphological markers in lentil. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, **77**:395-401, 1989.

JANSEN, R.C. A general mixture model for mapping quantitative trait loci by using molecular markers. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, **85**:252-260, 1992.

JANSEN, R.C. Interval mapping of multiple quantitative trait loci. *Genetics*, Baltimore, **135**:205-211, 1993.

JAYAKAR, S.D. On the detection and estimation of linkage between a locus influencing a quantitative character and a marker locus. *Biometrics*, Raleigh, 26:451-464, 1970.

JENSEN, J. Estimation of recombination parameters between a quantitative trait locus (QTL) and two marker gene loci. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, 78: 613-618, 1989.

KNAPP, S.J. Using molecular markers to map multiple quantitative trait loci: models for backcross, recombinant inbred, and double haploid progeny. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, 81:333-338, 1991.

KNAPP, S.J.; BRIDGES Jr., W.C. & BIRKES, D. Mapping quantitative trait loci using molecular marker linkage maps. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, 79: 583-592, 1990.

KOSAMBI, D.D. The estimation of map distance from recombination values. *Ann. Eugen.* 12:172-175, 1944.

LANDE, R. & THOMPSON, R. Efficiency of marker-assisted selection in improvement of quantitative traits. *Genetics*, Baltimore, 124(3):743-756, 1990.

LANDER, E.S. & BOTSTEIN, D. Mapping complex genetic traits in humans: new methods using a complete RFLP linkage map. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 51:49-62, 1986.

LANDER, E.S. & BOTSTEIN, D. Mapping mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. *Genetics*, Baltimore, 121:185-199, 1989.

LAW, C.N. The location of genetic factors controlling a number of quantitative characters in wheat. *Genetics*, Baltimore, 56:445-461, 1967.

LI, M.D. & ENFIELD, F.D. A computer simulation evaluation of the role of mutations in finite populations on the response to directional selection: the generation required to attain maximum genetic variance. *Theoretical and Applied Genetics*, 84:995-1001, 1992.

MORENO-GONZALEZ, J. Estimates of marker-associated QTL effects in Monte-Carlo backcross generations using multiple regression. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, 85:423-434, 1992a.

MORENO-GONZALEZ, J. Genetic models to estimates additive and non-additive effects of marker-associated QTL using multiple regression techniques. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, **85**:435-444, 1992b.

MORENO-GONZALEZ, J. Efficiency of generations for estimating marker-associated QTL effects by multiple regression. *Genetics*, Baltimore, **135**:223-231, 1993.

NEUMANN, P.E. Two-locus linkage analysis using recombinant inbred strains and Bayes' theorem. *Genetics*, Baltimore, **126**:277-284, 1990.

PATERSON, A.H.; DAMON, S.; HEWITT, J.D.; ZAMIR, D.; RABINOWITCH, H.D.; LINCOLN, S.E.; LANDER, E.S. & TANKSLEY, S.D. Mendelian factors underlying quantitative traits in tomato: comparison across species, generation, and environments. *Genetics*, Baltimore, **127**:181-197, 1991.

PATERSON, A.H.; DeVERNA, J.W.; LANINI, B. & TANKSLEY, S.D. Fine mapping of quantitative trait loci using selected overlapping recombinant chromosomes, in an interspecies cross of tomato. *Genetics*, Baltimore, **124**:735-742, 1990.

- SILVER, J. Confidence limits for estimates of gene linkage based on analysis of recombinant inbred strains. *The Journal of Heredity*, Baltimore, 76:436-440, 1985.
- SIMPSON, S.P. Detection of linkage between quantitative trait loci and restriction fragment length polymorphisms using inbred lines. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, 77:815-819, 1989.
- SOUZA Jr., C.L. de Genetic variances of molecular markers of F_2 and related populations. *Revista Brasileira de Genética*, Ribeirão Preto, 15, 4, 913-926, 1992.
- SOUZA Jr., C.L. Sample size required to detect linkage between a marker and QTL. *Revista Brasileira de Genética*, Ribeirão Preto, 16, 2, 419-430, 1993.
- STUBER, C.W.; EDWARDS, M.D. & WENDEL, J.F. Molecular marker-facilitated investigations of quantitative trait loci in maize. II. Factors influencing yield and its component traits. *Crop Science*, Madison, 27:639-648, 1987.
- STUBER, C.W.; GOODMAN, M.M. & MOLL, R.H. Improvement of yield and ear number resulting from selection at allozyme loci in a maize population. *Crop Science*, Madison, 22:737-740, 1982.

STUBER, C.W.; MOLL, R.H.; GOODMAN, M.M.; SCHAFFER, H.E. & WEIR, B.S. Allozyme frequency changes associated with selection for increased grain yield in maize (*zea mays* L.). *Genetics*, Baltimore, **95**:225-236, 1980.

SUITER, K.A.; WENDEL, J.F. & CASE, J.S. LINKAGE-1: a PASCAL computer program for detection and analysis of genetic linkage. *The Journal of Heredity*, Baltimore, **74**:203-204, 1983.

TANKSLEY, S.D. Mapping polygenes. *Annual Rev. Genet.* Palo Alto, **27**:205-233, 1993.

TANKSLEY, S.D.; MEDINA-FILHO, H. & RICK, C.M. Use of naturally-occurring enzyme variation to detect and map genes controlling quantitative traits in a interespecific backcross of tomato. *Heredity*, **49**(1):11-25, 1982.

TULSIERAM, L.; COMPTON, W.A.; MORRIS, R.; THOMAS-COMPTON, M. & ESKRIDGE, K. Analysis of genetic recombination in maize populations using molecular markers. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, **84**:65-72, 1992.

- VALLEJOS, C.E. & CHASE, C.D. Linkage between isozyme markers and a locus affecting seed size in *Phaseolus vulgaris* L. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, **81**:413-419, 1991.
- VAN OOIJEN, J.W. Accuracy of mapping quantitative trait loci in autogamous species. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, **84**: 803-811, 1992.
- WEBB, D.M.; KNAPP, S.J. & TAGLIANI, L.A. Restriction fragment length polymorphism and allozyme linkage map of *Cuphea lanceolata*. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, **83**:528-532, 1992.
- WEEDEN, N.F. Chromosomal organization and gene mapping. In: MURRAY, D.R. Advanced methods in plant breeding and biotechnology. University of Sydney. Sydney, Australia. 1991, 365p.
- WEEKS, D.E.; OTT, J. & LATHROP, G.M. Detection of genetic interference: simulation studies and mouse data. *Genetics*, Baltimore, **136**: 1217-1226, 1994.
- WELLER, J.I. Maximum likelihood techniques for the mapping and analysis of quantitative trait loci with the aid of genetic markers. *Biometrics*, Raleigh, **42**(2):627-640, 1986.

- WELLER, J.I. & WYLER, A. Power of different sampling strategies to detect quantitative trait loci variance effects. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, **83**:582-588, 1992.
- ZEHR, B.E.; DUDLEY, J.W. & CHOJECKI, J. Some practical considerations for using RFLP markers to aid in selection during inbreeding of maize. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, **84**(5/6):704-708, 1992.
- ZHANG, X.F.; MOSJIDIS, J.A. & HU, Z.L. Methods for detection and estimation of linkage between a marker locus and a quantitative trait loci. *Plant Breeding*, **109**(1):35-39, 1992.
- ZHANG, W. & SMITH, C. Computer simulation of marker-assisted selection utilizing linkage disequilibrium. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, **83**:813-820, 1992.
- ZHANG, W. & SMITH, C. Simulation of marker-assisted selection utilizing linkage disequilibrium: the effects of several additional factors. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, **86**:492-496, 1993.

TABELAS

TABELA 2. Efeitos genotípicos estimados na análise de variância para os locos marcadores, seus erros padrão (EP) e significância do modelo, obtidos em uma população F2, em uma característica controlada por 10 QTL com diferentes níveis de herdabilidade e sem dominância.

Marc	$h^2 = 0,750$					$h^2 = 0,500$				
	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign
1	1,49	0,55	-1,55	0,79	**	0,69	0,66	-1,43	0,95	ns
2	1,76	0,57	-0,92	0,79	**	0,43	0,69	-0,77	0,95	ns
3	2,52	0,56	0,02	0,79	**	1,77	0,68	-0,48	0,95	*
4	2,34	0,55	0,46	0,79	**	2,19	0,66	-1,31	0,94	**
5	1,87	0,55	1,30	0,79	**	1,99	0,66	1,05	0,94	**
Marc	$h^2 = 0,250$					$h^2 = 0,125$				
	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign
1	-0,18	0,92	-2,30	1,33	ns	3,11	1,38	-3,53	1,99	*
2	1,05	0,96	-1,51	1,33	ns	3,46	1,41	-6,85	1,97	**
3	1,54	0,95	-0,36	1,33	ns	3,71	1,42	-3,89	1,99	**
4	1,38	0,93	1,53	1,33	ns	2,25	1,40	-1,80	2,01	ns
5	0,89	0,93	0,94	1,33	ns	2,90	1,40	-0,64	2,00	ns
Marc	$h^2 = 0,750$					$h^2 = 0,500$				
	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign
6	-2,28	0,55	0,05	0,79	**	-1,37	0,66	-0,58	0,95	ns
7	-2,61	0,55	1,67	0,78	**	-1,86	0,66	1,17	0,95	**
8	-2,52	0,55	1,44	0,78	**	-1,72	0,67	0,35	0,95	*
9	-1,56	0,55	1,24	0,79	**	-1,33	0,66	1,13	0,95	ns
10	-1,03	0,55	1,23	0,80	*	-0,73	0,66	0,56	0,96	ns
Marc	$h^2 = 0,250$					$h^2 = 0,125$				
	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign
6	-2,10	0,92	-0,13	1,33	ns	-2,75	1,39	-0,67	2,01	ns
7	-2,70	0,93	1,62	1,32	**	-1,92	1,41	3,41	2,00	ns
8	-1,84	0,94	2,64	1,32	*	-0,34	1,43	0,49	2,02	ns
9	-1,27	0,92	2,60	1,33	*	-3,25	1,38	0,22	2,00	ns
10	-1,11	0,91	2,03	1,33	ns	1,05	1,38	0,76	2,01	ns
Marc	$h^2 = 0,750$					$h^2 = 0,500$				
	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign
11	1,32	0,58	1,08	0,80	*	0,88	0,69	1,77	0,95	ns
12	1,39	0,58	0,84	0,80	*	0,54	0,69	1,71	0,95	ns
13	2,61	0,56	1,19	0,78	**	1,86	0,68	0,37	0,95	*
14	2,67	0,56	0,32	0,78	**	2,07	0,67	1,40	0,94	**
15	2,07	0,56	1,01	0,79	**	1,65	0,67	-0,16	0,95	*

TABELA 2. Efeitos genotípicos estimados na análise de variância para os locos marcadores, seus erros padrão (EP) e significância do modelo, obtidos em uma população F2, em uma característica controlada por 10 QTL com diferentes níveis de herdabilidade e sem dominância.

$h^2 = 0,250$						$h^2 = 0,125$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
11	1,68	0,96	1,26	1,33	ns	0,52	1,45	-3,14	2,01	ns	
12	0,91	0,96	1,50	1,34	ns	0,30	1,45	-3,69	2,01	ns	
13	1,46	0,96	1,68	1,33	ns	2,44	1,44	-1,69	2,01	ns	
14	2,13	0,95	-1,31	1,33	*	1,06	1,44	-0,18	2,01	ns	
15	1,38	0,94	0,07	1,33	ns	-0,13	1,42	-2,47	2,01	ns	
$h^2 = 0,750$						$h^2 = 0,500$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
16	1,58	0,58	-0,18	0,80	*	1,71	0,69	-1,02	0,95	*	
17	3,23	0,57	-1,15	0,77	**	3,99	0,68	-1,82	0,92	**	
18	3,01	0,56	-2,43	0,77	**	4,15	0,66	-1,55	0,91	**	
19	2,17	0,55	-0,30	0,79	**	2,11	0,65	-1,08	0,94	**	
20	1,96	0,54	-0,81	0,79	**	2,09	0,65	-1,06	0,94	**	
$h^2 = 0,250$						$h^2 = 0,125$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
16	1,40	0,97	-0,19	1,33	ns	-0,68	1,46	-1,64	2,01	ns	
17	2,82	0,97	-3,07	1,32	**	1,68	1,49	-1,25	2,02	ns	
18	3,07	0,95	-2,63	1,31	**	2,87	1,45	-3,76	2,00	*	
19	1,75	0,92	-2,38	1,32	*	2,61	1,38	-3,65	2,00	*	
20	0,51	0,91	-3,12	1,33	*	0,71	1,38	-0,18	2,02	ns	
$h^2 = 0,750$						$h^2 = 0,500$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
21	-1,56	0,56	-0,03	0,80	*	-2,68	0,66	-0,75	0,94	**	
22	-1,49	0,58	1,00	0,80	**	-2,27	0,69	1,18	0,95	**	
23	-2,14	0,58	0,82	0,79	**	-2,92	0,68	0,30	0,94	**	
24	-2,75	0,55	-0,22	0,78	**	-2,28	0,67	0,31	0,94	**	
25	-3,25	0,56	0,03	0,77	**	-2,57	0,68	0,08	0,94	**	
$h^2 = 0,250$						$h^2 = 0,125$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
21	-0,89	0,94	-0,81	1,34	ns	-2,09	1,41	-2,39	2,02	ns	
22	-0,71	0,97	0,50	1,34	ns	-2,53	1,46	-2,57	2,02	ns	
23	-1,44	0,97	-0,14	1,34	ns	-2,82	1,47	-1,83	2,02	ns	
24	-1,85	0,94	-1,42	1,33	ns	-1,44	1,43	0,42	2,01	ns	
25	-2,37	0,96	-1,64	1,32	*	-3,18	1,45	-0,52	2,00	ns	
$h^2 = 0,750$						$h^2 = 0,500$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
26	1,82	0,54	0,08	0,80	**	1,97	0,64	-0,11	0,95	**	
27	2,24	0,53	0,43	0,79	**	1,67	0,64	0,69	0,95	*	
28	3,15	0,54	0,60	0,77	**	2,70	0,65	-0,08	0,94	**	
29	1,93	0,55	1,19	0,79	**	2,05	0,66	-0,04	0,95	**	
30	1,36	0,54	2,51	0,79	**	2,18	0,65	0,68	0,94	**	

TABELA 2. Efeitos genotípicos estimados na análise de variância para os locos marcadores, seus erros padrão (EP) e significância do modelo, obtidos em uma população F2, em uma característica controlada por 10 QTL com diferentes níveis de herdabilidade e sem dominância.

Marc	$h^2 = 0,250$					$h^2 = 0,125$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
26	1,94	0,90	-0,25	1,33	ns	3,69	1,35	1,72	2,00	*
27	1,95	0,90	-0,53	1,33	ns	2,35	1,35	-0,20	2,02	ns
28	2,33	0,92	-0,06	1,33	*	3,95	1,39	0,29	2,00	*
29	1,07	0,93	-0,24	1,34	ns	3,12	1,39	-0,90	2,00	ns
30	0,84	0,92	2,31	1,33	ns	1,83	1,39	0,50	2,01	ns
Marc	$h^2 = 0,750$					$h^2 = 0,500$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
31	-1,70	0,57	-1,11	0,80	**	-2,31	0,67	-1,83	0,94	**
32	-1,86	0,57	-1,71	0,79	**	-2,43	0,67	-1,93	0,94	**
33	-1,16	0,56	-1,12	0,80	*	-1,28	0,66	-0,52	0,95	ns
34	-2,20	0,56	-0,07	0,79	**	-2,48	0,67	-0,05	0,94	**
35	-1,77	0,57	-0,76	0,80	**	-1,88	0,67	-1,04	0,95	*
Marc	$h^2 = 0,250$					$h^2 = 0,125$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
31	-1,44	0,95	1,32	1,33	ns	-1,96	1,44	0,80	2,02	ns
32	-2,61	0,95	0,59	1,33	*	-1,84	1,44	1,42	2,02	ns
33	-1,27	0,93	0,41	1,33	ns	-1,93	1,40	-1,37	2,01	ns
34	-2,09	0,94	2,85	1,32	**	-2,67	1,43	1,26	2,01	ns
35	-0,09	0,95	1,10	1,34	ns	-1,15	1,43	-1,19	2,02	ns
Marc	$h^2 = 0,750$					$h^2 = 0,500$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
36	2,27	0,57	0,58	0,79	**	2,11	0,69	0,09	0,95	**
37	2,24	0,57	0,76	0,79	**	2,26	0,68	-0,42	0,94	**
38	3,72	0,55	0,80	0,76	**	3,54	0,66	1,20	0,92	**
39	3,20	0,58	1,01	0,78	**	2,90	0,70	0,22	0,94	**
40	2,62	0,55	1,87	0,78	**	1,62	0,67	0,33	0,95	*
Marc	$h^2 = 0,250$					$h^2 = 0,125$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
36	2,42	0,96	1,30	1,32	*	2,81	1,46	0,01	2,01	ns
37	1,97	0,96	1,85	1,33	*	2,56	1,45	-1,14	2,01	ns
38	3,03	0,94	1,57	1,32	**	5,53	1,42	-0,92	1,98	**
39	3,83	0,97	1,75	1,31	**	4,54	1,48	3,09	1,99	**
40	2,14	0,93	2,91	1,32	**	4,20	1,40	0,82	1,99	**
Marc	$h^2 = 0,750$					$h^2 = 0,500$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
41	1,09	0,55	-0,75	0,81	ns	0,85	0,65	-1,05	0,96	ns
42	1,74	0,55	-0,63	0,80	**	1,67	0,65	-0,34	0,95	*
43	1,76	0,55	0,19	0,80	**	2,18	0,66	0,24	0,95	**
44	1,29	0,55	-0,63	0,80	*	1,72	0,66	-0,71	0,95	*
45	0,66	0,57	-0,88	0,80	ns	1,11	0,67	0,20	0,95	ns

TABELA 2. Efeitos genotípicos estimados na análise de variância para os locos marcadores, seus erros padrão (EP) e significância do modelo, obtidos em uma população F2, em uma característica controlada por 10 QTL com diferentes níveis de herdabilidade e sem dominância.

Marc	$h^2 = 0,250$					$h^2 = 0,125$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
41	1,20	0,90	-3,28	1,33	*	1,61	1,37	-0,44	2,03	ns
42	2,53	0,91	-2,57	1,32	**	2,68	1,38	3,27	2,01	*
43	2,29	0,92	-0,83	1,33	*	3,01	1,39	1,99	2,01	*
44	1,63	0,92	-1,84	1,33	ns	1,57	1,39	-2,08	2,02	ns
45	1,24	0,93	-2,54	1,33	ns	0,94	1,42	2,06	2,01	ns
Marc	$h^2 = 0,750$					$h^2 = 0,500$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
46	1,98	0,55	0,82	0,79	**	1,41	0,66	0,09	0,95	ns
47	2,41	0,55	0,12	0,79	**	1,79	0,67	0,31	0,95	*
48	2,47	0,55	-0,10	0,79	**	1,50	0,66	-0,04	0,95	ns
49	2,35	0,55	-0,37	0,79	**	1,77	0,66	-0,01	0,95	*
50	2,85	0,53	-1,45	0,77	**	2,13	0,65	-0,93	0,94	**
Marc	$h^2 = 0,250$					$h^2 = 0,125$				
	a_i	EP	d_i	EP	SSign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
46	1,07	0,93	2,12	1,33	ns	2,02	1,39	4,27	2,00	*
47	2,77	0,93	0,57	1,32	**	3,17	1,41	1,88	2,00	ns
48	1,86	0,93	2,12	1,33	*	3,71	1,39	1,38	2,00	*
49	1,49	0,93	1,88	1,33	ns	4,94	1,39	0,56	1,98	**
50	2,07	0,91	-0,88	1,33	ns	4,06	1,37	-0,05	1,99	**

TABELA 3. Número de análises de variância que apresentaram F significativo para interação, dos marcadores tomados 2 a 2 em cada nível de herdabilidade, e em cada situação simulada.

Número de QTLs	dominância	h^2	Número de análises com F significativo	Número total de análises
10	SEM	0,750	1	40
10	SEM	0,500	0	40
10	SEM	0,250	1	40
10	SEM	0,125	0	40
10	COM	0,750	3	40
10	COM	0,500	2	40
10	COM	0,250	3	40
10	COM	0,125	2	40
100	SEM	0,750	1	40
100	SEM	0,500	1	40
100	SEM	0,250	3	40
100	SEM	0,125	0	40
100	COM	0,750	1	40
100	COM	0,500	2	40
100	COM	0,250	4	40
100	COM	0,125	6	40
TOTAL	-	-	30	640

TABELA 4. Posição dos QTLs em cada grupo de ligação. Primeira situação: 10 QTLs, com efeitos aditivos diferentes de zero e na ausência de dominância.

Grupo de ligação	Posição QTL	parâmetros a_i	parâmetros d_i	Grupo de ligação	Posição QTL	parâmetros a_i	parâmetros d_i
1	46	2,49	0	6	34	2,68	0
2	34	-3,08	0	7	62	-2,82	0
3	52	2,69	0	8	44	4,17	0
4	29	3,63	0	9	31	2,07	0
5	84	-3,78	0	10	87	3,09	0

TABELA 5. Efeitos genotípicos estimados na análise de regressão não linear (KNAPP et al., 1990) usando marcadores flanqueadores, e seus erros padrão (EP), obtidos em uma população F2, cuja característica é controlada por 10 QTLs, com diferentes níveis de herdabilidade, sem dominância.

Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
1, 2	1,88	0,61	-1,63	0,87	0,74	0,69	-1,61	1,07
2, 3	2,57	0,62	-0,04	0,73	1,31	0,73	-0,19	0,46
3, 4	2,90	0,46	0,25	0,77	2,32	0,72	-1,39	0,94
4, 5	2,48	0,59	0,95	0,86	2,21	0,70	-1,29	0,99
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
1, 2	0,11	0,08	-0,02	0,04	3,61	1,47	-7,56	2,04
2, 3	1,62	1,03	-0,63	1,34	3,30	1,45	-6,50	2,25
3, 4	0,82	0,81	1,30	1,17	3,29	1,43	-3,25	2,09
4, 5	1,38	0,96	1,51	1,46	3,02	1,50	-1,16	1,99
Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
6, 7	-2,56	0,57	1,63	0,72	-1,37	0,60	1,18	0,73
7, 8	-2,96	0,59	2,21	0,85	-2,03	0,72	1,29	1,04
8, 9	-2,57	0,59	1,53	0,83	-1,88	0,73	1,05	1,06
9, 10	-1,66	0,59	1,80	0,88	-1,27	0,68	1,04	0,99
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
6, 7	-2,45	0,94	1,63	1,13	-0,56	1,01	2,49	1,75
7, 8	-2,69	1,01	2,84	1,45	-2,04	1,37	3,02	2,26
8, 9	-1,95	1,02	4,18	1,47	-2,36	1,53	-0,13	0,70
9, 10	-1,45	0,99	3,72	1,47	-1,26	0,80	-0,10	0,19
Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
11, 12	1,62	0,63	1,38	0,89	0,86	0,75	2,52	1,07
12, 13	2,33	0,60	0,98	0,60	1,38	0,74	0,09	0,43
13, 14	3,06	0,60	1,04	0,85	2,23	0,73	1,47	0,97
14, 15	2,88	0,61	0,48	0,85	1,98	0,71	1,40	0,97
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
11, 12	1,70	1,04	0,84	1,14	0,47	1,58	-4,68	2,21
12, 13	1,36	0,97	1,45	1,23	1,51	1,54	0,25	0,69
13, 14	1,17	0,83	-1,21	0,97	2,25	1,50	-1,05	1,70
14, 15	2,25	1,01	-1,44	1,43	-0,24	1,38	-2,11	2,11

TABELA 5. Efeitos genotípicos estimados na análise de regressão não linear (KNAPP et al., 1990) usando marcadores flanqueadores, e seus erros padrão (EP), obtidos em uma população F2, cuja característica é controlada por 10 QTLs, com diferentes níveis de herdabilidade, sem dominância.

Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
16,17	3,08	0,62	-0,96	0,67	3,62	0,73	-1,46	0,75
17,18	3,64	0,61	-2,41	0,84	4,82	0,72	-2,11	1,00
18,19	3,04	0,58	-2,46	0,82	3,60	0,68	-1,17	0,78
19,20	2,51	0,59	-1,22	0,87	2,56	0,71	-1,85	1,03
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
16,17	2,05	0,93	-2,23	1,14	1,21	1,58	-0,03	0,54
17,18	3,43	1,05	-3,52	1,46	2,43	1,23	-2,86	1,74
18,19	3,04	1,01	-3,02	1,46	3,23	1,56	-5,25	2,22
19,20	1,45	0,99	-4,47	1,45	2,14	1,27	-2,03	2,05
Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
21,22	-1,75	0,62	0,81	0,86	-2,93	0,74	-0,57	1,04
22,23	-2,27	0,64	0,87	0,80	-3,27	0,77	0,64	1,02
23,24	-2,96	0,62	0,01	0,79	-3,15	0,74	0,44	1,02
24,25	-3,70	0,61	-0,30	0,83	-2,97	0,75	0,10	1,03
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
21,22	-0,88	1,03	-0,87	1,52	-2,88	1,57	-3,96	2,21
22,23	-1,37	1,09	-0,19	1,13	-3,49	1,65	-3,42	2,30
23,24	-1,94	1,04	-1,52	1,33	-2,16	1,47	-1,42	1,51
24,25	-2,69	1,05	-2,33	1,43	-2,90	1,59	-0,12	1,51
Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
26,27	2,42	0,58	0,47	0,78	2,17	0,70	0,32	1,04
27,28	3,07	0,57	0,68	0,66	2,55	0,69	-0,01	0,74
28,29	3,09	0,58	0,45	0,74	2,85	0,71	-0,17	0,99
29,30	1,86	0,59	2,63	0,84	2,52	0,71	0,55	1,00
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
26,27	2,30	0,98	-0,54	1,44	3,51	1,47	1,86	2,11
27,28	2,49	0,97	-0,73	1,38	3,51	1,45	0,75	1,34
28,29	2,00	0,99	-0,12	0,98	4,25	1,51	-0,24	2,17
29,30	0,10	0,54	1,11	1,01	3,20	1,47	-1,07	1,88

TABELA 5. Efeitos genotípicos estimados na análise de regressão não linear (KNAPP et al., 1990) usando marcadores flanqueadores, e seus erros padrão (EP), obtidos em uma população F2, cuja característica é controlada por 10 QTLs, com diferentes níveis de herdabilidade, sem dominância.

Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i'	EP	d_i'	EP	a_i'	EP	d_i'	EP
31,32	-2,05	0,61	-1,98	0,84	-2,79	0,72	-2,60	1,03
32,33	-1,96	0,61	-1,84	0,89	-2,30	0,72	-1,61	0,97
33,34	-1,96	0,60	0,08	0,57	-2,22	0,72	0,07	0,67
34,35	-2,28	0,60	-0,13	0,83	-2,49	0,72	-0,06	0,95
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i'	EP	d_i'	EP	a_i'	EP	d_i'	EP
31,32	-2,49	1,02	0,33	1,05	-2,19	1,55	1,67	2,19
32,33	-2,74	1,00	0,68	1,29	-2,00	1,55	-1,35	1,97
33,34	-2,04	0,96	2,64	1,28	-2,61	1,52	1,04	1,81
34,35	-1,26	0,89	0,49	0,64	-2,19	1,50	0,81	1,53
Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i'	EP	d_i'	EP	a_i'	EP	d_i'	EP
36,37	2,74	0,63	0,87	0,87	2,64	0,75	-0,58	1,03
37,38	3,59	0,60	0,77	0,65	3,26	0,71	1,21	0,77
38,39	4,17	0,61	1,19	0,85	3,81	0,74	1,21	1,01
39,40	3,61	0,62	1,60	0,87	2,98	0,75	0,08	0,92
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i'	EP	d_i'	EP	a_i'	EP	d_i'	EP
36,37	2,77	1,05	1,59	1,48	3,23	1,60	-1,25	2,23
37,38	3,10	1,03	1,70	1,28	4,91	1,56	-0,68	1,40
38,39	4,23	1,05	2,27	1,41	6,02	1,59	0,06	2,17
39,40	3,95	1,04	2,23	1,44	5,38	1,59	2,53	2,24
Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i'	EP	d_i'	EP	a_i'	EP	d_i'	EP
41,42	1,61	0,59	-0,61	0,64	1,48	0,71	-0,14	0,65
42,43	2,06	0,60	-0,06	0,87	2,27	0,71	0,31	0,90
43,44	1,89	0,60	0,00	0,83	2,35	0,72	0,00	1,02
44,45	1,29	0,61	-0,68	0,86	1,84	0,72	-0,87	1,04
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i'	EP	d_i'	EP	a_i'	EP	d_i'	EP
41,42	2,50	0,98	-3,61	1,39	2,52	1,33	2,87	1,77
42,43	2,76	0,98	-2,74	1,47	3,33	1,50	3,98	2,22
43,44	2,50	1,01	-2,16	1,49	2,22	1,37	1,92	1,76
44,45	1,76	1,03	-3,06	1,47	1,26	1,20	-1,87	2,14

TABELA 5. Efeitos genotípicos estimados na análise de regressão não linear (KNAPP et al., 1990) usando marcadores flanqueadores, e seus erros padrão (EP), obtidos em uma população F2, cuja característica é controlada por 10 QTLs, com diferentes níveis de herdabilidade, sem dominância.

Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
46,47	2,60	0,59	0,49	0,81	1,88	0,72	0,45	0,94
47,48	2,87	0,60	0,19	0,85	1,94	0,72	0,26	1,03
48,49	2,92	0,60	-0,36	0,88	1,99	0,73	-0,12	1,00
49,50	3,08	0,58	-1,72	0,78	2,30	0,71	-1,00	0,94
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
46,47	2,23	1,00	0,01	0,73	2,80	1,51	4,35	2,23
47,48	2,83	1,01	1,41	1,45	4,10	1,52	1,94	2,09
48,49	2,08	1,01	2,57	1,53	5,27	1,53	0,94	1,95
49,50	1,96	0,99	-0,78	1,12	5,33	1,50	0,53	2,16

TABELA 6. Efeitos genotípicos estimados na análise de variância para os locos marcadores, seus erros padrão (EP) e significância do modelo, obtidos em uma população F_2 , cuja característica é controlada por 10 QTLs, com diferentes níveis de herdabilidade e com dominância.

Marc	$h^2 = 0,750$					$h^2 = 0,500$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
1	2,12	0,60	-0,03	0,85	**	2,49	0,73	1,23	1,02	**
2	2,16	0,62	-1,22	0,85	**	2,25	0,76	-1,04	1,03	**
3	3,63	0,59	-2,48	0,82	**	4,21	0,72	-2,02	0,99	**
4	3,28	0,60	-3,25	0,82	**	3,62	0,73	-2,84	1,00	**
5	2,44	0,59	-2,15	0,83	**	3,20	0,71	-2,44	1,00	**
Marc	$h^2 = 0,250$					$h^2 = 0,125$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
1	1,26	1,05	-1,50	1,48	ns	2,78	1,48	1,41	2,08	ns
2	0,83	1,09	-1,95	1,48	ns	3,39	1,52	-3,32	2,07	ns
3	1,63	1,07	-3,34	1,47	*	3,71	1,50	-2,65	2,07	*
4	2,14	1,08	-3,75	1,47	**	5,24	1,51	-2,32	2,05	**
5	2,30	1,03	-4,50	1,45	**	4,44	1,46	-0,76	2,06	**
Marc	$h^2 = 0,750$					$h^2 = 0,500$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
6	1,80	0,59	0,78	0,85	**	2,00	0,71	0,40	1,03	*
7	1,81	0,60	-0,19	0,85	**	2,19	0,72	0,14	1,03	**
8	1,09	0,57	-0,17	0,87	ns	1,18	0,68	0,87	1,04	ns
9	1,47	0,58	-1,15	0,85	*	2,16	0,70	-0,99	1,03	**
10	1,22	0,60	-0,21	0,86	ns	0,81	0,73	-0,62	1,03	ns
Marc	$h^2 = 0,250$					$h^2 = 0,125$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
6	1,98	1,02	0,97	1,48	ns	2,04	1,43	0,43	2,08	ns
7	0,79	1,04	1,12	1,48	ns	1,54	1,46	1,43	2,08	ns
8	0,46	0,98	0,91	1,50	ns	1,44	1,38	-1,03	2,10	ns
9	1,52	1,01	-0,04	1,48	ns	2,13	1,42	0,97	2,08	ns
10	0,82	1,04	0,73	1,48	ns	1,16	1,47	1,73	2,08	ns
Marc	$h^2 = 0,750$					$h^2 = 0,500$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
11	3,06	0,58	0,96	0,83	**	1,45	0,72	2,08	1,03	**
12	2,38	0,59	-0,41	0,84	**	1,57	0,72	0,61	1,03	ns
13	2,39	0,59	-0,91	0,84	**	1,44	0,73	0,51	1,03	ns
14	1,80	0,60	-0,61	0,85	**	0,72	0,73	0,83	1,03	ns
15	2,41	0,62	-0,51	0,84	**	1,64	0,75	0,98	1,03	ns

TABELA 6. Efeitos genotípicos estimados na análise de variância para os locos marcadores, seus erros padrão (EP) e significância do modelo, obtidos em uma população F_2 , cuja característica é controlada por 10 QTLs, com diferentes níveis de herdabilidade e com dominância.

Marc	$h^2 = 0,250$					$h^2 = 0,125$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
11	3,07	1,03	2,84	1,46	**	3,44	1,46	1,03	2,08	*
12	4,10	1,01	-0,37	1,45	**	3,29	1,44	1,80	2,07	*
13	2,09	1,04	0,33	1,47	ns	3,58	1,45	1,91	2,06	*
14	1,50	1,04	1,43	1,47	ns	3,92	1,45	-0,87	2,06	*
15	1,81	1,07	3,28	1,47	*	5,33	1,50	1,27	2,05	**
Marc	$h^2 = 0,750$					$h^2 = 0,500$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
16	1,73	0,59	0,75	0,85	**	1,96	0,72	0,38	1,03	*
17	1,72	0,59	0,54	0,85	**	2,11	0,71	0,59	1,03	**
18	3,18	0,57	2,70	0,82	**	3,50	0,70	1,94	1,00	**
19	1,75	0,58	1,40	0,85	**	2,28	0,69	0,35	1,03	**
20	1,72	0,59	0,26	0,85	*	2,05	0,72	0,51	1,03	*
Marc	$h^2 = 0,250$					$h^2 = 0,125$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
16	2,19	1,03	1,84	1,47	*	-0,54	1,46	-0,59	2,08	ns
17	2,62	1,01	1,37	1,47	*	0,68	1,44	-2,08	2,08	ns
18	4,10	1,01	2,03	1,45	**	1,86	1,44	1,98	2,08	ns
19	3,22	0,99	0,00	1,47	**	1,38	1,41	0,19	2,09	ns
20	2,29	1,03	0,43	1,47	ns	-0,07	1,45	-0,27	2,08	ns
Marc	$h^2 = 0,750$					$h^2 = 0,500$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
21	-2,62	0,59	-0,79	0,84	**	-2,65	0,71	0,29	1,02	**
22	-3,23	0,57	-2,10	0,82	**	-2,99	0,71	0,10	1,01	**
23	-2,41	0,57	-0,86	0,84	**	-2,52	0,69	-0,26	1,02	**
24	-2,40	0,60	-1,73	0,84	**	-2,28	0,73	-0,74	1,03	**
25	-1,65	0,60	-1,40	0,85	**	-1,14	0,73	0,18	1,04	**
Marc	$h^2 = 0,250$					$h^2 = 0,125$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
21	-3,58	1,02	0,61	1,46	**	-2,70	1,45	0,84	2,07	ns
22	-3,87	1,01	-2,16	1,45	**	-4,76	1,43	-2,18	2,05	**
23	-3,49	0,98	-1,72	1,46	**	-3,06	1,39	-1,75	2,08	ns
24	-2,94	1,04	-1,60	1,47	**	-3,04	1,47	-4,40	2,06	*
25	-2,13	1,03	-1,44	1,47	ns	-2,43	1,46	-1,95	2,08	ns
Marc	$h^2 = 0,750$					$h^2 = 0,500$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
26	1,77	0,59	-0,64	0,85	**	2,01	0,72	-0,46	1,03	*
27	1,56	0,61	0,58	0,85	*	3,22	0,72	0,47	1,01	**
28	1,86	0,59	-1,29	0,85	**	3,45	0,70	-1,26	1,01	**
29	2,63	0,60	-1,70	0,84	**	3,74	0,72	-0,83	1,00	**
30	1,40	0,62	0,39	0,86	ns	2,32	0,74	-0,04	1,03	**

TABELA 6. Efeitos genotípicos estimados na análise de variância para os locos marcadores, seus erros padrão (EP) e significância do modelo, obtidos em uma população F_2 , cuja característica é controlada por 10 QTLs, com diferentes níveis de herdabilidade e com dominância.

Marc	$h^2 = 0,250$					$h^2 = 0,125$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
26	2,17	1,03	-1,34	1,47	ns	0,49	1,45	3,21	2,08	ns
27	2,00	1,05	0,63	1,47	ns	-0,84	1,48	1,01	2,08	ns
28	1,26	1,03	-1,01	1,48	ns	0,13	1,45	1,18	2,08	ns
29	2,59	1,06	-2,34	1,47	*	2,06	1,50	-0,19	2,08	ns
30	2,03	1,07	-0,03	1,48	ns	3,63	1,50	-0,48	2,07	*
Marc	$h^2 = 0,750$					$h^2 = 0,500$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
31	1,70	0,60	-0,26	0,85	*	0,78	0,73	-1,29	1,03	ns
32	1,78	0,60	-0,52	0,85	**	0,65	0,73	0,31	1,04	ns
33	2,49	0,60	0,03	0,84	**	2,05	0,73	0,41	1,03	*
34	2,28	0,62	-0,90	0,85	**	1,50	0,76	0,09	1,03	*
35	3,47	0,61	-0,40	0,83	**	3,47	0,74	-0,39	1,01	**
Marc	$h^2 = 0,250$					$h^2 = 0,125$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
31	-0,85	1,04	-1,86	1,48	ns	0,86	1,47	-0,51	2,08	ns
32	0,47	1,04	2,20	1,48	ns	2,08	1,45	-1,95	2,08	ns
33	1,37	1,06	1,65	1,47	ns	3,79	1,48	1,89	2,06	*
34	2,00	1,08	-1,69	1,48	ns	2,11	1,53	0,62	2,09	ns
35	2,16	1,08	0,55	1,48	ns	3,84	1,51	-4,05	2,06	**
Marc	$h^2 = 0,750$					$h^2 = 0,500$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
36	2,76	0,55	1,71	0,84	**	2,22	0,68	1,10	1,03	**
37	3,39	0,57	1,95	0,82	**	2,67	0,71	1,59	1,02	**
38	3,24	0,54	1,65	0,83	**	2,72	0,67	2,41	1,02	**
39	2,55	0,58	0,64	0,84	**	2,14	0,71	0,27	1,03	**
40	2,53	0,59	0,53	0,84	**	2,01	0,72	1,79	1,02	**
Marc	$h^2 = 0,250$					$h^2 = 0,125$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
36	2,14	0,96	2,88	1,48	**	4,97	1,35	2,44	2,07	**
37	2,89	1,03	0,18	1,47	*	7,45	1,42	1,07	2,02	**
38	2,85	0,97	2,10	1,48	**	5,73	1,35	0,48	2,06	**
39	2,77	1,02	-0,53	1,47	*	4,73	1,43	0,33	2,05	**
40	1,83	1,03	-0,47	1,48	ns	4,07	1,44	-0,84	2,06	*
Marc	$h^2 = 0,750$					$h^2 = 0,500$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
41	1,94	0,62	0,62	0,85	**	2,27	0,75	0,48	1,03	**
42	2,21	0,60	-0,02	0,85	**	2,40	0,73	1,39	1,02	**
43	3,06	0,60	-1,06	0,84	**	2,58	0,74	0,08	1,03	**
44	2,45	0,59	-1,54	0,84	**	2,20	0,72	0,84	1,02	**
45	2,57	0,59	-1,14	0,84	**	2,53	0,72	-0,98	1,02	**

TABELA 6. Efeitos genotípicos estimados na análise de variância para os locos marcadores, seus erros padrão (EP) e significância do modelo, obtidos em uma população F_2 , cuja característica é controlada por 10 QTLs, com diferentes níveis de herdabilidade e com dominância.

$h^2 = 0,250$						$h^2 = 0,125$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
41	1,03	1,08	-0,37	1,48	ns	-0,93	1,52	-1,67	2,08	ns	
42	1,65	1,05	0,33	1,48	ns	1,40	1,49	-0,33	2,08	ns	
43	2,89	1,06	-1,05	1,48	*	1,50	1,50	1,30	2,10	ns	
44	1,52	1,04	-0,58	1,48	ns	0,72	1,47	-0,02	2,08	ns	
45	1,58	1,03	2,31	1,47	ns	1,13	1,46	-0,16	2,08	ns	
$h^2 = 0,750$						$h^2 = 0,500$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
46	1,47	0,60	-1,05	0,86	*	0,66	0,73	-0,52	1,04	ns	
47	1,52	0,61	-0,77	0,85	*	1,16	0,74	-0,11	1,03	ns	
48	2,38	0,61	-0,66	0,84	**	1,94	0,74	0,87	1,03	*	
49	2,69	0,59	-0,26	0,84	**	2,06	0,72	0,40	1,03	*	
50	1,26	0,64	0,20	0,86	ns	1,07	0,77	1,82	1,04	ns	
$h^2 = 0,250$						$h^2 = 0,125$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	SSign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
46	0,67	1,05	-1,06	1,48	ns	1,36	1,47	-2,81	2,08	ns	
47	0,09	1,05	-1,95	1,48	ns	0,81	1,48	-0,88	2,08	ns	
48	2,27	1,06	0,35	1,47	ns	4,34	1,48	-2,37	2,06	**	
49	2,79	1,04	0,55	1,47	*	1,71	1,47	0,02	2,08	ns	
50	1,70	1,10	1,50	1,48	ns	1,72	1,55	-1,25	2,09	ns	

TABELA 7. Posição dos QTLs em cada grupo de ligação. Segunda situação: 10 QTLs, com efeitos aditivos diferentes de zero na presença de dominância.

Grupo de ligação	Posição QTL	parâmetros a_i	d_i	Grupo de ligação	Posição QTL	parâmetros a_i	d_i
1	48	3,72	-2,38	6	57	2,90	-0,20
2	6	2,06	1,10	7	75	2,70	-1,57
3	5	2,93	1,66	8	27	3,66	1,51
4	44	2,96	2,08	9	77	2,35	-0,70
5	11	-3,00	-2,17	10	65	2,34	1,20

TABELA 8. Efeitos genotípicos estimados na análise de regressão não linear (KNAPP et al., 1990) usando marcadores flanqueadores, e seus erros padrão (EP), obtidos em uma população F_2 , cuja característica é controlada por 10 QTLs, com diferentes níveis de herdabilidade e com dominância.

Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
1, 2	2,54	0,67	-0,96	0,92	2,81	0,81	0,61	1,13
2, 3	3,35	0,61	-2,18	0,70	3,83	0,76	-1,69	0,78
3, 4	3,90	0,63	-3,45	0,87	4,47	0,77	-2,81	1,07
4, 5	3,44	0,63	-3,80	0,91	4,03	0,78	-3,82	1,11
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
1, 2	1,25	1,18	-2,55	1,65	3,09	1,52	-3,05	1,92
2, 3	1,63	1,09	-3,35	1,52	4,14	1,65	-3,48	2,30
3, 4	2,20	1,13	-4,22	1,54	5,04	1,58	-2,24	1,86
4, 5	2,61	1,13	-5,81	1,58	5,70	1,61	-2,55	2,27
Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
6, 7	2,09	0,64	0,63	0,94	2,47	0,78	0,32	1,10
7, 8	1,76	0,63	-0,18	0,83	1,93	0,76	0,03	0,90
8, 9	1,47	0,61	-1,06	0,80	2,02	0,74	-0,86	0,83
9,10	1,22	0,55	-1,15	0,83	1,83	0,71	-0,57	0,78
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
6, 7	1,62	1,10	0,30	0,99	2,21	1,57	1,02	2,30
7, 8	0,42	0,90	0,40	1,10	1,24	1,47	1,45	2,27
8, 9	1,00	1,07	0,20	0,62	2,14	1,53	1,02	1,88
9,10	1,57	1,11	-0,18	1,37	2,24	1,58	1,01	2,24
Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
11,12	2,98	0,63	1,01	0,83	1,50	0,77	2,28	1,15
12,13	2,91	0,65	-1,22	0,92	1,78	0,79	0,73	1,15
13,14	2,45	0,64	-0,96	0,91	1,31	0,78	0,38	0,97
14,15	2,52	0,66	-0,62	0,84	1,57	0,79	0,77	0,87
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
11,12	4,28	1,10	1,29	1,55	3,78	1,57	2,12	2,25
12,13	3,49	1,08	-0,15	1,20	4,08	1,58	2,11	2,21
13,14	2,09	1,13	1,07	1,63	4,46	1,58	0,31	2,24
14,15	1,88	1,11	3,32	1,52	5,47	1,60	1,23	1,98

TABELA 8. Efeitos genotípicos estimados na análise de regressão não linear (KNAPP et al., 1990) usando marcadores flanqueadores, e seus erros padrão (EP), obtidos em uma população F_2 , cuja característica é controlada por 10 QTLs, com diferentes níveis de herdabilidade e com dominância.

$h^2 = 0,750$					$h^2 = 0,500$				
Marc.	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP	
16,17	1,97	0,63	0,92	0,93	2,32	0,76	0,67	1,07	
17,18	2,89	0,57	2,18	0,67	3,25	0,72	1,72	0,82	
18,19	3,09	0,60	2,70	0,91	3,41	0,74	2,03	1,07	
19,20	2,07	0,63	1,40	0,94	2,59	0,77	0,62	1,13	
$h^2 = 0,250$					$h^2 = 0,125$				
Marc.	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP	
16,17	2,78	1,09	2,04	1,55	0,41	1,35	-0,26	1,02	
17,18	3,97	1,06	1,92	1,25	1,70	1,36	1,45	1,63	
18,19	4,30	1,08	2,03	1,57	1,77	1,54	2,71	2,41	
19,20	3,32	1,09	-0,15	1,48	1,23	1,41	0,22	0,74	
$h^2 = 0,750$					$h^2 = 0,500$				
Marc.	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP	
21,22	-3,39	0,62	-2,18	0,81	-3,37	0,77	0,20	1,07	
22,23	-3,34	0,61	-2,25	0,90	-3,33	0,76	0,16	1,12	
23,24	-2,89	0,64	-1,95	0,92	-2,89	0,78	-0,33	1,13	
24,25	-2,49	0,64	-1,92	0,93	-2,04	0,78	-0,64	0,87	
$h^2 = 0,250$					$h^2 = 0,125$				
Marc.	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP	
21,22	-4,28	1,10	-2,03	1,48	-4,47	1,53	-1,82	1,69	
22,23	-4,33	1,08	-2,97	1,61	-4,66	1,53	-2,94	2,26	
23,24	-3,83	1,11	-2,00	1,61	-3,16	1,51	-4,71	2,08	
24,25	-3,15	1,12	-1,70	1,60	-3,25	1,56	-4,50	2,34	
$h^2 = 0,750$					$h^2 = 0,500$				
Marc.	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP	
26,27	2,02	0,67	-0,20	0,96	3,25	0,79	0,39	0,91	
27,28	1,94	0,65	-1,20	0,83	4,02	0,78	-1,03	1,07	
28,29	2,81	0,65	-2,09	0,87	4,37	0,78	-1,86	1,10	
29,30	2,48	0,64	-1,61	0,85	3,90	0,81	-0,92	1,06	
$h^2 = 0,250$					$h^2 = 0,125$				
Marc.	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP	
26,27	2,53	1,14	-1,36	1,65	0,39	1,48	3,35	2,60	
27,28	1,77	1,12	0,75	1,34	-0,53	1,62	1,77	2,36	
28,29	2,60	1,12	-2,32	1,45	1,25	1,52	-0,24	0,80	
29,30	2,93	1,17	-2,60	1,67	3,55	1,69	-0,25	1,83	
$h^2 = 0,750$					$h^2 = 0,500$				
Marc.	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP	
31,32	2,11	0,66	-0,77	0,94	0,84	0,76	-1,39	1,22	
32,33	2,60	0,65	-0,03	0,82	1,65	0,80	0,18	0,56	
33,34	2,97	0,69	-0,49	0,97	2,57	0,84	-0,11	1,18	
34,35	3,45	0,67	-0,41	0,75	3,27	0,81	-0,33	0,84	

TABELA 8. Efeitos genotípicos estimados na análise de regressão não linear (KNAPP et al., 1990) usando marcadores flanqueadores, e seus erros padrão (EP), obtidos em uma população F_2 , cuja característica é controlada por 10 QTLs, com diferentes níveis de herdabilidade e com dominância.

Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
31,32	-0,71	0,85	-1,50	1,67	1,90	1,49	-1,42	1,70
32,33	1,22	1,15	2,87	1,61	3,31	1,58	1,75	1,66
33,34	1,68	1,12	-1,31	1,32	3,60	1,63	2,13	2,20
34,35	2,31	1,17	-1,44	1,65	3,05	1,51	-3,36	1,83
Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
36,37	3,76	0,61	2,97	0,87	2,97	0,77	2,47	1,09
37,38	3,79	0,60	2,59	0,89	3,02	0,73	2,92	1,07
38,39	3,34	0,61	2,12	0,91	2,64	0,73	2,48	1,13
39,40	2,95	0,63	0,94	0,91	2,32	0,77	1,67	1,06
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
36,37	2,74	1,09	2,84	1,66	7,79	1,52	1,84	1,98
37,38	3,14	1,06	2,07	1,49	7,75	1,49	1,11	2,15
38,39	3,16	1,09	2,24	1,64	6,30	1,53	0,32	2,25
39,40	2,63	1,10	-0,47	1,39	5,10	1,55	0,01	2,22
Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
41,42	2,53	0,67	0,02	0,90	2,79	0,81	1,43	1,08
42,43	3,20	0,65	-1,23	0,84	2,93	0,80	0,66	1,13
43,44	3,39	0,65	-1,74	0,94	2,91	0,81	0,21	1,15
44,45	2,97	0,64	-1,77	0,91	2,75	0,78	-0,66	1,04
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
41,42	1,61	1,17	0,35	1,31	0,34	1,00	-0,02	0,13
42,43	2,83	1,15	-1,00	1,33	1,19	1,45	1,27	1,79
43,44	2,98	1,14	-1,14	1,49	1,20	1,51	0,73	1,51
44,45	1,48	1,01	2,14	1,40	0,92	1,58	-0,24	1,55
Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
46,47	1,76	0,66	-1,32	0,94	1,06	0,80	-0,13	0,77
47,48	2,41	0,66	-0,72	0,79	0,50	0,42	0,36	0,49
48,49	3,09	0,66	-0,48	0,90	2,45	0,81	1,16	1,14
49,50	2,49	0,65	-0,21	0,70	2,14	0,81	0,13	0,94
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
46,47	0,25	1,12	-2,21	1,58	0,34	0,53	-0,35	0,73
47,48	0,70	0,73	0,29	0,54	3,44	1,53	-0,97	1,10
48,49	3,10	1,16	0,75	1,53	3,84	1,45	-1,98	1,70
49,50	2,84	1,17	0,37	1,44	2,06	1,67	-0,51	2,31

TABELA 9. Efeitos genotípicos estimados na análise de variância para os locos marcadores, seus erros padrão (EP) e significância do modelo, obtidos em uma população F_2 , cuja característica é controlada por 100 QTL, com diferentes níveis de herdabilidade e sem dominância.

$h^2 = 0,750$						$h^2 = 0,500$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
1	6,47	1,63	0,24	2,27	**	3,04	1,95	-2,82	2,72	ns	
2	4,64	1,65	-2,46	2,29	**	0,91	1,95	-5,91	2,71	ns	
3	6,42	1,66	-1,59	2,28	**	2,92	1,98	-4,03	2,72	ns	
4	7,26	1,62	-6,36	2,23	**	4,89	1,95	-6,13	2,68	**	
5	11,27	1,54	-4,98	2,15	**	7,83	1,90	-6,13	2,65	**	
$h^2 = 0,250$						$h^2 = 0,125$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
1	8,09	2,90	0,66	4,04	*	4,37	4,15	-8,76	5,78	ns	
2	6,22	2,91	-3,08	4,05	ns	3,66	4,17	-5,67	5,79	ns	
3	5,78	2,96	1,46	4,07	ns	2,68	4,24	1,12	5,82	ns	
4	7,99	2,92	3,36	4,02	*	8,58	4,17	-9,63	5,74	*	
5	12,81	2,85	-1,08	3,97	**	14,92	4,06	-13,74	5,66	**	
$h^2 = 0,750$						$h^2 = 0,500$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
6	2,21	1,64	-4,14	2,29	ns	5,01	1,93	-0,34	2,69	*	
7	2,18	1,66	-2,12	2,30	ns	2,28	1,95	1,97	2,71	ns	
8	3,81	1,66	-2,13	2,29	*	5,64	1,95	-1,37	2,69	*	
9	1,47	0,58	-1,15	0,85	*	2,16	0,70	-0,99	1,03	**	
10	1,22	0,60	-0,21	0,86	ns	0,81	0,73	-0,62	1,03	ns	
$h^2 = 0,250$						$h^2 = 0,125$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
6	3,15	2,87	-12,21	4,00	**	0,04	4,14	-1,71	5,77	ns	
7	3,28	2,91	-6,89	4,03	ns	4,98	4,16	-1,26	5,76	ns	
8	4,52	2,93	-4,98	4,04	ns	8,04	4,16	-6,72	5,75	ns	
9	4,81	2,85	-5,27	4,03	ns	8,51	4,04	-14,57	5,70	**	
10	2,09	2,90	-9,14	4,03	ns	4,14	4,14	-12,34	5,74	ns	
$h^2 = 0,750$						$h^2 = 0,500$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
11	3,75	1,61	2,09	2,29	*	5,67	1,88	4,40	2,67	**	
12	4,83	1,61	0,10	2,28	**	5,89	1,89	4,46	2,67	**	
13	9,31	1,62	-0,24	2,22	**	8,94	1,94	1,83	2,65	**	
14	7,57	1,59	1,79	2,24	**	10,59	1,85	3,19	2,61	**	
15	7,34	1,58	-0,17	2,25	**	6,59	1,88	-2,32	2,67	**	

TABELA 9. Efeitos genotípicos estimados na análise de variância para os locos marcadores, seus erros padrão (EP) e significância do modelo, obtidos em uma população F_2 , cuja característica é controlada por 100 QTL, com diferentes níveis de herdabilidade e sem dominância.

Marc	$h^2 = 0,250$					$h^2 = 0,125$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
11	2,69	2,84	6,17	4,03	ns	0,64	4,06	6,50	5,76	ns
12	4,09	2,86	1,88	4,04	ns	1,20	4,08	0,88	5,77	ns
13	9,87	2,93	0,14	4,01	**	0,92	4,24	-1,23	5,80	ns
14	9,36	2,83	7,74	3,99	**	1,16	4,11	2,65	5,78	ns
15	10,79	2,80	1,49	3,98	**	0,14	4,07	-0,23	5,78	ns
Marc	$h^2 = 0,750$					$h^2 = 0,500$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
16	1,52	1,68	-1,01	2,32	ns	2,20	1,98	1,21	2,73	ns
17	0,09	1,68	0,04	2,32	ns	1,03	1,98	-0,20	2,73	ns
18	2,55	1,71	-3,86	2,32	*	3,41	2,01	-2,84	2,73	ns
19	2,58	1,66	-3,64	2,29	ns	3,66	1,96	-3,68	2,70	ns
20	1,02	1,63	0,73	2,30	ns	2,00	1,91	-2,91	2,70	ns
Marc	$h^2 = 0,250$					$h^2 = 0,125$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
16	3,88	2,95	-2,11	4,07	ns	0,33	4,22	2,83	5,82	ns
17	-0,25	2,95	-4,40	4,07	ns	-4,20	4,18	-10,92	5,78	ns
18	2,42	3,02	-4,89	4,09	ns	2,24	4,24	-20,73	5,75	**
19	0,64	2,94	-3,52	4,05	ns	5,44	4,19	-0,42	5,78	ns
20	1,46	2,86	1,18	4,05	ns	-1,87	4,08	-2,25	5,77	ns
Marc	$h^2 = 0,750$					$h^2 = 0,500$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
21	12,39	1,47	4,33	2,11	**	12,26	1,78	3,31	2,56	**
22	11,80	1,49	0,02	2,14	**	12,82	1,78	1,09	2,55	**
23	9,46	1,61	2,09	2,21	**	7,82	1,94	-0,66	2,66	**
24	7,47	1,63	-2,49	2,24	**	7,01	1,94	-0,19	2,67	**
25	7,31	1,68	-0,05	2,26	**	6,50	1,99	0,73	2,69	**
Marc	$h^2 = 0,250$					$h^2 = 0,125$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
21	12,82	2,74	2,25	3,94	**	9,56	3,99	3,93	5,73	*
22	11,00	2,76	-6,04	3,96	**	8,88	4,00	-2,67	5,73	ns
23	8,24	2,92	1,36	4,01	*	5,11	4,20	-0,51	5,77	ns
24	7,06	2,93	-2,03	4,02	*	6,66	4,19	-2,81	5,76	ns
25	6,82	3,00	-1,64	4,04	ns	5,85	4,29	-3,56	5,78	ns
Marc	$h^2 = 0,750$					$h^2 = 0,500$				
	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign
26	7,93	1,54	-2,13	2,23	**	5,04	1,85	-3,82	2,68	**
27	7,09	1,62	-2,01	2,25	**	4,36	1,94	-3,04	2,69	*
28	8,70	1,63	-1,34	2,23	**	4,32	1,98	0,72	2,71	ns
29	8,92	1,56	-3,36	2,21	**	4,41	1,90	-4,57	2,68	*
30	5,63	1,63	-2,32	2,27	**	3,08	1,94	-0,27	2,70	ns

TABELA 9. Efeitos genotípicos estimados na análise de variância para os locos marcadores, seus erros padrão (EP) e significância do modelo, obtidos em uma população F_2 , cuja característica é controlada por 100 QTL, com diferentes níveis de herdabilidade e sem dominância.

$h^2 = 0,250$						$h^2 = 0,125$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
26	6,84	2,77	0,62	4,03	*	8,92	3,95	-1,86	5,75	ns	
27	5,71	2,90	0,28	4,03	ns	4,17	4,15	-4,20	5,76	ns	
28	5,81	2,96	-0,83	4,04	ns	9,82	4,21	-4,57	5,75	*	
29	5,35	2,85	-3,49	4,02	ns	16,85	3,98	5,90	5,63	**	
30	4,31	2,89	-4,12	4,03	ns	12,89	4,08	9,72	5,68	**	
$h^2 = 0,750$						$h^2 = 0,500$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
31	4,75	1,64	0,84	2,28	**	6,03	1,92	2,87	2,67	**	
32	5,92	1,61	-0,84	2,26	**	6,53	1,90	-1,93	2,67	**	
33	4,02	1,59	5,20	2,27	**	4,19	1,89	3,82	2,69	*	
34	4,27	1,58	2,19	2,28	*	2,36	1,87	4,07	2,70	ns	
35	5,30	1,62	0,82	2,27	**	3,67	1,92	-0,96	2,70	ns	
$h^2 = 0,250$						$h^2 = 0,125$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
31	1,83	2,91	4,40	4,04	ns	17,98	4,05	0,21	5,63	**	
32	4,71	2,87	-3,54	4,03	ns	12,56	4,06	-0,30	5,70	**	
33	4,67	2,83	1,05	4,03	ns	6,73	4,04	1,84	5,75	ns	
34	5,51	2,80	-0,42	4,03	ns	7,06	3,99	-6,14	5,74	ns	
35	2,78	2,88	-3,10	4,04	ns	9,22	4,09	-0,61	5,74	ns	
$h^2 = 0,750$						$h^2 = 0,500$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
36	3,20	1,62	-2,00	2,29	ns	5,83	1,90	-0,79	2,68	**	
37	3,04	1,62	-3,14	2,29	ns	3,96	1,91	-2,33	2,70	ns	
38	3,16	1,66	1,91	2,29	ns	6,62	1,93	-3,35	2,67	**	
39	4,30	1,69	0,18	2,29	*	3,43	2,00	-1,93	2,71	ns	
40	6,04	1,63	0,36	2,26	**	4,81	1,93	-0,28	2,69	*	
$h^2 = 0,250$						$h^2 = 0,125$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
36	-1,79	2,86	3,50	4,04	ns	9,28	4,06	0,37	5,73	ns	
37	-4,01	2,86	4,79	4,04	ns	5,13	4,08	-8,49	5,75	ns	
38	-4,52	2,92	-1,94	4,04	ns	9,86	4,14	-2,94	5,73	*	
39	-4,46	2,98	3,37	4,05	ns	11,29	4,23	3,77	5,74	*	
40	-4,30	2,89	5,18	4,03	ns	8,53	4,12	-0,42	5,74	ns	
$h^2 = 0,750$						$h^2 = 0,500$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
41	-3,94	1,65	-2,07	2,29	*	-1,16	1,96	0,12	2,71	ns	
42	-0,56	1,69	-0,85	2,31	ns	1,72	1,99	0,79	2,72	ns	
43	2,69	1,66	-4,68	2,29	*	4,31	1,95	-4,56	2,69	*	
44	3,05	1,70	-6,14	2,29	**	3,18	2,00	-7,62	2,70	**	
45	4,20	1,70	-1,64	2,30	*	5,53	2,00	-3,67	2,70	**	

TABELA 9. Efeitos genotípicos estimados na análise de variância para os locos marcadores, seus erros padrão (EP) e significância do modelo, obtidos em uma população F_2 , cuja característica é controlada por 100 QTL, com diferentes níveis de herdabilidade e sem dominância.

$h^2 = 0,250$						$h^2 = 0,125$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
41	-1,12	2,93	-2,31	4,05	ns	-4,02	4,16	-9,95	5,75	ns	
42	-1,48	2,96	-4,29	4,05	ns	0,36	4,23	-6,08	5,78	ns	
43	0,06	2,92	-9,13	4,03	ns	2,14	4,17	-7,19	5,77	ns	
44	2,20	3,00	-10,00	4,04	*	4,07	4,29	-9,51	5,79	ns	
45	-0,12	3,01	-3,64	4,07	ns	-2,00	4,29	-4,36	5,80	ns	
$h^2 = 0,750$						$h^2 = 0,500$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
46	6,97	1,58	-1,47	2,25	**	5,55	1,89	-0,79	2,68	**	
47	9,01	1,58	-3,52	2,21	**	7,89	1,88	-7,25	2,63	**	
48	8,58	1,62	-2,52	2,23	**	7,83	1,93	-3,74	2,66	**	
49	12,06	1,56	-0,74	2,16	**	11,16	1,88	-3,74	2,61	**	
50	11,63	1,46	-4,32	2,13	**	11,12	1,77	-1,20	2,59	**	
$h^2 = 0,250$						$h^2 = 0,125$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
46	12,27	2,78	1,02	3,95	**	2,24	4,06	-1,94	5,77	ns	
47	13,32	2,81	-4,16	3,93	**	3,42	4,12	2,81	5,76	ns	
48	15,17	2,85	-4,22	3,92	**	6,52	4,19	2,57	5,77	ns	
49	17,12	2,81	-0,68	3,89	**	10,27	4,16	-0,49	5,75	*	
50	14,60	2,67	-2,56	3,91	**	7,93	3,93	1,03	5,75	ns	

TABELA 10. Posição dos QTLs em cada grupo de ligação. Terceira situação: 100 QTLs, com efeitos aditivos diferentes de zero e sem dominância.

Grupo de ligação	Posição QTL	parâmetros a_i	d_i	Grupo de ligação	Posição QTL	parâmetros a_i	d_i
1	7	2,13	0,00	5	6	3,54	0,00
1	27	-2,19	0,00	5	9	2,73	0,00
1	31	-2,28	0,00	5	12	2,70	0,00
1	64	2,51	0,00	5	18	3,32	0,00
1	77	3,57	0,00	5	39	2,34	0,00
1	79	2,00	0,00	5	42	-2,42	0,00
1	89	-2,87	0,00	5	63	2,02	0,00
1	90	3,26	0,00	5	67	2,08	0,00
1	91	4,10	0,00	5	78	-2,57	0,00
1	99	2,01	0,00	5	88	-2,84	0,00
2	12	-2,69	0,00	6	11	2,38	0,00
2	25	-2,24	0,00	6	14	2,54	0,00
2	32	2,43	0,00	6	25	3,07	0,00
2	36	2,31	0,00	6	30	-3,55	0,00
2	38	2,67	0,00	6	56	3,95	0,00
2	46	-2,63	0,00	6	57	2,86	0,00
2	55	-2,75	0,00	6	59	-2,49	0,00
2	59	3,34	0,00	6	69	2,36	0,00
2	99	2,07	0,00	6	79	-3,83	0,00
2	100	2,19	0,00	6	88	-2,81	0,00
3	10	-2,28	0,00	7	13	2,31	0,00
3	18	-2,71	0,00	7	17	2,65	0,00
3	27	2,80	0,00	7	37	-3,59	0,00
3	34	2,66	0,00	7	50	2,22	0,00
3	35	3,82	0,00	7	54	-2,40	0,00
3	53	2,34	0,00	7	58	2,45	0,00
3	64	2,34	0,00	7	69	3,03	0,00
3	92	2,12	0,00	7	91	-2,72	0,00
3	95	3,07	0,00	7	94	2,89	0,00
3	98	-4,03	0,00	7	98	2,56	0,00
4	9	2,40	0,00	8	4	-2,70	0,00
4	29	-3,49	0,00	8	5	2,86	0,00
4	31	-2,23	0,00	8	13	-3,35	0,00
4	36	3,30	0,00	8	23	2,96	0,00
4	48	2,74	0,00	8	32	-2,80	0,00
4	62	2,31	0,00	8	49	2,62	0,00
4	91	2,99	0,00	8	76	2,43	0,00
4	92	2,81	0,00	8	87	-3,09	0,00
4	95	-2,25	0,00	8	95	2,61	0,00
4	99	-4,38	0,00	8	96	2,42	0,00

TABELA 10. Posição dos QTLs em cada grupo de ligação. Terceira situação: 100 QTLs, com efeitos aditivos diferentes de zero e sem dominância.

Grupo de ligação	Posição QTL	parâmetros a_i	d_i	Grupo de ligação	Posição QTL	parâmetros a_i	d_i
9	1	-3,27	0,00	10	22	2,78	0,00
9	11	-2,76	0,00	10	31	2,38	0,00
9	21	-2,84	0,00	10	34	-2,26	0,00
9	25	2,07	0,00	10	56	2,27	0,00
9	36	-2,68	0,00	10	71	4,14	0,00
9	38	2,75	0,00	10	84	3,21	0,00
9	45	3,15	0,00	10	87	-2,30	0,00
9	59	-2,61	0,00	10	95	2,81	0,00
9	74	3,10	0,00	10	96	-2,31	0,00
9	81	2,71	0,00	10	99	2,26	0,00

TABELA 11. Valores paramétricos dos efeitos genotípicos para cada marcador. Característica controlada por 100 QTLs, com valores aditivos diferentes de zero e sem dominância.

Grupo de ligação	Marcador	$\sum_i (1-2r_i) a_i$	$\sum_i (1-2r_i)^2 d_i$
1	1	2,22	0,00
1	2	2,20	0,00
1	3	3,90	0,00
1	4	7,87	0,00
1	5	10,97	0,00
2	6	-0,18	0,00
2	7	0,60	0,00
2	8	2,78	0,00
2	9	3,13	0,00
2	10	3,68	0,00
3	11	2,81	0,00
3	12	5,32	0,00
3	13	8,74	0,00
3	14	8,29	0,00
3	15	6,43	0,00
4	16	2,17	0,00
4	17	2,17	0,00
4	18	3,48	0,00
4	19	4,13	0,00
4	20	2,87	0,00
5	21	9,98	0,00
5	22	10,53	0,00
5	23	7,11	0,00
5	24	4,80	0,00
5	25	1,17	0,00

TABELA 11. Valores paramétricos dos efeitos genotípicos para cada marcador. Característica controlada por 100 QTLs, com valores aditivos diferentes de zero e sem dominância.

Grupo de ligação	Marcador	$\sum_i (1-2r_i) a_i$	$\sum_i (1-2r_i)^2 d_i$
6	26	4,50	0,00
6	27	5,25	0,00
6	28	3,90	0,00
6	29	3,13	0,00
6	30	-0,65	0,00
7	31	3,85	0,00
7	32	4,77	0,00
7	33	3,85	0,00
7	34	5,53	0,00
7	35	5,43	0,00
8	36	-0,38	0,00
8	37	0,39	0,00
8	38	1,70	0,00
8	39	3,12	0,00
8	40	3,70	0,00
9	41	-4,33	0,00
9	42	-2,91	0,00
9	43	0,54	0,00
9	44	1,70	0,00
9	45	3,78	0,00
10	46	4,26	0,00
10	47	6,35	0,00
10	48	7,11	0,00
10	49	8,66	0,00
10	50	8,64	0,00

TABELA 12. Efeitos genotípicos estimados na análise de regressão não linear (KNAPP et al., 1990) usando marcadores flanqueadores, e seus erros padrão (EP), obtidos em uma população F_2 , cuja característica é controlada por 100 QTL, com diferentes níveis de herdabilidade e sem dominância.

Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
1, 2	6,99	1,79	-0,32	2,47	1,95	2,13	-6,74	2,95
2, 3	6,75	1,79	-2,32	2,33	2,08	2,14	-7,48	3,04
3, 4	7,91	1,74	-6,55	2,29	4,94	2,03	-6,28	2,70
4, 5	11,40	1,67	-5,28	2,06	8,00	2,05	-7,47	2,72
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
1, 2	8,95	3,19	-1,92	4,50	4,92	4,48	-10,37	6,56
2, 3	6,82	3,16	-2,98	4,41	3,20	3,98	-4,92	6,44
3, 4	8,17	3,24	3,28	3,84	5,80	3,20	-6,14	4,36
4, 5	11,72	3,10	-1,41	3,13	11,15	3,54	-10,31	4,43
Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
6, 7	0,28	0,69	-0,91	1,53	3,34	1,93	-0,57	1,52
7, 8	2,62	1,39	-1,37	1,44	4,16	1,60	-1,64	1,47
8, 9	4,53	1,75	-3,75	2,33	6,64	2,08	-2,42	2,88
9,10	4,17	1,75	-4,13	2,52	7,78	2,08	-1,36	2,73
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
6, 7	2,71	2,76	-11,30	4,62	0,46	1,82	-0,10	0,76
7, 8	4,06	3,11	-7,34	4,41	7,54	4,11	-5,84	4,95
8, 9	5,41	3,11	-6,15	4,30	8,27	4,20	-14,54	5,82
9,10	-0,82	1,46	-2,87	2,64	8,55	4,38	-18,72	6,36
Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
11,12	4,82	1,70	0,22	2,08	6,53	2,00	5,52	2,82
12,13	8,44	1,72	-0,03	1,62	8,85	2,05	1,86	2,40
13,14	10,13	1,74	-0,03	2,40	11,44	2,05	3,39	2,66
14,15	9,12	1,75	1,68	2,15	10,32	2,04	3,22	2,66
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
11,12	2,60	2,85	6,04	4,57	0,15	3,32	4,98	7,16
12,13	8,16	3,09	-0,25	2,40	1,22	4,51	-1,34	6,16
13,14	10,04	3,10	6,96	4,01	1,44	4,43	-1,72	6,32
14,15	12,46	3,11	7,23	4,46	0,84	3,64	1,40	6,56

TABELA 12. Efeitos genotípicos estimados na análise de regressão não linear (KNAPP et al., 1990) usando marcadores flanqueadores, e seus erros padrão (EP), obtidos em uma população F_2 , cuja característica é controlada por 100 QTL, com diferentes níveis de herdabilidade e sem dominância.

Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i'	EP	d_i'	EP	a_i'	EP	d_i'	EP
16,17	0,90	1,74	-0,34	1,10	1,80	2,08	1,07	2,16
17,18	1,63	0,98	-1,86	1,41	1,91	1,37	-1,64	1,70
18,19	2,93	1,85	-5,39	2,58	4,13	2,15	-4,69	2,96
19,20	2,17	1,49	-2,63	2,33	3,52	2,02	-3,53	2,93
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i'	EP	d_i'	EP	a_i'	EP	d_i'	EP
16,17	1,85	2,83	0,86	1,61	-1,06	1,15	-1,62	1,78
17,18	1,95	1,99	-1,85	2,59	4,09	3,37	-13,59	5,18
18,19	2,42	3,14	-5,23	4,59	1,59	3,91	-18,57	6,61
19,20	0,27	2,74	-3,11	4,94	3,05	3,61	0,48	1,19
Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i'	EP	d_i'	EP	a_i'	EP	d_i'	EP
21,22	14,06	1,58	3,78	2,30	14,65	1,91	3,40	2,73
22,23	13,06	1,68	0,19	2,35	12,44	1,99	1,17	2,45
23,24	10,33	1,78	1,36	2,43	9,14	2,15	-0,47	3,02
24,25	8,33	1,77	-1,50	2,45	7,66	2,11	0,55	2,92
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i'	EP	d_i'	EP	a_i'	EP	d_i'	EP
21,22	14,01	2,97	0,14	4,28	10,52	4,31	2,58	6,23
22,23	11,41	3,02	-6,26	4,22	7,25	4,28	-1,78	5,05
23,24	9,50	3,24	-0,20	4,55	7,10	4,63	-2,89	5,80
24,25	7,79	3,18	-1,71	4,40	7,33	4,55	-4,56	6,31
Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i'	EP	d_i'	EP	a_i'	EP	d_i'	EP
26,27	8,54	1,68	-2,62	2,41	5,42	2,00	-4,58	2,93
27,28	9,33	1,75	-1,60	2,30	4,75	2,09	-2,89	2,93
28,29	10,46	1,74	-3,24	2,39	3,62	1,85	-4,02	2,42
29,30	7,69	1,60	-3,30	1,95	3,14	1,46	-3,81	2,35
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i'	EP	d_i'	EP	a_i'	EP	d_i'	EP
26,27	7,10	3,03	0,59	4,21	7,41	4,21	0,84	3,69
27,28	6,80	3,18	0,63	4,43	8,53	4,42	-2,78	4,18
28,29	6,50	3,18	-2,65	4,41	15,38	4,43	5,79	4,59
29,30	1,62	1,56	-1,44	2,21	17,89	4,37	10,98	6,24
Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i'	EP	d_i'	EP	a_i'	EP	d_i'	EP
31,32	6,26	1,76	-0,68	2,24	7,39	2,08	-0,50	2,86
32,33	5,96	1,75	3,48	2,49	5,38	1,86	-3,45	2,22
33,34	4,46	1,69	5,47	2,51	4,21	1,98	3,96	2,91
34,35	6,02	1,78	1,67	2,44	3,44	2,10	-1,01	2,24

TABELA 12. Efeitos genotípicos estimados na análise de regressão não linear (KNAPP et al., 1990) usando marcadores flaqueadores, e seus erros padrão (EP), obtidos em uma população F_2 , cuja característica é controlada por 100 QTL, com diferentes níveis de herdabilidade e sem dominância.

Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i'	EP	d_i'	EP	a_i'	EP	d_i'	EP
31,32	4,15	2,99	-2,39	2,97	18,01	4,38	0,30	5,70
32,33	5,48	3,11	-0,05	4,39	11,68	4,36	-1,15	4,84
33,34	5,89	3,03	-0,18	4,04	5,69	4,06	-5,58	5,06
34,35	5,88	3,11	-0,79	4,07	10,18	4,50	-4,18	6,30
Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i'	EP	d_i'	EP	a_i'	EP	d_i'	EP
36,37	3,80	1,79	-3,55	2,51	5,85	2,09	-0,84	2,76
37,38	3,02	1,69	-3,15	2,53	6,56	2,06	-3,35	2,49
38,39	4,41	1,80	0,61	2,27	3,76	1,71	-1,88	1,72
39,40	6,21	1,82	0,40	2,16	4,93	2,16	-0,63	2,57
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i'	EP	d_i'	EP	a_i'	EP	d_i'	EP
36,37	-4,11	3,10	6,27	4,30	7,33	4,32	2,60	4,37
37,38	-3,91	2,94	-2,68	3,39	9,17	4,46	-1,00	4,38
38,39	-4,72	3,14	2,84	4,06	12,02	4,50	3,05	5,84
39,40	-5,09	3,19	6,01	4,36	11,94	4,58	3,78	6,19
Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i'	EP	d_i'	EP	a_i'	EP	d_i'	EP
41,42	-1,81	1,38	-0,75	0,89	0,35	0,71	-0,02	0,09
42,43	2,34	1,39	-2,06	1,71	2,27	1,45	-2,54	2,00
43,44	3,33	1,80	-7,14	2,46	4,10	2,13	-8,66	2,91
44,45	3,62	1,83	-6,36	2,59	5,43	2,21	-9,04	3,04
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i'	EP	d_i'	EP	a_i'	EP	d_i'	EP
41,42	-0,80	2,13	-2,88	3,53	-4,31	3,84	-6,84	6,08
42,43	0,05	2,98	-9,32	4,26	2,14	4,40	-7,77	6,13
43,44	1,45	3,21	-12,80	4,41	4,06	4,47	-10,29	6,14
44,45	1,05	2,49	-6,65	4,16	4,38	4,25	-8,86	6,31
Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i'	EP	d_i'	EP	a_i'	EP	d_i'	EP
46,47	9,77	1,72	-4,14	2,26	7,80	1,99	-6,89	2,55
47,48	10,10	1,71	-3,89	2,40	8,78	2,03	-7,81	2,88
48,49	12,50	1,72	-0,93	2,07	11,47	2,07	-3,82	2,50
49,50	13,42	1,60	-2,98	2,25	12,60	1,95	-2,41	2,73
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i'	EP	d_i'	EP	a_i'	EP	d_i'	EP
46,47	15,66	3,06	-5,36	4,24	3,02	4,18	2,22	4,79
47,48	16,44	3,02	-4,90	4,11	6,18	4,44	1,44	4,52
48,49	19,49	3,08	-1,66	4,16	10,23	4,58	-0,27	5,19
49,50	18,32	2,92	-1,24	4,18	10,60	4,33	-0,41	6,03

TABELA 13. Efeitos genotípicos estimados na análise de variância para os locos marcadores, seus erros padrão (EP) e significância do modelo, obtidos em uma população F_2 , cuja característica é controlada por 100 QTL, com diferentes níveis de herdabilidade e com dominância.

$h^2 = 0,750$						$h^2 = 0,500$					
Marc	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	
1	-1,88	2,75	9,60	3,85	*	-5,00	3,54	10,42	4,98	*	
2	1,25	2,71	5,38	3,88	ns	1,48	3,49	6,12	5,01	ns	
3	1,56	2,70	0,52	3,89	ns	2,51	3,48	1,99	5,02	ns	
4	-3,06	2,66	2,09	3,89	ns	-0,39	3,44	-1,67	5,03	ns	
5	-2,75	2,65	1,64	3,90	ns	-1,26	3,42	2,16	5,04	ns	
$h^2 = 0,250$						$h^2 = 0,125$					
Marc	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	
1	-3,29	4,91	16,59	6,89	*	6,28	6,95	4,79	9,75	ns	
2	2,90	4,83	9,06	6,93	ns	5,11	6,81	2,78	9,76	ns	
3	6,74	4,80	5,81	6,93	ns	11,19	6,75	-4,96	9,74	ns	
4	3,18	4,75	-4,45	6,95	ns	7,87	6,68	-5,08	9,76	ns	
5	0,84	4,72	12,68	6,95	ns	4,75	6,66	-4,02	9,80	ns	
$h^2 = 0,750$						$h^2 = 0,500$					
Marc	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	
6	16,37	2,79	6,21	3,74	**	18,07	3,65	-1,26	4,90	**	
7	17,39	2,71	10,28	3,70	**	14,77	3,62	1,66	4,94	**	
8	14,60	2,62	4,37	3,74	**	17,45	3,40	4,11	4,86	**	
9	12,77	2,67	4,73	3,78	**	13,71	3,48	1,86	4,92	**	
10	13,83	2,66	10,09	3,74	**	12,00	3,51	6,75	4,94	**	
$h^2 = 0,250$						$h^2 = 0,125$					
Marc	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	
6	15,68	5,13	-8,82	6,89	**	19,41	7,25	-2,47	9,73	*	
7	9,69	5,09	3,20	6,95	ns	22,83	7,09	-4,72	9,68	**	
8	15,57	4,80	-2,29	6,86	**	19,09	6,76	-11,04	9,65	**	
9	14,48	4,85	-8,48	6,86	**	20,11	6,84	2,08	9,66	**	
10	12,33	4,90	6,94	6,89	*	13,65	6,91	5,24	9,72	ns	
$h^2 = 0,750$						$h^2 = 0,500$					
Marc	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	
11	13,29	2,62	-3,64	3,76	**	14,33	3,41	-6,16	4,90	**	
12	15,16	2,62	-3,61	3,73	**	16,20	3,43	-2,71	4,88	**	
13	15,32	2,69	-1,68	3,74	**	13,44	3,55	-3,26	4,93	**	
14	11,79	2,97	1,19	3,89	**	10,23	3,87	1,07	5,06	*	
15	9,21	2,80	2,51	3,84	**	7,84	3,64	0,02	5,00	ns	

TABELA 13. Efeitos genotípicos estimados na análise de variância para os locos marcadores, seus erros padrão (EP) e significância do modelo, obtidos em uma população F_2 , cuja característica é controlada por 100 QTL, com diferentes níveis de herdabilidade e com dominância.

$h^2 = 0,250$						$h^2 = 0,125$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
11	8,66	4,81	-9,28	6,90	ns	4,85	6,79	-8,90	9,75	ns	
12	12,31	4,84	-7,93	6,88	*	2,18	6,86	-9,56	9,75	ns	
13	12,79	4,96	-5,95	6,89	*	7,82	7,02	-6,77	9,75	ns	
14	10,21	5,38	-3,69	7,03	ns	11,08	7,58	2,92	9,91	ns	
15	11,75	5,03	-0,50	6,91	ns	7,02	7,11	6,73	9,77	ns	
$h^2 = 0,750$						$h^2 = 0,500$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
16	8,89	2,68	1,47	3,84	**	8,56	3,47	2,98	4,98	*	
17	11,06	2,64	-5,32	3,80	**	7,76	3,46	-0,98	4,99	ns	
18	13,15	2,62	0,58	3,78	**	10,99	3,45	-0,83	4,97	**	
19	11,13	2,81	-4,07	3,82	**	8,86	3,67	-6,81	4,98	*	
20	8,67	2,80	-1,10	3,86	**	3,91	3,65	-3,22	5,04	ns	
$h^2 = 0,250$						$h^2 = 0,125$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
16	11,97	4,81	2,42	6,90	*	10,96	6,78	11,04	9,73	ns	
17	12,44	4,78	-6,52	6,88	*	6,24	6,75	16,89	9,72	ns	
18	14,01	4,76	-10,46	6,87	**	8,61	6,78	0,57	9,78	ns	
19	14,96	5,04	-15,88	6,85	**	17,67	7,15	-7,97	9,71	*	
20	9,99	5,02	-10,23	6,93	*	9,34	7,10	-0,12	9,80	ns	
$h^2 = 0,750$						$h^2 = 0,500$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
21	-7,47	2,86	-4,88	3,87	*	-8,57	3,71	0,59	5,01	ns	
22	-3,02	2,71	-9,36	3,85	*	-5,09	3,52	-2,69	5,00	ns	
23	-4,58	2,69	-6,24	3,86	ns	-4,94	3,48	-5,93	5,00	ns	
24	-5,69	2,70	-2,32	3,87	ns	-8,92	3,47	-4,45	4,97	*	
25	-8,45	2,78	2,48	3,86	**	-9,43	3,60	0,82	4,99	*	
$h^2 = 0,250$						$h^2 = 0,125$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
21	-4,24	5,16	-4,01	6,97	ns	-9,15	7,24	-9,08	9,78	ns	
22	-2,10	4,88	-6,01	6,94	ns	-4,07	6,86	-12,26	9,74	ns	
23	-3,83	4,83	-3,03	6,94	ns	-7,05	6,79	-2,29	9,75	ns	
24	-7,69	4,84	2,12	6,92	ns	-10,18	6,80	3,85	9,74	ns	
25	-6,45	4,99	14,22	6,92	*	-10,15	7,05	4,99	9,77	ns	
$h^2 = 0,750$						$h^2 = 0,500$					
Marc	a_i	EP	d_i	EP	Sign	a_i	EP	d_i	EP	Sign	
26	21,97	2,48	-1,76	3,56	**	25,62	3,25	-3,85	4,67	**	
27	23,10	2,38	2,51	3,50	**	31,18	3,03	2,92	4,47	**	
28	21,55	2,47	4,03	3,56	**	25,97	3,22	-1,55	4,65	**	
29	18,66	2,50	4,18	3,64	**	24,24	3,23	-0,22	4,70	**	
30	19,67	2,49	0,13	3,62	**	27,69	3,17	-2,70	4,60	**	

TABELA 13. Efeitos genotípicos estimados na análise de variância para os locos marcadores, seus erros padrão (EP) e significância do modelo, obtidos em uma população F_2 , cuja característica é controlada por 100 QTL, com diferentes níveis de herdabilidade e com dominância.

$h^2 = 0,250$						$h^2 = 0,125$					
Marc	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	
26	22,75	4,70	-5,34	6,76	**	16,88	6,75	-4,90	9,70	*	
27	23,30	4,58	-3,48	6,75	**	26,43	6,51	2,25	9,59	**	
28	19,88	4,71	0,70	6,80	**	21,71	6,68	0,35	9,64	**	
29	21,82	4,65	6,20	6,76	**	22,65	6,63	2,78	9,64	**	
30	17,79	4,70	-5,38	6,83	**	20,81	6,65	1,96	9,66	**	
$h^2 = 0,750$						$h^2 = 0,500$					
Marc	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	
31	3,19	2,72	6,74	3,87	ns	5,16	3,50	11,57	4,97	*	
32	2,48	2,72	5,09	3,88	ns	4,37	3,49	9,19	4,99	ns	
33	6,34	2,72	1,91	3,86	*	7,87	3,51	3,92	4,99	*	
34	4,89	2,86	1,84	3,89	ns	10,26	3,67	-1,33	4,99	*	
35	3,86	2,69	8,75	3,85	*	8,53	3,47	7,85	4,96	**	
$h^2 = 0,250$						$h^2 = 0,125$					
Marc	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	
31	5,16	4,88	4,90	6,94	ns	0,96	6,88	3,50	9,77	ns	
32	5,10	4,82	17,62	6,88	*	1,62	6,84	8,51	9,76	ns	
33	7,82	4,88	5,46	6,93	ns	12,35	6,86	1,17	9,74	ns	
34	6,44	5,12	2,61	6,96	ns	11,43	7,18	-3,14	9,78	ns	
35	1,34	4,85	-2,60	6,95	ns	9,22	6,80	2,84	9,74	ns	
$h^2 = 0,750$						$h^2 = 0,500$					
Marc	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	
36	14,37	2,67	3,64	3,75	**	13,03	3,51	-2,41	4,93	**	
37	16,62	2,62	7,18	3,69	**	14,43	3,49	2,99	4,91	**	
38	16,28	2,63	2,01	3,72	**	18,97	3,43	-0,53	4,85	**	
39	18,53	2,54	7,48	3,63	**	18,90	3,38	1,53	4,83	**	
40	17,00	2,50	9,19	3,66	**	18,96	3,30	5,08	4,82	**	
$h^2 = 0,250$						$h^2 = 0,125$					
Marc	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	
36	20,86	4,83	-4,34	6,78	**	14,65	6,91	4,12	9,71	ns	
37	23,95	4,78	8,08	6,72	**	16,02	6,89	3,84	9,69	ns	
38	20,64	4,80	9,72	6,79	**	21,18	6,84	-0,89	9,68	**	
39	22,14	4,73	-0,09	6,77	**	20,30	6,75	2,57	9,66	**	
40	24,69	4,59	5,37	6,71	**	12,95	6,66	4,51	9,73	ns	
$h^2 = 0,750$						$h^2 = 0,500$					
Marc	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	
41	8,03	2,64	7,21	3,83	**	6,91	3,40	15,40	4,94	**	
42	7,89	2,76	5,43	3,84	**	4,77	3,59	6,61	5,00	ns	
43	7,84	2,63	5,27	3,84	**	6,28	3,41	8,63	4,99	*	
44	5,44	2,60	3,96	3,88	ns	7,84	3,34	9,33	4,98	**	
45	3,81	2,82	2,06	3,88	ns	3,55	3,64	4,76	5,01	ns	

TABELA 13. Efeitos genotípicos estimados na análise de variância para os locos marcadores, seus erros padrão (EP) e significância do modelo, obtidos em uma população F_2 , cuja característica é controlada por 100 QTL, com diferentes níveis de herdabilidade e com dominância.

Marc	$h^2 = 0,250$						$h^2 = 0,125$					
	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign		a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	
41	9,44	4,75	14,15	6,88	*		10,15	6,70	14,94	9,72	ns	
42	7,48	4,98	4,88	6,93	ns		11,42	6,99	5,50	9,74	ns	
43	7,20	4,73	10,55	6,92	ns		6,84	6,66	15,81	9,74	ns	
44	6,62	4,65	12,21	6,93	ns		4,03	6,58	0,93	9,80	ns	
45	5,79	5,04	5,52	6,94	ns		1,06	7,09	8,42	9,77	ns	
Marc	$h^2 = 0,750$						$h^2 = 0,500$					
	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign		a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	
46	-3,01	2,73	-3,69	3,90	ns		-4,92	3,52	-4,15	5,03	ns	
47	-0,43	2,71	1,12	3,91	ns		-5,68	3,49	-2,23	5,02	ns	
48	-1,23	2,78	2,93	3,89	ns		-5,64	3,58	2,12	5,01	ns	
49	-0,55	2,70	2,28	3,90	ns		-4,91	3,47	1,42	5,02	ns	
50	2,45	2,77	1,35	3,90	ns		-3,78	3,57	1,51	5,03	ns	
Marc	$h^2 = 0,250$						$h^2 = 0,125$					
	a_i'	EP	d_i'	EP	Sign		a_i'	EP	d_i'	EP	Sign	
46	1,38	4,89	-1,04	6,98	ns		-18,01	6,77	19,59	9,67	**	
47	4,33	4,84	5,88	6,97	ns		-6,65	6,80	6,60	9,79	ns	
48	8,21	4,92	16,22	6,89	*		-7,36	6,96	12,27	9,75	ns	
49	2,29	4,82	-0,24	6,97	ns		-5,07	6,73	22,27	9,73	*	
50	7,18	4,94	0,55	6,96	ns		-0,91	6,93	17,11	9,77	ns	

TABELA 14. Posição dos QTLs em cada grupo de ligação. Quarta situação: 100 QTLs, com efeitos aditivos diferentes de zero e com dominância.

Grupo de ligação	Posição QTL	parâmetros a_i	d_i	Grupo de ligação	Posição QTL	parâmetros a_i	d_i
1	5	2,85	0,97	5	4	2,21	1,29
1	21	2,29	-1,30	5	14	3,88	-1,98
1	32	2,66	0,34	5	17	2,96	-2,92
1	54	-3,59	-2,19	5	23	-2,90	0,24
1	61	2,44	0,44	5	44	-2,50	-0,18
1	62	-2,69	-0,87	5	50	-2,85	-0,86
1	71	2,38	1,93	5	79	-2,70	-0,04
1	77	2,89	-2,54	5	88	2,17	0,36
1	81	-2,46	-1,39	5	91	-2,13	1,06
1	91	-2,30	0,15	5	95	-2,02	0,39
2	2	2,50	-0,11	6	6	4,29	-1,67
2	6	2,19	1,27	6	10	2,71	2,47
2	10	2,73	0,33	6	17	3,63	1,91
2	33	2,67	2,63	6	50	3,19	-2,77
2	39	2,27	1,06	6	63	2,07	1,50
2	50	3,97	-0,75	6	67	3,23	-0,28
2	68	-2,47	0,85	6	78	2,42	-0,76
2	69	2,30	0,72	6	85	2,62	-1,64
2	88	4,03	-0,34	6	87	3,71	3,01
2	96	4,01	3,67	6	100	2,34	2,20
3	11	2,21	0,24	7	17	2,17	0,08
3	12	3,72	-0,90	7	41	2,90	1,75
3	17	2,90	1,17	7	58	2,31	0,16
3	23	3,27	-0,37	7	72	2,02	-0,09
3	32	2,53	-0,33	7	78	2,36	2,04
3	54	2,80	2,40	7	88	2,33	0,87
3	56	2,02	1,61	7	90	2,56	-0,15
3	73	2,04	-0,03	7	92	-3,34	3,13
3	86	3,48	1,15	7	94	-2,96	2,05
3	89	-2,80	0,33	7	95	-2,27	0,79
4	13	2,33	2,05	8	1	-3,47	0,55
4	25	2,08	-0,78	8	6	3,12	0,56
4	42	2,06	0,21	8	13	2,08	-0,66
4	45	3,15	-1,95	8	27	2,57	1,08
4	46	3,37	3,01	8	44	2,49	1,16
4	47	3,30	-0,27	8	57	2,37	0,67
4	50	-2,09	-1,29	8	64	3,77	-0,47
4	85	-2,93	-2,46	8	79	3,04	1,72
4	88	2,13	0,13	8	83	2,09	-0,56
4	94	3,18	1,88	8	96	2,30	-2,14

TABELA 14. Posição dos QTLs em cada grupo de ligação. Quarta situação: 100 QTLs, com efeitos aditivos diferentes de zero e com dominância.

Grupo de ligação	Posição QTL	parâmetros a_i	d_i	Grupo de ligação	Posição QTL	parâmetros a_i	d_i
9	11	2,09	0,65	10	30	-2,43	-0,95
9	35	-2,90	-0,02	10	43	-3,57	1,19
9	41	3,87	2,16	10	45	3,26	0,57
9	62	3,51	2,91	10	53	2,19	0,49
9	64	-2,71	-2,04	10	55	-2,19	-0,44
9	68	2,16	-0,65	10	62	-3,88	-0,23
9	70	2,18	1,42	10	72	2,07	0,02
9	71	2,66	-0,02	10	76	2,52	1,52
9	77	-4,31	2,85	10	83	2,75	0,21
9	79	-3,17	-3,03	10	98	2,97	0,45

TABELA 15. Valores paramétricos dos efeitos genotípicos para cada marcador. Característica controlada por 100 QTLs, com valores aditivos diferentes de zero e com dominância.

Grupo de ligação	Marcador	$\sum_i (1-2r_i) a_i$	$\sum_i (1-2r_i)^2 d_i$
1	1	4,54	-0,01
1	2	5,04	-1,27
1	3	3,15	-1,81
1	4	1,25	-2,76
1	5	0,47	-3,17
2	6	11,69	2,11
2	7	13,25	3,10
2	8	14,31	3,74
2	9	12,91	2,90
2	10	12,17	3,14
3	11	12,40	0,45
3	12	16,15	1,12
3	13	14,65	2,26
3	14	12,91	3,67
3	15	9,79	2,54
4	16	7,41	0,88
4	17	10,40	0,79
4	18	12,58	-0,01
4	19	10,15	-0,54
4	20	7,67	-0,92
5	21	2,34	-1,52
5	22	0,76	-3,48
5	23	-3,29	-1,94
5	24	-4,76	-0,81
5	25	-5,34	0,53

TABELA 15. Valores paramétricos dos efeitos genotípicos para cada marcador. Característica controlada por 100 QTLs, com valores aditivos diferentes de zero e com dominância.

Grupo de ligação	Marcador	$\sum_i (1-2r_i) a_i$	$\sum_i (1-2r_i)^2 d_i$
6	26	13,16	1,08
6	27	15,68	1,89
6	28	16,10	-0,06
6	29	17,85	0,23
6	30	17,88	1,19
7	31	4,03	0,65
7	32	5,75	1,42
7	33	6,89	3,04
7	34	6,71	3,75
7	35	4,96	6,33
8	36	6,83	1,19
8	37	10,52	1,43
8	38	12,87	1,86
8	39	14,67	1,19
8	40	14,23	0,46
9	41	2,36	0,96
9	42	2,77	1,66
9	43	3,28	2,90
9	44	3,07	2,52
9	45	0,15	0,97
10	46	-0,63	0,10
10	47	-0,94	0,23
10	48	-0,42	1,29
10	49	1,32	1,42
10	50	5,02	1,89

TABELA 16. Efeitos genotípicos estimados na análise de regressão não linear (KNAPP et al., 1990) usando marcadores flanqueadores, e seus erros padrão (EP), obtidos em uma população F_2 , cuja característica é controlada por 100 QTL, com diferentes níveis de herdabilidade e com dominância.

Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
1 , 2	-1,36	1,29	1,72	1,93	-4,84	2,42	1,82	2,02
2 , 3	0,41	1,91	3,49	4,44	-0,71	2,08	3,77	4,98
3 , 4	-0,14	0,29	-0,00	0,09	-0,26	2,61	-0,07	0,89
4 , 5	-3,57	2,86	3,58	4,25	-0,96	2,79	1,43	4,18
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
1 , 2	-3,21	2,83	2,75	3,64	-0,03	0,07	0,02	0,09
2 , 3	6,39	4,86	2,99	4,83	5,10	4,17	-3,16	4,61
3 , 4	-0,35	2,14	-2,13	3,70	11,29	7,15	-5,27	10,29
4 , 5	-0,32	2,88	7,41	5,49	8,24	7,04	-5,00	10,00
Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
6 , 7	19,77	2,93	11,81	3,96	19,09	3,91	0,12	5,28
7 , 8	19,30	2,87	12,82	4,08	19,14	3,82	5,48	5,01
8 , 9	16,21	2,86	6,81	4,12	18,40	3,72	4,46	5,21
9 , 10	16,15	2,90	12,36	4,00	15,80	3,83	6,54	5,48
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
6 , 7	12,50	4,74	-8,88	5,89	24,35	7,77	-4,29	9,90
7 , 8	12,80	5,16	-3,63	4,70	24,40	7,57	-5,49	10,68
8 , 9	17,75	5,26	-5,38	7,51	23,06	7,40	-6,62	10,63
9 , 10	11,63	4,75	-8,96	6,51	20,43	7,53	3,41	10,18
Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
11,12	16,74	2,82	-4,27	3,90	17,97	3,70	-4,29	5,17
12,13	18,04	2,88	-3,34	4,06	17,63	3,78	-3,49	5,29
13,14	15,46	3,04	-1,67	3,80	13,33	3,97	-3,25	4,96
14,15	12,97	3,20	2,15	4,36	11,16	4,17	1,08	5,65
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
11,12	12,79	5,17	-9,79	7,05	4,23	7,40	-13,83	10,71
12,13	14,63	5,34	-9,22	7,53	7,62	7,41	-7,44	9,72
13,14	13,44	5,50	-6,65	7,49	11,24	7,97	1,61	9,52
14,15	13,65	5,77	-2,52	7,65	11,14	8,14	3,56	10,54

TABELA 16. Efeitos genotípicos estimados na análise de regressão não linear (KNAPP et al., 1990) usando marcadores flanqueadores, e seus erros padrão (EP), obtidos em uma população F_2 , cuja característica é controlada por 100 QTL, com diferentes níveis de herdabilidade e com dominância.

Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i'	EP	d_i'	EP	a_i'	EP	d_i'	EP
16,17	11,26	2,86	-4,73	3,51	9,57	3,77	2,64	5,53
17,18	14,14	2,84	-1,01	3,84	10,96	3,73	-0,86	4,46
18,19	13,96	2,94	-0,12	4,04	11,52	3,86	-2,37	5,34
19,20	11,83	3,05	-3,88	4,15	7,90	3,64	-5,26	4,67
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i'	EP	d_i'	EP	a_i'	EP	d_i'	EP
16,17	14,18	5,21	-4,01	7,21	10,24	7,34	23,50	10,66
17,18	15,15	5,13	-11,56	6,97	4,40	6,75	15,67	11,37
18,19	16,48	5,30	-17,38	7,27	15,00	7,05	-6,74	6,63
19,20	15,47	5,32	-17,55	7,66	16,87	7,39	-7,74	9,00
Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i'	EP	d_i'	EP	a_i'	EP	d_i'	EP
21,22	-6,34	3,01	-8,74	4,22	-6,98	3,79	1,44	4,08
22,23	-4,27	2,93	-11,52	4,33	-5,78	3,78	-7,64	5,31
23,24	-5,82	2,94	-6,74	4,30	-8,91	3,74	-4,36	4,63
24,25	-8,22	2,98	2,19	3,39	-10,99	3,87	-3,23	5,54
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i'	EP	d_i'	EP	a_i'	EP	d_i'	EP
21,22	-3,50	5,40	-7,26	7,52	-9,64	7,40	-7,60	10,13
22,23	-3,29	5,29	-8,23	7,74	-0,09	3,28	-3,01	6,97
23,24	-6,63	5,12	2,29	4,79	-4,71	4,92	3,23	5,79
24,25	-6,38	5,09	14,23	7,04	-12,10	7,58	5,84	10,75
Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i'	EP	d_i'	EP	a_i'	EP	d_i'	EP
26,27	26,00	2,57	0,99	3,63	32,53	3,30	1,74	4,27
27,28	25,93	2,56	5,15	3,75	32,77	3,29	3,99	4,75
28,29	23,34	2,63	6,40	3,87	28,89	3,43	0,34	5,05
29,30	22,81	2,69	3,34	3,88	30,97	3,44	-2,58	4,77
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i'	EP	d_i'	EP	a_i'	EP	d_i'	EP
26,27	26,70	4,98	-6,71	7,12	24,45	7,07	2,38	7,21
27,28	24,85	4,97	-2,76	7,19	27,56	7,07	6,23	10,30
28,29	24,04	5,01	7,23	6,97	25,82	7,15	3,14	10,18
29,30	23,20	5,06	4,79	7,22	25,42	7,23	4,51	10,62
Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i'	EP	d_i'	EP	a_i'	EP	d_i'	EP
31,32	3,39	2,90	7,97	4,44	5,61	3,76	14,32	5,65
32,33	5,23	2,95	-0,30	2,19	7,52	3,82	9,61	5,45
33,34	6,56	3,01	1,88	4,04	10,91	3,92	-0,45	5,11
34,35	3,64	2,63	8,37	3,86	9,18	3,70	7,37	4,93

TABELA 16. Efeitos genotípicos estimados na análise de regressão não linear (KNAPP et al., 1990) usando marcadores flanqueadores, e seus erros padrão (EP), obtidos em uma população F_2 , cuja característica é controlada por 100 QTL, com diferentes níveis de herdabilidade e com dominância.

Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
31,32	4,65	4,51	15,27	7,04	1,62	5,87	6,48	9,88
32,33	6,15	5,03	17,69	8,07	2,55	3,09	-0,79	1,87
33,34	7,62	5,26	5,64	7,37	14,27	7,66	-0,98	10,76
34,35	5,42	5,21	1,86	4,00	11,33	7,50	-3,34	9,91
Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
36,37	17,30	2,79	7,31	3,64	15,48	3,72	1,78	5,00
37,38	19,44	2,84	7,79	4,11	19,97	3,76	0,39	4,74
38,39	19,96	2,70	8,97	3,69	21,62	3,61	3,15	5,15
39,40	20,48	2,68	10,25	3,90	21,66	3,56	4,22	5,09
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
36,37	24,75	5,10	7,42	6,50	17,33	7,36	5,71	10,11
37,38	26,77	5,19	12,96	7,53	22,26	7,51	1,47	9,51
38,39	24,48	5,07	10,47	7,29	23,89	7,25	0,65	10,42
39,40	26,63	4,96	5,79	6,76	19,39	7,15	1,70	8,94
Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
41,42	9,31	2,94	9,53	4,26	6,53	3,62	18,10	5,73
42,43	9,58	2,97	8,24	4,28	6,85	3,81	12,59	5,41
43,44	8,28	2,82	6,00	4,27	8,64	3,64	14,64	5,34
44,45	5,47	2,89	4,98	4,31	7,36	3,56	9,71	5,64
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
41,42	9,09	4,82	12,85	7,90	10,26	6,95	14,29	11,13
42,43	8,50	5,22	12,56	7,34	0,84	1,65	1,86	3,50
43,44	8,27	5,09	16,44	7,50	6,47	6,53	11,45	12,02
44,45	7,08	4,89	11,76	7,99	1,89	7,45	9,92	10,39
Marc.	$h^2 = 0,750$				$h^2 = 0,500$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
46,47	-2,22	2,79	-1,78	3,48	-6,56	3,84	-4,69	5,47
47,48	-0,94	1,82	1,37	2,90	-6,81	3,89	-0,33	5,57
48,49	-0,13	0,90	0,05	0,67	-6,21	3,90	1,44	5,59
49,50	0,64	1,98	0,03	0,22	-5,36	3,75	2,53	5,39
Marc.	$h^2 = 0,250$				$h^2 = 0,125$			
	a_i	EP	d_i	EP	a_i	EP	d_i	EP
46,47	3,53	4,77	3,99	6,11	-15,21	5,90	13,09	8,38
47,48	7,89	5,00	15,14	7,00	-8,03	7,54	18,58	10,61
48,49	7,05	5,02	14,71	8,24	-4,86	6,92	23,66	10,24
49,50	1,63	3,40	0,07	0,66	-4,54	6,71	21,36	11,03

TABELA 17. Efeitos genotípicos aditivos estimados ($\hat{b}$) na análise de regressão linear múltipla para os locos marcadores, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 1: 10 QTLs e ausência de dominância ($d=0$).

$h^2 = 0,750$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
2	7	-1,52	0,64	1,60	-2,33
2	8	-2,40	0,58	4,64	-2,73
3	14	1,51	0,59	1,82	2,29
4	17	2,20	0,59	3,76	3,03
5	25	-2,88	0,52	8,20	-3,49
6	28	1,66	0,62	1,99	2,38
7	34	-1,86	0,60	2,65	-2,71
8	38	4,30	0,57	14,08	3,85
9	43	1,26	0,58	1,31	1,73
10	50	2,35	0,49	6,16	2,69
$R^2 = 0,6756$			Significância do modelo: $P < 0,01$		
$h^2 = 0,500$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
1	5	1,66	0,84	1,10	1,26
4	17	2,35	0,91	1,87	3,03
4	18	2,97	0,92	2,90	2,91
7	34	-2,04	0,92	1,39	-2,71
8	38	4,06	0,87	5,85	3,85
9	43	2,20	0,90	1,69	1,73
10	50	1,73	0,75	1,50	2,69
$R^2 = 0,4608$			Significância do modelo: $P < 0,01$		

TABELA 17. Efeitos genotípicos aditivos estimados ($\hat{b}$) na análise de regressão linear múltipla para os locos marcadores, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 1: 10 QTLs e ausência de dominância ($d=0$).

h² = 0,250					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R² Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
2	7	-3,26	1,61	1,16	-2,33
4	20	-2,57	1,31	1,10	1,31
7	32	-3,26	1,56	1,24	-1,22
7	34	-3,53	1,53	1,51	-2,71
7	35	2,94	1,43	1,19	-1,97
8	39	3,53	1,48	1,61	3,03
9	42	2,98	1,50	1,11	1,66
10	47	3,46	1,51	1,48	0,81
R² = 0,2457			Significância do modelo: P<0,01		
h² = 0,125					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R² Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
2	9	-8,22	2,11	4,15	-1,83
2	10	5,73	1,94	2,45	-1,23
5	25	-3,96	1,96	1,15	-3,49
8	38	6,38	2,17	2,42	3,85
R² = 0,2484			Significância do modelo: P<0,01		

TABELA 18. Efeitos genotípicos aditivos estimados ($\hat{b}$) na análise de regressão linear múltipla submetida a eliminação de variáveis pelo processo Backward, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 1: 10 QTLs e ausência de dominância ($d=0$).

$h^2 = 0,750$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\sum a_i (1-2r_i)$
1	3	1,23	0,48	1,71	2,20
1	4	0,98	0,46	1,16	1,88
2	7	-1,38	0,49	2,02	-2,33
2	8	-2,43	0,49	5,97	-2,73
3	13	1,15	0,51	1,31	2,11
3	14	1,54	0,51	2,35	2,29
4	17	1,97	0,49	4,08	3,03
4	18	1,09	0,48	1,35	2,91
5	25	-3,35	0,36	18,79	-3,49
6	28	2,46	0,34	11,91	2,38
7	31	-0,87	0,39	1,27	-0,82
7	34	-2,41	0,40	8,79	-2,71
8	38	4,14	0,35	26,72	3,85
9	43	1,74	0,34	6,34	1,73
10	48	0,94	0,40	1,42	1,21
10	50	2,35	0,40	8,48	2,69
$R^2 = 0,6539$			Significância do modelo: $P < 0,01$		
$h^2 = 0,500$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\sum a_i (1-2r_i)$
1	5	1,80	0,52	2,97	1,26
2	7	-2,54	0,53	5,61	-2,33
3	14	1,78	0,54	2,79	2,29
4	17	2,00	0,75	1,81	3,03
4	18	2,37	0,73	2,64	2,91
5	23	-1,63	0,62	1,76	-1,57
5	25	-1,95	0,62	2,50	-3,49

TABELA 18. Efeitos genotípicos aditivos estimados ($\hat{b}$) na análise de regressão linear múltipla submetida a eliminação de variáveis pelo processo Backward, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 1: 10 QTLs e ausência de dominância ($d=0$).

$h^2 = 0,500$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\sum a_i (1-2r_i)$
6	28	1,30	0,61	1,16	2,38
6	30	1,41	0,61	1,36	1,07
7	31	-1,63	0,60	1,87	-0,81
7	34	-2,36	0,60	3,82	-2,71
8	38	3,81	0,54	11,62	3,85
9	43	1,92	0,52	3,41	1,73
10	50	2,09	0,51	4,17	2,69

$R^2 = 0,4226$

Significância do modelo: $P < 0,01$

$h^2 = 0,250$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\sum a_i (1-2r_i)$
2	7	-3,02	0,88	2,92	-2,33
3	14	1,82	0,87	1,11	2,29
4	17	2,26	0,91	1,57	3,03
5	25	-2,71	0,89	2,35	-3,49
6	27	2,05	0,83	1,55	2,02
7	32	-2,54	1,10	1,36	-1,22
7	34	-3,55	1,35	1,75	-2,71
7	35	3,32	1,30	1,65	-1,97
8	39	3,85	0,91	4,42	3,03
9	42	2,59	0,86	2,30	1,66
10	47	2,43	0,86	2,04	0,81

$R^2 = 0,1964$

Significância do modelo: $P < 0,01$

TABELA 18. Efeitos genotípicos aditivos estimados ($\hat{b}$) na análise de regressão linear múltipla submetida a eliminação de variáveis pelo processo Backward, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 1: 10 QTLs e ausência de dominância ($d=0$).

$h^2 = 0,125$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
1	3	3,31	1,33	1,56	2,20
2	9	-8,15	1,78	5,13	-1,83
2	10	5,64	1,74	2,62	-1,23
4	16	-3,29	1,58	1,11	2,03
4	19	3,75	1,48	1,63	1,95
5	25	-2,70	1,35	1,02	-3,49
6	28	3,38	1,30	1,71	2,38
8	38	5,90	1,33	4,81	3,85
9	43	3,70	1,30	2,05	1,73
10	49	3,97	1,31	2,32	1,80
$R^2 = 0,1784$			Significância do modelo: $P < 0,01$		

TABELA 19. Efeitos genotípicos aditivos estimados na análise de regressão linear múltipla para os locos marcadores, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 2: 10 QTLs na presença de dominância.

$h^2 = 0,750$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
1	3	3,38	0,75	5,57	3,17
3	11	1,81	0,63	2,33	2,65
4	18	3,23	0,64	6,81	2,73
5	22	-2,15	0,69	2,72	-2,50
6	29	2,72	0,63	5,07	2,74
7	35	2,76	0,61	5,58	2,44
8	37	1,44	0,64	1,40	3,18
8	38	2,33	0,64	3,68	2,82
9	43	1,66	0,65	1,86	1,12
9	45	1,23	0,61	1,14	2,22
10	49	2,88	0,62	5,87	2,12

$R^2 = 0,6294$

Significância do modelo: $P < 0,01$

$h^2 = 0,500$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
1	3	4,61	1,07	5,02	3,17
2	7	1,96	0,98	1,14	1,56
2	9	1,72	0,87	1,11	0,70
4	18	3,21	0,92	3,36	2,73
6	29	2,44	0,91	2,04	2,74
7	35	3,77	0,87	5,07	2,44
8	38	2,48	0,92	2,05	2,82
10	49	2,17	0,89	1,69	2,12

$R^2 = 0,4723$

Significância do modelo: $P < 0,01$

TABELA 19. Efeitos genotípicos aditivos estimados na análise de regressão linear múltipla para os locos marcadores, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 2: 10 QTLs na presença de dominância.

$h^2 = 0,250$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
1	5	3,78	1,48	1,84	1,96
3	12	5,20	1,58	3,00	2,17
6	29	3,16	1,52	1,21	2,74
7	31	-3,76	1,36	2,16	0,60
10	49	3,18	1,49	1,28	2,12
$R^2 = 0,2662$			Significância do modelo: $P < 0,01$		
$h^2 = 0,125$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
3	15	4,54	2,10	1,32	0,65
6	27	-6,63	2,26	2,40	1,39
6	30	6,25	1,95	2,86	1,83
7	35	4,20	2,07	1,16	2,44
8	37	5,59	2,20	1,82	3,18
10	48	5,38	2,19	1,71	1,42
$R^2 = 0,2645$			Significância do modelo: $P < 0,01$		

TABELA 20. Efeitos genotípicos aditivos estimados ($\hat{b}$) na análise de regressão linear múltipla submetida a eliminação de variáveis pelo processo Backward, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 2: 10 QTLs na presença de dominância.

$h^2 = 0,750$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
1	3	3,51	0,41	16,20	3,17
2	7	1,46	0,39	3,45	1,56
3	11	2,02	0,45	4,93	2,65
3	15	1,12	0,47	1,43	0,65
4	18	2,73	0,39	11,45	2,73
5	21	-1,40	0,53	1,77	-2,41
5	22	-1,96	0,53	3,39	-2,50
6	29	2,91	0,40	11,90	2,74
7	35	3,26	0,41	14,17	2,44
8	37	1,24	0,56	1,24	3,18
8	38	2,06	0,54	3,70	2,82
9	43	1,58	0,48	2,70	1,12
9	45	1,40	0,47	2,25	2,22
10	49	2,67	0,39	10,66	2,12

 $R^2 = 0,6017$ Significância do modelo: $P < 0,01$

$h^2 = 0,500$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
1	3	4,37	0,58	12,60	3,17
2	9	1,67	0,55	2,31	0,70
3	13	1,65	0,56	2,15	1,46
4	18	3,37	0,56	8,68	2,73
5	22	-2,75	0,56	5,89	-2,50
6	28	1,91	0,74	1,70	2,07
6	29	2,58	0,76	2,86	2,74

TABELA 20. Efeitos genotípicos aditivos estimados ($\hat{b}$) na análise de regressão linear múltipla submetida a eliminação de variáveis pelo processo Backward, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 2: 10 QTLs na presença de dominância.

h² = 0,500					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R² Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
7	35	3,53	0,59	8,37	2,44
8	38	2,54	0,53	5,49	2,82
9	45	2,36	0,57	4,29	2,22
10	49	2,17	0,57	3,61	2,12
R² = 0,4228			Significância do modelo: P<0,01		
h² = 0,250					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R² Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
1	5	2,62	0,94	1,95	1,96
3	12	4,09	0,93	4,73	2,17
4	18	3,63	0,93	3,81	2,73
5	22	-3,77	0,93	4,03	-2,50
6	29	2,64	0,96	1,91	2,74
7	31	-2,41	1,03	1,39	0,60
7	34	3,02	1,07	2,00	2,00
8	38	2,83	0,89	2,53	2,82
9	43	2,17	0,96	1,31	1,12
10	49	3,34	0,94	3,13	2,12
R² = 0,2129			Significância do modelo: P<0,01		

TABELA 20. Efeitos genotípicos aditivos estimados ($\hat{b}$) na análise de regressão linear múltipla submetida a eliminação de variáveis pelo processo Backward, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 2: 10 QTLs na presença de dominância.

$h^2 = 0,125$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
1	4	5,29	1,41	3,51	2,92
3	15	5,36	1,37	3,77	0,65
5	22	-4,26	1,31	2,64	-2,50
6	27	-4,76	1,67	2,04	1,39
6	30	6,25	1,68	3,41	1,83
7	33	4,14	1,35	2,36	1,34
8	37	6,58	1,31	6,03	3,18
10	47	-4,36	1,80	1,48	0,95
10	48	5,39	1,83	2,18	1,42
$R^2 = 0,2135$			Significância do modelo: $P < 0,01$		

TABELA 21. Efeitos genotípicos aditivos estimados na análise de regressão linear múltipla para os locos marcadores, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 3: 100 QTLs e ausência de dominância.

$h^2 = 0,750$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
1	1	3,56	1,40	1,83	2,22
1	5	10,41	1,42	13,34	10,96
3	13	5,11	1,73	2,43	8,73
3	14	3,25	1,60	1,17	8,28
3	15	3,77	1,38	2,10	6,42
4	19	4,43	1,74	1,82	4,12
5	21	5,12	1,50	3,23	9,98
5	22	5,47	1,62	3,18	10,53
5	23	2,97	1,51	1,09	7,11
6	26	4,52	1,60	2,25	4,51
6	29	5,26	1,57	3,11	3,13
6	30	-6,50	1,50	5,12	-0,65
7	34	3,67	1,67	1,37	5,54
8	39	3,84	1,72	1,41	3,12
8	40	2,91	1,47	1,11	3,70
9	41	-4,08	1,43	2,29	-4,33
9	42	-4,74	1,83	1,89	-2,92
9	43	4,77	1,77	2,04	0,54
9	45	5,94	1,47	4,47	3,78
10	49	5,86	1,73	3,20	8,66
10	50	3,97	1,61	1,71	8,65

$R^2 = 0,6905$

Significância do modelo: $P < 0,01$

TABELA 21. Efeitos genotípicos aditivos estimados na análise de regressão linear múltipla para os locos marcadores, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 3: 100 QTLs e ausência de dominância.

$h^2 = 0,500$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
1	5	7,62	2,12	3,57	10,96
2	7	-7,11	2,69	1,96	0,60
2	10	5,84	2,37	1,71	3,68
3	14	11,04	2,39	5,75	8,28
5	22	11,55	2,42	6,14	10,53
7	31	4,54	2,18	1,22	3,86
8	38	9,08	2,63	3,29	1,70
9	43	6,55	2,64	1,73	0,54
9	45	7,51	2,20	3,25	3,78
10	46	-4,05	2,02	1,14	4,26
10	50	5,59	2,41	1,53	8,65
$R^2 = 0,5020$			Significância do modelo: $P < 0,01$		
$h^2 = 0,250$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
1	5	13,45	3,74	3,57	10,96
3	15	7,92	3,63	1,35	6,42
4	16	10,12	4,34	1,54	2,16
5	21	10,12	3,95	1,85	9,98
7	34	11,28	4,40	1,85	5,54
$R^2 = 0,3063$			Significância do modelo: $P < 0,01$		
$h^2 = 0,125$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
1	5	18,76	5,66	3,05	10,96
6	29	14,95	6,26	1,61	3,13
7	31	17,59	5,82	2,55	3,86
$R^2 = 0,2173$			Significância do modelo: $P < 0,01$		

TABELA 22. Efeitos genotípicos aditivos estimados ($\hat{b}$) na análise de regressão linear múltipla submetida a eliminação de variáveis pelo processo Backward, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 3: 100 QTLs na ausência de dominância.

$h^2 = 0,750$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
1	1	2,27	1,13	1,07	2,22
1	5	9,72	1,13	16,47	10,96
2	8	2,85	1,02	2,01	2,78
3	13	4,08	1,46	2,04	8,73
3	14	3,19	1,54	1,13	8,28
3	15	3,33	1,32	1,65	6,42
4	19	3,47	1,03	2,92	4,12
5	21	4,54	1,42	2,64	9,98
5	22	7,19	1,40	6,51	10,53
6	26	6,42	1,17	7,41	4,51
6	29	6,40	1,40	5,26	3,13
6	30	-5,85	1,44	4,16	-0,65
7	32	4,09	1,23	2,85	4,78
7	34	3,88	1,23	2,55	5,54
8	39	4,28	1,04	4,30	3,12
9	41	-4,95	1,34	3,51	-4,33
9	42	-4,17	1,76	1,47	-2,92
9	43	4,05	1,53	1,82	0,54
9	45	6,02	1,28	5,52	3,78
10	49	7,48	1,55	5,82	8,66
10	50	3,95	1,48	1,85	8,65

 $R^2 = 0,6627$ Significância do modelo: $P < 0,01$ $h^2 = 0,500$

Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
1	5	8,80	1,48	8,44	10,96
2	10	6,50	1,49	4,71	3,68
3	14	10,05	1,48	10,73	8,28
4	19	4,79	1,51	2,54	4,12
5	22	11,99	1,45	14,98	10,53

TABELA 22. Efeitos genotípicos aditivos estimados ($\hat{b}$) na análise de regressão linear múltipla submetida a eliminação de variáveis pelo processo Backward, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 3: 100 QTLs na ausência de dominância.

$h^2 = 0,500$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
6	26	4,12	1,44	2,07	4,51
7	31	7,34	1,48	5,99	3,86
8	38	6,36	1,49	4,53	1,70
9	42	-5,65	2,33	1,50	-2,92
9	43	4,56	2,28	1,02	0,54
9	45	6,41	1,88	2,93	3,78
10	49	4,57	2,28	1,03	8,66
10	50	5,42	2,19	1,56	8,65

$R^2 = 0,4477$

Significância do modelo: $P < 0,01$

$h^2 = 0,250$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
1	5	13,14	2,54	6,43	10,96
3	15	10,80	2,49	4,60	6,42
5	21	10,84	2,50	4,61	9,98
6	27	5,88	2,55	1,34	5,25
7	34	7,78	2,47	2,48	5,54
8	40	-5,18	2,56	1,04	3,70
10	48	8,27	3,40	1,49	7,11
10	49	10,87	3,39	2,57	8,66

$R^2 = 0,2518$

Significância do modelo: $P < 0,01$

TABELA 22. Efeitos genotípicos aditivos estimados ($\hat{b}$) na análise de regressão linear múltipla submetida a eliminação de variáveis pelo processo Backward, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 3: 100 QTLs na ausência de dominância.

$h^2 = 0,125$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\sum a_i (1-2r_i)$
1	5	15,92	3,83	4,22	10,96
4	19	12,37	5,49	1,28	4,12
4	20	-10,88	5,31	1,06	2,87
5	22	7,74	3,76	1,07	10,53
6	29	13,30	3,78	3,07	3,13
7	31	17,59	3,82	5,15	3,86
8	39	11,56	3,94	2,16	3,13
10	49	9,47	3,85	1,52	8,66
$R^2 = 0,1735$			Significância do modelo: $P < 0,01$		

TABELA 23. Efeitos genotípicos aditivos estimados ($\hat{b}$) na análise de regressão linear múltipla para os locos marcadores, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 4: 100 QTLs na presença de dominância.

$h^2 = 0,750$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
1	3	6,21	3,19	1,08	3,15
1	4	-6,39	2,84	1,43	1,25
2	7	6,76	2,97	1,47	13,25
2	10	6,66	2,55	1,92	12,17
3	12	8,15	2,78	2,40	16,10
3	13	7,72	3,01	1,85	14,65
4	18	9,14	2,95	2,68	12,58
5	25	-6,02	2,52	1,60	-5,34
6	26	7,79	2,53	2,65	13,16
6	27	7,36	2,86	1,86	15,68
6	30	11,10	2,39	5,84	17,88
8	39	12,50	3,07	4,54	14,67
10	50	7,22	2,76	1,92	5,02

$R^2 = 0,6828$

Significância do modelo: $P < 0,01$

TABELA 23. Efeitos genotípicos aditivos estimados ($\hat{b}$) na análise de regressão linear múltipla para os locos marcadores, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 4: 100 QTLs na presença de dominância.

h² = 0,500					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R² Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
2	6	11,76	4,19	2,21	11,69
2	8	11,17	4,19	1,99	14,31
3	12	8,77	4,25	1,20	16,15
6	27	16,49	4,38	3,91	15,68
6	30	18,35	3,65	6,77	17,88
8	38	14,09	4,55	2,67	12,87
9	44	9,50	3,96	1,62	3,07
R² = 0,5548			Significância do modelo: P<0,01		
h² = 0,250					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R² Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
1	3	18,68	8,51	1,36	3,15
3	15	13,13	6,46	1,17	9,79
6	29	16,20	7,48	1,33	17,85
8	40	16,40	6,99	1,55	14,23
R² = 0,2919			Significância do modelo: P<0,01		
h² = 0,125					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R² Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
10	46	-29,82	10,20	2,39	-0,63
R² = 0,1939			Significância do modelo: P<0,01		

TABELA 24. Efeitos genotípicos aditivos estimados ($\hat{b}$) na análise de regressão linear múltipla submetida a eliminação de variáveis pelo processo Backward, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 4: 100 QTLs na presença de dominância.

$h^2 = 0,750$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
1	3	8,04	2,36	2,94	3,15
1	4	-6,01	2,33	1,71	1,25
2	7	12,12	2,08	8,17	13,25
2	10	8,88	2,01	4,82	12,17
3	12	9,90	2,25	4,80	16,15
3	13	10,61	2,35	5,07	14,65
4	18	13,40	1,62	15,16	12,58
5	25	-6,26	1,71	3,39	-5,34
6	26	8,21	2,38	3,01	13,16
6	27	8,54	2,46	3,04	15,68
6	30	11,29	1,94	8,15	17,88
7	33	5,64	1,65	2,97	6,89
8	37	5,05	2,01	1,62	10,52
8	39	15,06	1,94	13,62	14,67
9	41	4,60	1,64	2,02	2,36
10	50	4,07	1,69	1,49	5,02

$R^2 = 0,6578$

Significância do modelo: $P < 0,01$

$h^2 = 0,500$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
1	3	5,28	2,51	1,13	3,15
2	6	9,50	3,27	2,15	11,69
2	8	12,65	3,02	4,35	14,31
3	11	8,29	3,51	1,43	12,40
3	12	11,88	3,51	2,89	16,15
4	18	11,35	2,46	5,23	12,58

TABELA 24. Efeitos genotípicos aditivos estimados ($\hat{b}$) na análise de regressão linear múltipla submetida a eliminação de variáveis pelo processo Backward, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 4: 100 QTLs na presença de dominância.

$h^2 = 0,500$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
5	24	-7,64	2,52	2,33	-4,76
6	27	18,85	2,90	9,88	15,68
6	30	18,04	2,94	8,88	17,88
7	34	9,97	2,65	3,54	6,71
8	38	11,75	3,24	3,29	12,87
8	40	8,15	3,19	1,66	14,23
9	44	5,11	2,40	1,16	3,07

$R^2 = 0,5194$

Significância do modelo: $P < 0,01$

$h^2 = 0,250$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\Sigma a_i (1-2r_i)$
1	3	9,48	4,35	1,20	3,15
2	8	17,09	4,32	3,86	14,31
3	15	15,40	4,54	2,87	9,79
4	18	15,80	4,28	3,38	12,58
6	27	12,86	5,17	1,56	15,68
6	29	14,25	5,25	1,86	17,85
8	37	11,41	5,18	1,23	10,52
8	40	18,15	4,96	3,31	14,23
10	48	12,73	4,46	2,05	-0,42

$R^2 = 0,2345$

Significância do modelo: $P < 0,01$

TABELA 24. Efeitos genotípicos aditivos estimados ($\hat{b}$) na análise de regressão linear múltipla submetida a eliminação de variáveis pelo processo Backward, seus erros padrão (EP), R^2 parcial e significância do modelo. Situação número 4: 100 QTLs na presença de dominância.

$h^2 = 0,125$					
Grupo de ligação	Marcador	$\hat{b}_i$	EP	R^2 Parcial(%)	$\sum a_i (1-2r_i)$
2	7	21,36	6,78	2,46	13,25
4	19	17,76	6,82	1,69	10,15
6	27	24,24	6,28	3,64	15,68
8	38	20,28	6,52	2,39	12,87
10	46	-16,47	6,47	1,62	-0,63
$R^2 = 0,1159$			Significância do modelo: $P < 0,01$		

TABELA 25. Médias populacionais (MPO), variâncias genéticas (σ_g^2) e ganho realizado com a seleção (GSR) nos cinco ciclos seletivos simulados para os três métodos empregados (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por marcadores-MAS e seleção combinada-COMB). Primeira situação: 10 QTLs na ausência de dominância.

$h^2=0,750$									
CICLOS	MPO			σ_g^2			GSR		
	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB
0	60,0	60,0	60,1	49,4	47,9	47,8	-	-	-
1	70,9	70,7	70,8	30,1	31,1	27,7	10,9	10,7	10,7
2	79,0	77,0	78,6	19,3	25,5	20,0	8,1	6,3	7,8
3	85,6	81,5	85,0	10,7	19,7	10,0	6,6	4,5	6,4
4	89,8	84,2	89,3	1,4	16,1	2,6	4,2	2,7	4,3
5	90,5	84,8	90,4	0,0	15,3	0,3	0,7	0,6	1,1

$h^2=0,500$									
CICLOS	MPO			σ_g^2			GSR		
	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB
0	59,2	60,3	60,1	50,7	46,5	47,3	-	-	-
1	69,2	70,3	69,9	38,2	30,6	30,5	10,1	10,0	9,8
2	77,4	76,1	76,7	34,9	24,2	21,8	8,2	5,8	6,8
3	83,1	79,6	82,6	13,1	24,2	14,6	5,7	3,5	5,9
4	87,3	83,0	86,9	6,0	16,6	7,2	4,2	3,4	4,3
5	89,5	83,6	89,1	2,5	14,2	2,9	2,2	0,6	2,2

TABELA 25. Médias populacionais (MPO), variâncias genéticas (σ_g^2) e ganho realizado com a seleção (GSR) nos cinco ciclos seletivos simulados para os três métodos empregados (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por marcadores-MAS e seleção combinada-COMB). Primeira situação: 10 QTLs na ausência de dominância.

$h^2=0,250$									
CICLOS	MPO			σ_g^2			GSR		
	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB
0	60,4	60,3	59,3	46,5	47,9	48,9	-	-	-
1	65,0	68,3	67,0	43,0	34,8	33,4	4,7	8,0	7,7
2	70,6	72,2	72,9	36,2	32,6	32,1	5,6	3,9	5,9
3	76,7	76,3	78,5	29,8	26,3	25,1	6,1	4,1	5,6
4	83,2	78,4	82,3	15,2	22,2	17,6	6,5	2,1	3,8
5	85,9	79,4	85,5	10,6	18,2	11,0	2,7	1,0	3,2

$h^2=0,125$									
CICLOS	MPO			σ_g^2			GSR		
	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB
0	60,7	59,3	59,4	51,6	49,5	47,1	-	-	-
1	66,7	66,9	66,3	32,9	40,9	38,9	6,0	7,6	6,9
2	70,0	72,1	70,4	27,6	35,4	37,8	3,3	5,2	4,1
3	72,2	73,7	76,2	31,8	30,5	25,3	2,2	1,6	5,8
4	75,1	75,2	80,6	24,8	28,6	22,5	2,9	1,5	4,4
5	76,8	77,2	82,8	20,1	27,4	16,3	1,7	2,0	2,2

TABELA 26. Médias populacionais (MPO), variâncias genéticas (σ^2_g) e ganho realizado com a seleção (GSR) nos cinco ciclos seletivos simulados para os três métodos empregados (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por marcadores-MAS e seleção combinada-COMB). Segunda situação: 10 QTLs na presença de dominância.

$h^2=0,750$									
CICLOS	MPO			σ^2_g			GSR		
	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB
0	59,8	60,2	60,2	48,6	46,3	52,3	-	-	-
1	68,7	69,9	70,5	35,9	36,0	29,5	8,9	9,7	10,3
2	77,8	76,8	78,9	23,9	29,8	22,6	9,1	6,9	8,4
3	84,1	81,1	85,2	11,0	22,6	7,2	6,3	4,3	6,3
4	87,5	83,9	87,8	1,9	16,0	2,0	3,3	2,8	2,6
5	88,5	84,4	88,5	0,1	12,2	0,3	1,1	0,5	0,7

$h^2=0,500$									
CICLOS	MPO			σ^2_g			GSR		
	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB
0	60,5	60,6	60,7	45,8	49,2	49,8	-	-	-
1	68,6	70,0	69,0	39,1	33,3	36,0	8,1	9,4	8,3
2	74,3	75,9	76,4	27,2	30,0	27,2	5,7	5,9	7,4
3	79,5	78,8	83,0	17,7	26,1	14,0	5,2	2,9	6,6
4	83,8	81,6	86,3	11,0	24,9	4,8	4,3	2,8	3,3
5	86,5	82,5	87,8	3,4	20,1	1,3	2,7	0,9	1,5

TABELA 26. Médias populacionais (MPO), variâncias genéticas (σ_g^2) e ganho realizado com a seleção (GSR) nos cinco ciclos seletivos simulados para os três métodos empregados (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por marcadores-MAS e seleção combinada-COMB). Segunda situação: 10 QTLs na presença de dominância.

$h^2=0,250$									
CICLOS	MPO			σ_g^2			GSR		
	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB
0	60,6	60,0	60,8	45,4	50,9	52,3	-	-	-
1	65,3	68,0	67,9	48,8	37,0	38,1	4,7	8,0	7,1
2	69,8	72,6	73,6	37,0	31,4	34,3	4,5	4,6	5,7
3	73,3	76,2	78,5	37,5	27,2	20,8	3,5	3,6	4,9
4	79,0	77,9	82,8	19,6	23,4	14,7	5,7	1,7	4,3
5	81,3	79,9	85,8	17,2	19,1	8,0	2,4	2,0	3,0

$h^2=0,125$									
CICLOS	MPO			σ_g^2			GSR		
	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB
0	59,6	60,2	61,0	46,1	46,8	49,1	-	-	-
1	65,2	66,6	66,1	43,1	40,5	47,8	5,6	6,4	5,1
2	67,0	69,8	72,2	44,9	40,4	44,6	1,8	3,2	6,1
3	69,9	71,3	77,3	42,5	37,3	29,9	3,0	1,5	5,1
4	75,1	73,5	80,3	35,8	34,6	19,3	5,2	2,2	3,0
5	78,1	74,4	83,7	30,7	31,7	13,2	3,0	0,9	3,4

TABELA 27. Médias populacionais (MPO), variâncias genéticas (σ_g^2) e ganho realizado com a seleção (GSR) nos cinco ciclos seletivos simulados para os três métodos empregados (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por marcadores-MAS e seleção combinada-COMB). Terceira situação: 100 QTLs na ausência de dominância.

$h^2=0,750$									
CICLOS	MPO			σ_g^2			GSR		
	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB
0	599,6	600,0	600,1	397	368	354	-	-	-
1	626,6	629,3	630,1	252	238	226	27,0	29,3	30,0
2	648,5	648,0	653,0	221	189	180	21,9	18,7	22,9
3	670,2	661,2	671,7	223	175	154	21,7	13,2	18,7
4	695,3	672,3	689,0	147	159	123	25,1	11,1	17,3
5	712,4	681,7	704,6	163	135	98	17,1	9,4	15,6

$h^2=0,500$									
CICLOS	MPO			σ_g^2			GSR		
	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB
0	601,4	600,5	601,2	372	372	401	-	-	-
1	624,4	627,1	627,6	272	236	282	23,0	26,6	26,4
2	645,6	640,7	648,5	209	230	206	21,2	13,6	20,9
3	660,5	650,9	669,4	180	233	149	14,9	10,2	20,9
4	675,3	660,5	684,3	138	209	126	14,8	9,6	14,9
5	693,1	665,3	697,3	138	200	120	17,8	4,8	13,0

TABELA 27. Médias populacionais (MPO), variâncias genéticas (σ_g^2) e ganho realizado com a seleção (GSR) nos cinco ciclos seletivos simulados para os três métodos empregados (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por marcadores-MAS e seleção combinada-COMB). Terceira situação: 100 QTLs na ausência de dominância.

$h^2=0,250$									
CICLOS	MPO			σ_g^2			GSR		
	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB
0	596,3	600,5	598,8	348	387	370	-	-	-
1	615,5	623,7	619,7	380	257	305	19,2	23,2	20,9
2	630,4	636,4	637,0	271	221	245	14,9	12,7	17,3
3	644,1	645,5	651,4	254	221	222	13,7	9,1	14,4
4	658,7	651,8	667,5	171	221	206	14,6	6,3	16,1
5	668,3	657,0	681,3	153	206	190	9,6	5,2	13,8
$h^2=0,125$									
CICLOS	MPO			σ_g^2			GSR		
	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB
0	598,6	600,3	599,8	389	386	363	-	-	-
1	614,1	620,5	618,9	326	301	308	15,5	20,2	19,1
2	627,5	631,1	635,2	366	282	286	13,4	10,6	16,3
3	643,5	639,6	650,0	277	270	291	16,0	8,5	14,8
4	656,2	645,0	658,8	303	256	260	12,7	5,4	8,8
5	664,4	647,3	669,6	306	247	221	8,2	2,3	10,8

TABELA 28. Médias populacionais (MPO), variâncias genéticas (σ^2_g) e ganho realizado com a seleção (GSR) nos cinco ciclos seletivos simulados para os três métodos empregados (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por marcadores-MAS e seleção combinada-COMB). Quarta situação: 100 QTLs na presença de dominância.

$h^2=0,750$									
CICLOS	MPO			σ^2_g			GSR		
	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB
0	615,6	616,0	614,8	1038	1107	1082	-	-	-
1	663,4	668,0	660,2	589	506	581	47,8	52,0	45,4
2	694,1	697,1	693,1	373	298	394	30,7	29,1	32,9
3	718,8	714,0	720,9	205	201	232	24,7	16,9	27,8
4	735,1	722,6	739,5	155	167	153	16,3	8,6	18,6
5	750,7	729,8	754,6	119	161	117	15,6	7,2	15,1

$h^2=0,500$									
CICLOS	MPO			σ^2_g			GSR		
	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB
0	614,3	616,2	614,8	1195	1155	1107	-	-	-
1	655,7	666,0	660,4	775	518	595	41,4	49,8	45,6
2	682,3	691,9	690,7	463	310	342	26,6	25,9	30,3
3	707,0	704,6	713,6	303	262	261	24,7	12,7	22,9
4	725,7	711,7	729,3	220	230	219	18,7	7,1	15,7
5	742,6	714,5	744,2	178	215	151	16,9	2,8	14,9

TABELA 28. Médias populacionais (MPO), variâncias genéticas (σ^2_g) e ganho realizado com a seleção (GSR) nos cinco ciclos seletivos simulados para os três métodos empregados (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por marcadores-MAS e seleção combinada-COMB). Quarta situação: 100 QTLs na presença de dominância.

$h^2=0,250$									
CICLOS	MPO			σ^2_g			GSR		
	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB
0	618,9	612,4	614,3	977	1150	1132	-	-	-
1	645,3	662,0	644,4	860	524	858	26,4	49,6	30,1
2	667,5	683,6	671,3	536	425	559	22,2	21,6	26,9
3	684,5	694,3	696,4	412	357	362	17,0	10,7	25,1
4	700,9	697,2	713,6	341	313	228	16,4	2,9	17,2
5	718,4	702,9	721,3	326	255	205	17,5	5,7	7,7

$h^2=0,125$									
CICLOS	MPO			σ^2_g			GSR		
	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB	SRF	MAS	COMB
0	611,8	615,0	618,0	1204	1109	1201	-	-	-
1	639,8	650,9	651,5	858	750	803	28,0	35,9	33,5
2	654,2	666,0	670,7	650	534	549	14,4	15,1	19,2
3	664,0	671,7	685,5	462	494	503	9,8	5,7	14,8
4	682,3	669,9	694,6	419	455	424	18,3	-1,8	9,1
5	692,4	667,1	709,3	405	394	305	10,1	-2,8	14,7

TABELA 29. Estimativas do ganho médio com a seleção recorrente fenotípica (b_F), seleção assistida por marcadores (b_M) e seleção combinada (b_C) e seu respectivo erro padrão (EP) em cada situação simulada (Média de 5 repetições).

10 QTLs - interação alélica aditiva				
h^2	b_F	b_M	b_C	EP
0,750	6,14	4,91	6,04	0,579
0,500	5,83	4,77	5,73	0,487
0,250	5,01	4,17	5,13	0,324
0,125	3,25	3,46	4,42	0,315
10 QTLs - interação alélica de dominância				
h^2	b_F	b_M	b_C	EP
0,750	5,68	4,87	5,83	0,591
0,500	4,94	4,46	5,51	0,435
0,250	3,92	4,02	5,07	0,286
0,125	3,20	2,95	4,69	0,258
100 QTLs - interação alélica aditiva				
h^2	b_F	b_M	b_C	EP
0,750	21,55	16,63	20,69	0,954
0,500	17,35	13,10	19,04	0,909
0,250	13,32	12,24	15,86	0,844
0,125	12,43	10,09	13,81	0,813
100 QTLs - interação alélica de dominância				
h^2	b_F	b_M	b_C	EP
0,750	25,77	22,89	26,47	2,318
0,500	23,47	20,30	24,63	2,246
0,250	18,65	18,39	20,61	1,952
0,125	13,19	11,04	17,61	1,814

TABELA 30. Resumo da análise de variância obtida por mínimos quadrados, para testar as hipóteses $H_o^{(1)}: b_F=b_M=b_C$, $H_o^{(2)}: b_F=b_M$, $H_o^{(3)}: b_F=b_C$ e $H_o^{(4)}: b_M=b_C$, em cada situação simulada para diferentes herdabilidades.

10 QTLs - interação alélica aditiva					
FV	GL	$h^2 = 0,750$	$h^2 = 0,500$	$h^2 = 0,250$	$h^2 = 0,125$
MODELO	3	585,05**	531,11**	407,84**	585,05**
$H_o^{(1)}$	2	25,66	18,84	15,05*	21,40**
$H_o^{(2)}$	1	41,60	30,90	19,40*	1,21
$H_o^{(3)}$	1	0,28	0,28	0,40	37,64**
$H_o^{(4)}$	1	35,11	25,34	25,34*	25,34**
RESÍD.	14	10,77	7,61	3,37	3,19

10 QTLs - interação alélica de dominância					
FV	GL	$h^2 = 0,750$	$h^2 = 0,500$	$h^2 = 0,250$	$h^2 = 0,125$
MODELO	3	531,42**	442,70**	344,32**	261,28**
$H_o^{(1)}$	2	14,67	15,20	22,32**	48,68**
$H_o^{(2)}$	1	18,04	6,34	0,28	1,72
$H_o^{(3)}$	1	0,62	8,93	36,37**	61,05**
$H_o^{(4)}$	1	25,34	30,32*	30,32**	83,26**
RESÍD.	14	11,20	6,08	2,62	2,14

TABELA 30. Resumo da análise de variância obtida por mínimos quadrados, para testar as hipóteses $H_0^{(1)}: b_F=b_M=b_C$, $H_0^{(2)}: b_F=b_M$, $H_0^{(3)}: b_F=b_C$ e $H_0^{(4)}: b_M=b_C$, em cada situação simulada para diferentes herdabilidades.

100 QTLs - interação alélica aditiva					
FV	GL	$h^2 = 0,750$	$h^2 = 0,500$	$h^2 = 0,250$	$h^2 = 0,125$
MODELO	3	6992,14**	5105,45**	3461,68**	2696,91**
$H_0^{(1)}$	2	379,77**	515,19**	189,96**	194,50**
$H_0^{(2)}$	1	665,68**	496,72**	32,08	150,58*
$H_0^{(3)}$	1	20,34	78,54	177,42*	52,37
$H_0^{(4)}$	1	453,30**	970,30**	360,37**	380,56**
RESÍD.	14	29,21	26,53	22,85	21,22

100 QTLs - interação alélica de dominância					
FV	GL	$h^2 = 0,750$	$h^2 = 0,500$	$h^2 = 0,250$	$h^2 = 0,125$
MODELO	3	11108,28**	9281,80**	6516,48**	3813,55**
$H_0^{(1)}$	2	198,01	276,31	81,01	617,13*
$H_0^{(2)}$	1	228,10	276,34	1,86	127,12
$H_0^{(3)}$	1	13,48	37,00	105,64	537,25*
$H_0^{(4)}$	1	352,45	515,59	135,53	1187,03**
RESÍD.	14	172,41	161,87	122,31	105,58

* e ** significativo pelo teste F ao nível de 5% e 1%, respectivamente.

TABELA 31. Valores paramétricos dos efeitos genotípicos para cada marcador. Característica controlada por 10 QTLs, com valores aditivos diferentes de zero e sem dominância.

Grupo de ligação	Marcador	$\sum_i (1-2r_i) a_i$	$\sum_i (1-2r_i)^2 d_i$
1	1	0,99	0,00
1	2	1,48	0,00
1	3	2,20	0,00
1	4	1,88	0,00
1	5	1,26	0,00
2	6	-1,56	0,00
2	7	-2,33	0,00
2	8	-2,73	0,00
2	9	-1,83	0,00
2	10	-1,23	0,00
3	11	0,95	0,00
3	12	1,42	0,00
3	13	2,11	0,00
3	14	2,29	0,00
3	15	1,54	0,00
4	16	2,03	0,00
4	17	3,03	0,00
4	18	2,91	0,00
4	19	1,95	0,00
4	20	1,31	0,00
5	21	-0,70	0,00
5	22	-1,05	0,00
5	23	-1,57	0,00
5	24	-2,34	0,00
5	25	-3,49	0,00

TABELA 31. Valores paramétricos dos efeitos genotípicos para cada marcador. Característica controlada por 10 QTLs, com valores aditivos diferentes de zero e sem dominância.

Grupo de ligação	Marcador	$\sum_i (1-2r_i) a_i$	$\sum_i (1-2r_i)^2 d_i$
6	26	1,36	0,00
6	27	2,02	0,00
6	28	2,38	0,00
6	29	1,59	0,00
6	30	1,07	0,00
7	31	-0,82	0,00
7	32	-1,22	0,00
7	33	-1,82	0,00
7	34	-2,71	0,00
7	35	-1,97	0,00
8	36	1,73	0,00
8	37	2,58	0,00
8	38	3,85	0,00
8	39	3,03	0,00
8	40	2,03	0,00
9	41	1,11	0,00
9	42	1,66	0,00
9	43	1,73	0,00
9	44	1,16	0,00
9	45	0,78	0,00
10	46	0,54	0,00
10	47	0,81	0,00
10	48	1,21	0,00
10	49	1,80	0,00
10	50	2,69	0,00

TABELA 32. Valores paramétricos dos efeitos genotípicos para cada marcador. Característica controlada por 10 QTLs, com valores aditivos diferentes de zero e com dominância.

Grupo de ligação	Marcador	$\sum_i (1-2r_i) a_i$	$\sum_i (1-2r_i)^2 d_i$
1	1	1,42	-0,35
1	2	2,12	-0,78
1	3	3,17	-1,73
1	4	2,92	-1,47
1	5	1,96	-0,66
2	6	1,83	0,86
2	7	1,56	0,63
2	8	1,04	0,28
2	9	0,70	0,13
2	10	0,47	0,06
3	11	2,65	1,36
3	12	2,17	0,91
3	13	1,46	0,41
3	14	0,98	0,18
3	15	0,65	0,08
4	16	1,23	0,36
4	17	1,83	0,80
4	18	2,73	1,77
4	19	2,15	1,10
4	20	1,44	0,49
5	21	-2,41	-1,40
5	22	-2,50	-1,51
5	23	-1,68	-0,68
5	24	-1,13	-0,31
5	25	-0,75	-0,14

TABELA 32. Valores paramétricos dos efeitos genotípicos para cada marcador. Característica controlada por 10 QTLs, com valores aditivos diferentes de zero e com dominância.

Grupo de ligação	Marcador	$\sum_i (1-2r_i) a_i$	$\sum_i (1-2r_i)^2 d_i$
6	26	0,93	-0,02
6	27	1,39	-0,05
6	28	2,07	-0,10
6	29	2,74	-0,18
6	30	1,83	-0,08
7	31	0,60	-0,08
7	32	0,90	-0,17
7	33	1,34	-0,39
7	34	2,00	-0,86
7	35	2,44	-1,28
8	36	2,13	0,51
8	37	3,18	1,14
8	38	2,82	0,90
8	39	1,89	0,40
8	40	1,27	0,18
9	41	0,50	-0,03
9	42	0,75	-0,07
9	43	1,12	-0,16
9	44	1,68	-0,35
9	45	2,22	-0,62
10	46	0,64	0,09
10	47	0,95	0,20
10	48	1,42	0,44
10	49	2,12	0,98
10	50	1,73	0,66

TABELA 33. Classes genotípicas dos marcadores, genótipos dos QTLs e valores médios esperados para progênies F_2 baseados em um modelo de marcadores flanqueadores desconsiderando duplas permutas.

CLASSES GENOTÍPICAS DOS MARCADORES	GENÓTIPOS DOS QTLs	VALORES MÉDIOS ESPERADOS
1- $A_1 A_1 B_1 B_1$	QQ	μ_{11}
2- $A_1 A_1 B_1 B_2$	QQ+Qq	$\frac{\mu_{11} r_2 + \mu_{12} r_1}{r}$
3- $A_1 A_1 B_2 B_2$	QQ+Qq+qq	$\frac{\mu_{11} r_2^2 + 2\mu_{12} r_1 r_2 + \mu_{22} r_1^2}{r^2}$
4- $A_1 A_2 B_1 B_1$	QQ+Qq	$\frac{\mu_{11} r_1 + \mu_{12} r_2}{r}$
5- $A_1 A_2 B_1 B_2$	QQ+Qq+qq	$\frac{r_1 r_2 \mu_{11} + r_1 r_2 \mu_{22}}{(1-2r+2r^2)} +$ $+ \frac{[(1-r)^2 + r_1^2 + (r-r_1)^2] \mu_{12}}{(1-2r+2r^2)}$
6- $A_1 A_2 B_2 B_2$	Qq+qq	$\frac{\mu_{12} r_2 + \mu_{22} r_1}{r}$
7- $A_2 A_2 B_1 B_1$	QQ+Qq+qq	$\frac{\mu_{11} r_1^2 + 2\mu_{12} r_1 r_2 + \mu_{22} r_2^2}{r^2}$
8- $A_2 A_2 B_1 B_2$	Qq+qq	$\frac{\mu_{12} r_1 + \mu_{22} r_2}{r}$
9- $A_2 A_2 B_2 B_2$	qq	μ_{22}

FIGURAS

FIGURA 1. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por marcadores-MAS e seleção combinada-COMB) nos cinco ciclos seletivos. Primeira situação: 10 QTLs com interação alélica aditiva e herdabilidade de 0,750.

FIGURA 2. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por marcadores-MAS e seleção combinada-COMB) nos cinco ciclos seletivos. Primeira situação: 10 QTLs com interação alélica aditiva e herdabilidade de 0,500.

FIGURA 3. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por marcadores-MAS e seleção combinada-COMB) nos cinco ciclos seletivos. Primeira situação: 10 QTLs com interação alélica aditiva e herdabilidade de 0,250.

FIGURA 4. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por marcadores-MAS e seleção combinada-COMB) nos cinco ciclos seletivos. Primeira situação: 10 QTLs com interação alélica aditiva e herdabilidade de 0,125.

FIGURA 5. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por marcadores-MAS e seleção combinada-COMB) nos cinco ciclos seletivos. Segunda situação: 10 QTLs com interação alélica de dominância e herdabilidade de 0,750.

FIGURA 6. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por marcadores-MAS e seleção combinada-COMB) nos cinco ciclos seletivos. Segunda situação: 10 QTLs com interação alélica de dominância e herdabilidade de 0,500.

FIGURA 7. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por marcadores-MAS e seleção combinada-COMB) nos cinco ciclos seletivos. Segunda situação: 10 QTLs com interação alélica de dominância e herdabilidade de 0,250.

FIGURA 8. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por marcadores-MAS e seleção combinada-COMB) nos cinco ciclos seletivos. Segunda situação: 10 QTLs com interação alélica de dominância e herdabilidade de 0,125.

FIGURA 9.. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por marcadores-MAS e seleção combinada-COMB) nos cinco ciclos seletivos. Terceira situação: 100 QTLs com interação alélica aditiva e herdabilidade de 0,750.

FIGURA 10. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por marcadores-MAS e seleção combinada-COMB) nos cinco ciclos seletivos. Terceira situação: 100 QTLs com interação alélica aditiva e herdabilidade de 0,500.

FIGURA 11. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por marcadores-MAS e seleção combinada-COMB) nos cinco ciclos seletivos. Terceira situação: 100 QTLs com interação alélica aditiva e herdabilidade de 0,250.

FIGURA 12. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por marcadores-MAS e seleção combinada-COMB) nos cinco ciclos seletivos. Terceira situação: 100 QTLs com interação alélica aditiva e herdabilidade de 0,125.

FIGURA 13. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por marcadores-MAS e seleção combinada-COMB) nos cinco ciclos seletivos. Quarta situação: 100 QTLs com interação alélica de dominância e herdabilidade de 0,750.

FIGURA 14. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por marcadores-MAS e seleção combinada-COMB) nos cinco ciclos seletivos. Quarta situação: 100 QTLs com interação alélica de dominância e herdabilidade de 0,500.

FIGURA 15. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por marcadores-MAS e seleção combinada-COMB) nos cinco ciclos seletivos. Quarta situação: 100 QTLs com interação alélica de dominância e herdabilidade de 0,250.

FIGURA 16. Médias populacionais para os três sistemas de seleção (seleção recorrente fenotípica-SRF, seleção assistida por marcadores-MAS e seleção combinada-COMB) nos cinco ciclos seletivos. Quarta situação: 100 QTLs com interação alélica de dominância e herdabilidade de 0,125.

APÊNDICES

A.1. Exemplo dos procedimentos utilizados na simulação

Para exemplificar serão considerados dois marcadores. Na tese a distância entre os marcadores foi de 20cM, porém, nesse exemplo, será considerado que os marcadores A e B estão distânciados por 30cM e que o QTL (Q) está situado a 19cM do marcador A. O esquema a seguir ilustra o mapa genético nesse caso.

Para a simulação e geração dos gametas e da população F_2 , a distância de mapa deve ser transformada para frequência de recombinação utilizando a expressão de HALDANE (1919). Assim procedendo obteve-se $r=0,23$, $r_1=0,16$ e $r_2=0,10$, que são as verdadeiras frequências de recombinação, ilustradas no esquema. É oportuno salientar que quando estão envolvidos vários QTLs no cromossomo, a posição destes foi aleatorizada.

Sendo Q a simbologia para o QTL, então o alelo Q será proveniente da linhagem 1 (QQ) e o alelo q da linhagem 2 (qq). Assim F_1 será Qq. Desse modo pode-se estabelecer o seguinte modelo genético.

Nesse modelo m , média populacional de cada loco, foi sempre considerada como 6 e o valor de a foi considerado de uma população com média 2 e variância 1. No presente caso, o valor de a encontrado foi -2,72 e o de d , desvio do heterozigoto em relação a média, por ser uma fração aleatória de a foi simulado como -0,21.

Para essa população foram gerados 30 plantas, em uma população F_2 , a partir da autofecundação do genótipo da F_1 ($\frac{AQB}{aqb}$) (Quadro A.1). Cada linha do Quadro A.1 representa uma planta, com os respectivos genótipos para os marcadores A e B e com os valores fenotípicos simulados considerando uma herdabilidade de 0,25. Para estas 30 plantas, a variância genética foi 3,81, obtida do seguinte esquema:

Genótipos	número de plantas	valor genotípico
QQ	8	-2,72
Qq	15	-0,21
qq	7	2,72

Com os valores do Quadro A.1, foi possível estimar a variância fenotípica sendo obtido o valor de 14,42. Portanto, a h^2 obtida foi 0,26 isto é muito semelhante ao valor utilizado na simulação, ou seja, $h^2=0,25$. Com os dados obtidos foi estabelecido o Quadro A.2.

QUADRO A.1. Dados simulados considerando a população F_2 constituída de 30 plantas e uma herdabilidade de 25%.

Plantas	Genótipos dos marcadores		Fenótipo ($h^2=0,25$)
	A	B	
1	AA	Bb	0,77
2	Aa	Bb	4,25
3	Aa	bb	6,16
4	AA	Bb	6,63
5	aa	bb	11,26
6	aa	bb	7,59
7	Aa	Bb	4,71
8	AA	Bb	3,73
9	Aa	Bb	0,05
10	AA	BB	2,23
11	Aa	Bb	2,91
12	aa	bb	9,35
13	Aa	Bb	9,93
14	Aa	bb	9,78
15	Aa	Bb	12,05
16	AA	BB	3,91
17	Aa	BB	0,66
18	aa	bb	11,34
19	AA	BB	1,20
20	AA	Bb	2,04
21	Aa	bb	8,71
22	aa	bb	10,84
23	Aa	Bb	4,60
24	AA	BB	5,34
25	Aa	Bb	3,82
26	Aa	Bb	5,09
27	aa	Bb	9,11
28	AA	BB	0,02
29	aa	Bb	4,24
30	Aa	Bb	11,27

QUADRO A.2. Número de plantas e total para cada classe genotípica do marcador B.

Classe genotípica	número de plantas	total
bb	8	75,03
Bb	16	85,20
BB	6	13,36

A.2. Análise de variância para o marcador B.

Para exemplificar a detecção de QTL pela análise de variância, o apenas o marcador B foi utilizado, visto que este e o QTL estão mais próximo do que o marcador A e o QTL. Para isto os valores dos Quadros A.1 e A.2 foram utilizados. As somas de quadrados foram obtidas por:

$$SQ_{total} = 0,77^2 + \dots + 11,27^2 - 173,59^2/30 = 418,37$$

Com os valores do Quadro A.2 pode-se calcular a SQ devido ao marcador, por:

$$SQ_{Marcador} = \frac{75,03^2}{8} + \frac{85,20^2}{16} + \frac{13,36^2}{6} - \frac{173,59^2}{30} = 182,68$$

Com estes resultados, pode-se obter o Quadro A.3, com o resumo da análise de variância.

QUADRO A.3. Resumo da análise de variância

FV	GL	QM	Sign.
Marcador	2	91,34	P<0,01
Resíduo	27	8,73	

Como se constatou e era esperado o efeito de marcador foi significativo, indicando que o QTL está associado ao marcador B. Assim, a análise de variância realmente possibilita inferir sobre a ligação.

Os efeitos associados aos marcadores foram obtidos pelos seguintes contrastes, de acordo com os procedimentos descritos na metodologia, utilizando-se os dados do Quadro A.2:

$$\hat{a}_2' = (13,36/6 - 75,03/8)/2 = -3,58$$

$$\hat{d}_2' = 85,20 - (13,36/6 + 75,03/8)/2 = -0,48$$

Os erros padrão associados foram:

$$EP(a_2') = 0,80 \quad \text{e} \quad EP(d_2') = 1,09$$

A.3. Análise de variância para os marcadores flanqueadores.

Considerando simultaneamente os marcadores A e B, foi realizada a análise de variância em esquema fatorial. A intenção desta análise foi avaliar a presença de interação entre os marcadores, a qual indica a ocorrência de epistasia. Na tese e no exemplo em questão, nenhum efeito epistático foi simulado. Desta forma espera-se que a interação seja não significativa. Se isto não ocorrer, é devido ao erro tipo I.

Por se tratar de dados desbalanceados (número diferente de plantas por classes genotípica dos marcadores) a obtenção das somas de quadrados envolvem cálculos mais complexos que não serão apresentados aqui. Contudo, o resumo está apresentado no Quadro A.4.

QUADRO A.4. Resumo da análise de variância dos marcadores tomados 2 a 2.

FV	GL	QM	Sign.
Marcador A	2	9,61	ns
Marcador B	2	23,94	ns
A*B	2	6,66	ns
Resíduo	27	8,73	

Observa-se que a interação apresentou F não significativo, como esperado. Observa-se também que, tanto para o marcador A como para o B o F foi não-significativo. Isso devido a redundância de informações dos marcadores ligados. É necessário salientar, entretanto, que esse fato não representa que os marcadores A ou B não sejam importantes para explicar a variação do caráter, mas indica que na presença de A, B não apresentou nenhuma informação adicional importante, ou vice-versa.

A.4. Regressão linear múltipla e "backward"

Esse tipo de regressão foi utilizado para avaliar o efeito de dois ou mais marcadores simultaneamente. No exemplo o modelo adotado foi:

$$Y_i = b_0 + b_1M_1 + b_2M_2 + e_i$$

onde, Y_i representa o fenótipo da i -ésima planta; M_1 e M_2 representam o número de cópias dos alelos A do marcador A e B do marcador B, respectivamente. As matrizes X , $X'X$, $X'Y$ e $(X'X)^{-1}$ são as seguintes:

$$X = \begin{bmatrix} b_0 & A & B \\ & M_1 & M_2 \\ 1 & 2 & 1 \\ 1 & 1 & 1 \\ \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot \\ 1 & 1 & 1 \end{bmatrix} \quad X'X = \begin{bmatrix} 30 & 32 & 28 \\ 32 & 50 & 40 \\ 28 & 40 & 40 \end{bmatrix} \quad X'Y = \begin{bmatrix} 173,59 \\ 135,73 \\ 111,92 \end{bmatrix}$$

$$(X'X)^{-1} = \begin{bmatrix} 0,11 & -0,05 & -0,03 \\ -0,05 & 0,12 & -0,09 \\ -0,03 & -0,09 & 0,14 \end{bmatrix}$$

A análise de variância desse modelo possibilitou obter o QM do resíduo como sendo 8,07 com 27 graus de liberdade. As estimativas dos parâmetros de regressão e os seus respectivos erros padrão, F parcial e significância estão apresentados no Quadro A.5.

QUADRO A.5. Estimativas dos parâmetros de regressão, seus erros padrão, F parcial e significância.

PARÂMETRO	ESTIMATIVA	EP	F _{PARCIAL}	SIGN.
b_0	9,74	0,96	—	—
b_1	-1,52	0,98	2,39	ns
b_2	-2,50	1,04	5,53	P<0,05

$$F_{\text{parcial } b_1} = [(-1,52)^2 / 0,12] / 8,07 = 2,39$$

$$F_{\text{parcial } b_2} = [(-2,50)^2 / 0,14] / 8,07 = 5,53$$

Verificou-se que o marcador A, com F parcial não significativo deve ser descartado. Observa-se que, estes resultados estão coerentes com o modelo proposto, pois pelo mapa genético apresentado, o marcador B se encontra mais próximo do QTL ($r_2=0,10$) do que o marcador A ($r_1=0,16$), sendo o mais importante e portanto retido no modelo. Nesse caso, deve-se proceder a análise de regressão (Quadro A.6) com o marcador remanescente (B), utilizando-se o seguinte modelo:

$$Y_i = b_0 + b_1M_2 + e_i$$

QUADRO A.6. Estimativas dos parâmetros de regressão, seus erros padrão, F parcial e significância.

PARÂMETRO	ESTIMATIVA	EP	F _{PARCIAL}	SIGN.
b_0	9,16	0,90	-	-
b_1	-3,61	0,78	21,34	P<0,01

Observa-se que com a retirada do marcador A, com informação redundante, a importância do marcador B aumentou, como pode ser visto pelo aumento da estimativa do F parcial e pela redução no EP da estimativa.

A.5. Regressão não linear

Utilizando o modelo de KNAPP et al. (1990), as estimativas dos parâmetros genéticos foram obtidas, com

11 iterações, e estão apresentadas no Quadro A.7. Na tese, as estimativas da frequência de recombinação entre um dos marcadores e o QTL não foram apresentadas. A razão, como já discutido, foi os altos valores dos erros associados as estimativas obtidas. No entanto, para o exemplo em questão o erro foi de pequena magnitude (Quadro A.7). Uma possível razão pode ser devido ao controle do caráter por um único QTL entre os marcadores, o que não ocorreu nos casos simulados na tese.

QUADRO A.7. Estimativas dos parâmetros do modelo genético adotado, utilizando o modelo de KNAPP et al. (1990).

PARÂMETRO	ESTIMATIVA	EP
a	-4,01	0,83
d	-0,41	1,10
r_1	0,14	0,05

No Quadro A.7 o r_1 representa a frequência de recombinação entre o marcador A e o QTL, que no presente exemplo foi igual a 0,16. O valor estimado foi de 0,14 com EP de 0,05.

A.6. Cálculo dos escores das plantas

Para se proceder a seleção foi necessário estimar os escores de cada uma das 30 plantas da geração F_2 . Para isso, utilizou-se dos coeficientes obtidos no Quadro A.5, ou seja:

$$E_i = 9,74 - 1,52M_1 - 2,50M_2$$

Assim para a planta 1, do Quadro A.1, cujo valor de M_1 é 2 (genótipo para o marcador A dado por AA) e o de M_2 é 1 (Genótipo do marcador B dado por Bb), então:

$$E_1 = 9,74 - 1,52 \times 2 - 2,50 \times 1 = 4,20$$

Este processo foi repetido para todas as plantas. Aquelas (10%) com os maiores escores foram selecionadas.