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

Mapeamento de QTL para múltiplos caracteres e ambientes em milho

Sueme Ueno

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

Piracicaba
2017

Sueme Ueno
Bióloga

Mapeamento de QTL para múltiplos caracteres e ambientes em milho

versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011

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

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

Piracicaba
2017

Dados internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA – DIBD/ESALQ/USP

Ueno, Sueme

Mapeamento de QTL para múltiplos caracteres e ambientes em milho /
Sueme Ueno. - - versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018
de 2011- - Piracicaba, 2017.

141 p.

Tese (Doutorado) - - USP / Escola Superior de Agricultura "Luiz de
Queiroz".

1. Delineamento III 2. Interação QTL x ambientes 3. Correlação;
Pleiotropia 4. Marcadores moleculares 5. *Zea mays* L. I. Título

DEDICATÓRIA

Às minhas raízes, Sônia e Masuyoshi Ueno.

AGRADECIMENTOS

A Deus, por sua infinita misericórdia.

À Universidade de São Paulo e ao Departamento de Genética da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, pelo suporte acadêmico.

À Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior (Capes) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa de estudos.

Ao Prof. Dr. Claudio Lopes de Souza Junior, pela orientação exemplar e pela grande sensibilidade.

Aos professores e funcionários do Departamento de Genética, pelos ensinamentos e acolhimento. Em especial, aos funcionários senhor Ariberto Soares de Oliveira, Antonio Jucelino Desidério (*in memoriam*) e Guilherme dos Santos Diehl, pela fundamental contribuição nos experimentos e amizade.

Aos “coleguinhas” do Laboratório de Milho II: Luciana, Marcela, Melina, Otávio, Paolo e Thiago, pela amizade, pelos momentos de descontração, pelos conhecimentos compartilhados e pelo apoio durante o doutorado.

Aos amigos da “salinha do café”, pela amizade e boas conversas regadas com muitos cafezinhos e docinhos.

A todos os amigos da pós-graduação e de Piracicaba que tive a honra de conhecer e conviver durante esse tempo.

A todos os familiares que sempre me apoiaram e me incentivaram e que compreenderam minhas frequentes ausências.

Se eu pudesse transformar em palavras a gratidão que sinto por todos que fizeram parte desse período, certamente tais palavras ocupariam mais páginas do que a própria tese. Como não seria apropriado, deixo aqui registrado meus sinceros agradecimentos a todos que, direta ou indiretamente, contribuíram para realização desse trabalho.

SUMÁRIO

RESUMO	6
ABSTRACT	8
1. INTRODUÇÃO	9
REFERÊNCIAS	13
2. MAPEAMENTO DE QTL E INTERAÇÃO QTL POR AMBIENTE	15
RESUMO	15
ABSTRACT	16
2.1. INTRODUÇÃO	17
2.2. MATERIAL E MÉTODOS	18
2.2.1. <i>Material genético</i>	18
2.2.2. <i>Procedimentos experimentais</i>	18
2.2.3. <i>Análises de variância</i>	20
2.2.4. <i>Mapa genético</i>	25
2.2.5. <i>Mapeamento de QTL</i>	25
2.3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	29
2.3.1. <i>Análises de variância</i>	29
2.3.2. <i>Estimativas dos componentes de variância e parâmetros genéticos</i>	30
2.3.3. <i>Estimativas de herdabilidade</i>	33
2.3.4. <i>Mapeamento de QTL</i>	34
2.3.4.1. <i>Produção de grãos</i>	34
2.3.4.2. <i>Componentes de produção</i>	41
2.3.4.3. <i>Caracteres de estatura de planta e florescimento</i>	53
2.3.4.4. <i>Número de ramificações de pendão e stay green</i>	62
2.3.5. <i>Comparações com QTL mapeados em outros estudos</i>	67
2.4. CONSIDERAÇÕES FINAIS	69
REFERÊNCIAS	73
3. MAPEAMENTO DE QTL PARA MÚLTIPLOS CARACTERES EM MILHO	81
RESUMO	81
ABSTRACT	82
3.1. INTRODUÇÃO	83
3.2. MATERIAL E MÉTODOS	84
3.2.1. <i>Material genético</i>	84
3.2.2. <i>Procedimentos experimentais</i>	85
3.2.3. <i>Análises de variância</i>	86
3.2.4. <i>Análises de covariância e correlação entre caracteres</i>	87
3.2.5. <i>Mapa genético</i>	89
3.2.6. <i>Mapeamento de QTL</i>	90
3.3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	92
3.3.1. <i>Análises de variância</i>	92
3.3.2. <i>Estimativas dos componentes de variância e parâmetros genéticos</i>	92
3.3.3. <i>Coeficientes de correlação</i>	95
3.3.4. <i>Mapeamento de QTL para múltiplos caracteres</i>	103
3.4. CONSIDERAÇÕES FINAIS	115
REFERÊNCIAS	117
4. CONSIDERAÇÕES GERAIS	123
ANEXOS	

RESUMO

Mapeamento de QTL para múltiplos caracteres e ambientes em milho

Caracteres quantitativos possuem herança complexa, que envolvem efeitos epistáticos, pleiotrópicos e interação com ambientes. Em razão da importância desses caracteres para o melhoramento genético, diversos estudos sobre sua natureza genética e herança têm sido conduzidos. Nesse contexto, o mapeamento de QTL é uma ferramenta útil, que permite mapear e estimar os efeitos dos locos que controlam os caracteres quantitativos além de obter outras importantes informações, como a ocorrência de QTL pleiotrópicos e interações QTL x ambientes. Os objetivos do presente trabalho foram mapear QTL e obter informações sobre a interação QTL x ambientes, QTL pleiotrópicos e herança de diversos caracteres de importância agrônômica em uma população de milho tropical. Foram utilizadas 250 progênies $F_{2:3}$ retrocruzadas para ambos os genitores conforme proposto no delineamento III, totalizando 500 progênies, as quais foram avaliadas em até seis ambientes. Para o mapeamento de QTL foi empregado o mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes ou caracteres (mCIM), considerando um mapa genético com 177 marcadores microssatélite. Os caracteres analisados foram produção de grãos (PG), prolificidade (PROL), peso de 500 grãos (P500), número de fileiras da espiga (NF) e de grãos por fileira (NGF), altura de planta (AP) e espiga (AE), dias para o florescimento feminino (FF) e masculino (FM), número de ramificações do pendão (RP) e *stay green* (SG). Os resultados das análises do delineamento III indicaram sobredominância para o caráter PG, dominância completa para NGF e dominância parcial para os demais caracteres. Estimativas elevadas de correlações genéticas foram obtidas entre os caracteres PG, PROL, NGF, FF, FM, AP e AE, sugerindo ocorrência de pleiotropia entre tais caracteres. No mapeamento considerando múltiplos ambientes foram mapeados 260 QTL para os onze caracteres analisados, distribuídos por todos os cromossomos do milho. O grau médio de dominância dos QTL foi de sobredominância para PG e AP, e dominância completa ou parcial para os demais caracteres. Devido ao desequilíbrio de ligação nesta população e ao modelo de mapeamento empregado, as estimativas que indicaram sobredominância foram, provavelmente, superestimadas. Para os caracteres PG, NF, NGF, P500, AE e SG, a maioria dos QTL mapeados interagiu significativamente com ambientes, indicando que experimentos conduzidos em vários locais e anos são necessários para identificar genótipos e QTL estáveis. Esses resultados sugerem que devido à elevada interação QTL x ambientes dos caracteres avaliados, os programas de melhoramento e a utilização de seleção assistida por marcadores (SAM) devem ser direcionados para ambientes específicos. No mapeamento de múltiplos caracteres foram identificados 43 QTL com efeitos significativos para dois ou mais caracteres analisados, distribuídos em todos os cromossomos do milho. A quantidade de QTL pleiotrópicos para combinações entre pares de caracteres não foi consistente com as magnitudes das correlações observadas. Em geral, para cada caráter, os QTL pleiotrópicos apresentaram magnitudes e graus de dominância distintos. Portanto, embora diversos QTL pleiotrópicos tenham sido mapeados, suas magnitudes e efeitos distintos para cada caráter indicaram grande complexidade da natureza genética das correlações, constituindo-se em um desafio para uso das informações desses QTL na SAM visando o melhoramento de múltiplos caracteres.

Palavras-chave: Delineamento III; Interação QTL x ambientes; Correlação; Pleiotropia; Marcadores moleculares; *Zea mays* L.

ABSTRACT

QTL mapping for multiple traits and multiple environments in maize

Quantitative traits have complex inheritance, including effects of epistasis, pleiotropy and interaction with environments. Due to the importance of these traits for plant breeding, many studies on their inheritance have been conducted. In this context, QTL mapping is a useful tool that allows mapping and estimating the effects of loci that control the quantitative traits besides obtaining other important information, such as the occurrence of pleiotropic QTL and QTL x environments interactions. The aims of the present study were to map QTL, obtain information about the QTL x environments interaction and the pleiotropic QTL of several relevant traits in a tropical maize population, using the design III. Two hundred and fifty $F_{2:3}$ progenies backcrossed to both parents were used as proposed in the design III, totaling 500 progenies, which were evaluated in up to six environments. The components of the genetic variances and average degree of dominance were estimated using the design III. The QTL mapping was performed considering a genetic map with 177 microsatellite markers and the multi-trait composite interval mapping (mCIM). The evaluated traits were: grain yield (GY), prolificacy (PROL), 500 kernel weight (W500), kernel row number (KRN), number of kernel per row (NK), plant height (PH), ear height (EH), days to silk emergence (DS), days to anthesis (DA), number of tassel branches (NTB) and stay green (SG). The results from design III indicated occurrence of overdominance for GY, complete dominance for NK and dominance for the others traits. Higher genetic correlations were observed among GY, PROL, NK, DS, DA, PH and EH, suggesting occurrence of pleiotropy. The QTL mapping for multiple environments mapped 260 QTL for the eleven analyzed traits, distributed in all chromosomes. The average degree of QTL dominance was overdominance for GY and PH, and complete or partial dominance for the other traits. Estimates that indicated overdominance are probably biased due to the linkage disequilibrium in this population and the mapping model employed. For GY, KRN, NK, W500, EH and SG, most mapped QTL interacted significantly with environments, indicating that it is necessary to conduct experiments at many locations and years to identify stable QTL. These results suggests that, due to high number of QTL that showed significant interaction with the environment, assisted marker selection (MAS) must be targeted to specific geographic regions. The QTL mapping for multiple traits identified 43 pleiotropic QTL for two or more analyzed traits, distributed in all chromosomes of maize. The amount of pleiotropic QTL for combinations of pairs of traits was not consistent with the magnitudes of the observed correlations. In general, for each trait, the pleiotropic QTL exhibited different magnitude and estimate of the degree of dominance. Although several pleiotropic QTL have been mapped, their distinct magnitudes and effects on each trait indicated the great complexity of the genetic nature of the correlations, constituting a challenge to use QTL information in the MAS for simultaneous improvement of multiple traits.

Keywords: Design III; QTL by environment interaction; Pleiotropic QTL; Molecular marker; *Zea mays* L.

1. INTRODUÇÃO

Em programas de melhoramento de plantas, os caracteres de maior importância agronômica e econômica são controlados por diversos genes de pequeno efeito na sua expressão fenotípica. Esses caracteres, denominados caracteres quantitativos, possuem herança complexa, podendo apresentar efeitos de heterose, epistasia, pleiotropia e interação com ambientes (Hallauer et al. 2010).

Informações acerca das estimativas de diversos parâmetros genéticos, como da variância aditiva e de dominância, do grau médio de dominância, do coeficiente de herdabilidade e das correlações entre caracteres, têm contribuído para o melhor entendimento da arquitetura genética dos caracteres quantitativos e auxiliado na escolha da estratégia mais adequada de melhoramento para cada caráter. Proposto por Comstock e Robinson (1948, 1952), o delineamento III utiliza progênies obtidas a partir do retrocruzamento, para ambos os genitores, de uma amostra aleatória de plantas F_2 oriundas de uma população biparental e, dessa forma, possibilita estimar os componentes de variância genética: variância aditiva e dominante de forma independente e com a mesma precisão. Por sua vez, estes componentes permitem estimar o grau médio de dominância, admitindo equilíbrio de ligação e ausência de epistasia.

Embora geralmente sejam observadas estimativas do grau médio de dominância variando de dominância parcial à completa (Wolf et al. 2000), também ocorrem estimativas indicando sobredominância. Como a pressuposição de ausência de ligação entre locos é improvável, devido à utilização de populações oriundas do cruzamento de linhagens endogâmicas, a sobredominância observada pode ser resultante do desequilíbrio de ligação, que pode ocasionar o efeito de pseudo-sobredominância (Gardner e Lonnquist 1959; Moll et al. 1964; Dudley 1994).

Um dos efeitos que devem ser considerados no delineamento de um programa de melhoramento é a interação genótipos por ambientes, que ocorre quando os genótipos diferem quanto as suas performances relativas através dos ambientes (Bernardo 2010). Pidgeon et al. (2006) afirmam que a interação genótipos x ambientes, principalmente a do tipo complexa, a qual resulta na mudança da classificação dos genótipos de acordo com o ambiente, é um dos principais desafios do melhoramento, podendo resultar na redução da resposta à seleção.

Os programas de melhoramento são baseados na seleção de um conjunto de caracteres e, assim, informações acerca das correlações entre caracteres são de grande utilidade para permitir a seleção simultânea de caracteres. (Hallauer et al. 2010). Correlações genéticas significativas podem implicar em alterações na performance de um caráter devido à seleção em outros caracteres (Vencovsky e Barriga 1992). Nesse contexto, a pleiotropia, definida como fenômeno em que um

único loco afeta a expressão fenotípica de dois ou mais caracteres, é a principal causa de correlações genéticas entre caracteres (Falconer e Mackay 1996). Contudo, valores mais elevados de correlação também podem sugerir a ocorrência de desequilíbrio de ligação, este caracterizado pela presença de genes situados em regiões próximas num mesmo cromossomo que tendem a ser transmitidos conjuntamente (Bernardo 2010). Diferentemente das correlações devido à pleiotropia, as devido ao desequilíbrio de ligação podem ser dissipadas conforme as gerações de recombinação.

Com o desenvolvimento dos marcadores moleculares, o estudo da herança dos caracteres quantitativos tem sido realizado utilizando o mapeamento dos locos que controlam esses caracteres, os QTL (*Quantitative Trait Loci*) (Bernardo 2010). O mapeamento de QTL consiste essencialmente na detecção de QTL, sua localização no genoma e, de acordo com a metodologia de mapeamento utilizada, na estimação dos efeitos aditivos e de dominância, das interações epistáticas, dos efeitos pleiotrópicos e das interações QTL x ambientes (Miles e Wayne 2008).

Diversos autores ressaltam que a interação QTL por ambientes é um fator crítico para o uso de informações dos QTL na seleção assistida por marcadores, visto que na sua ocorrência, as estimativas dos efeitos dos QTL variam conforme o ambiente, impossibilitando a predição eficiente dos ganhos com a seleção assistida (Moreau et al. 2004; Lima et al. 2006; Liu et al. 2006; Messmer et al. 2009; Peng et al. 2011). Considerando a importância da interação genótipo por ambientes, métodos de mapeamento que possibilitam detectar interações QTL por ambientes vêm sendo utilizados tanto para identificação de QTL estáveis quanto de QTL favoráveis a um ambiente ou a um subconjunto de ambientes específicos (Bernardo 2010). A fim de superar limitações do estudo dos caracteres isoladamente e facilitar o desenvolvimento de novas estratégias de seleção para múltiplos caracteres, o mapeamento de QTL também vem sendo empregado para identificar regiões genômicas que afetam múltiplos caracteres, ou seja, para identificar QTL pleiotrópicos (Sabadin 2008; Balestre et al. 2012).

Proposto por Jiang e Zeng (1995), o mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes ou caracteres (mCIM) permite detectar a interação QTL x ambientes e a ocorrência de QTL pleiotrópicos. Ainda, o modelo possui a vantagem de melhorar o poder e a precisão dos testes estatísticos, comparado ao mapeamento de QTL considerando um único ambiente ou caráter, explicando melhor o controle genético dos caracteres analisados (Jiang e Zeng 1995; Knott e Haley 2000).

O uso do delineamento III (Comstock e Robinson 1948, 1952), juntamente com o mCIM (Jiang e Zeng 1995), representa uma poderosa metodologia para o estudo de caracteres quantitativos. Assim, a detecção de QTL se beneficia de ambas as metodologias, propiciando maior poder de mapeamento (Lu et al. 2003; Frascaroli et al. 2007).

Diante do exposto, os objetivos do presente trabalho foram mapear QTL e obter informações sobre sua interação com ambientes e a ocorrência de QTL pleiotrópicos em diversos caracteres de importância agronômica e econômica em uma população de milho tropical, utilizando o delineamento III e o mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes ou múltiplos caracteres.

REFERÊNCIAS

- Balestre M, Von Pinho RG, Souza Junior CL, Bueno Filho JS de S (2012) Bayesian mapping of multiple traits in maize: The importance of pleiotropic effects in studying the inheritance of quantitative traits. *Theor Appl Genet* 125:479–493. doi: 10.1007/s00122-012-1847-1
- Bernardo R (2010) Breeding for quantitative traits in plants, 2o edn. Stemma Press, Woodbury
- Comstock RE, Robinson HF (1952) Estimation of average dominance of genes. In: Gowen JW (org) Heterosis. Iowa State College Press, Ames, p 494–516
- Comstock RE, Robinson HF (1948) The components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. *Biometrics* 4:254–266. doi: 10.2307/3001412
- Dudley JW (1994) Linkage disequilibrium in crosses between Illinois maize strains divergently selected for protein percentage. *Theor Appl Genet Int J Plant Breed Res* 87:1016–1020. doi: 10.1007/BF00225797
- Falconer DS, Mackay TFC (1996) Introduction to quantitative genetics, 4o edn. Longmans Green, Harlow
- Frascaroli E, Canè MA, Landi P, et al (2007) Classical genetic and quantitative trait loci analyses of heterosis in a maize hybrid between two elite inbred lines. *Genetics* 176:625–644. doi: 10.1534/genetics.106.064493
- Gardner CO, Lonnquist JH (1959) Linkage and the degree of dominance of genes controlling quantitative characters in Maize. *Agron J* 51:524–528. doi: 10.2134/agronj1959.00021962005100090005x
- Hallauer AR, Carena MJ, Miranda Filho JB (2010) Quantitative genetics in maize breeding, 3o edn. Springer, New York, NY
- Jiang C, Zeng Z-B (1995) Multiple trait analysis of genetic mapping for quantitative trait loci. *Genetics* 140:1111–1127.
- Knott SA, Haley CS (2000) Multitrait least squares for quantitative trait loci detection. *Genetics* 156:899–911.
- Lima M de LA, de Souza CL, Bento DAV, et al (2006) Mapping QTL for grain yield and plant traits in a tropical maize population. *Mol Breed* 17:227–239. doi: 10.1007/s11032-005-5679-4
- Liu PY, Zhu J, Yan L (2006) Impacts of QTL x environment interactions on genetic response to marker-assisted selection. *Acta Genet Sin* 33:63–71. doi: 10.1016/S0379-4172(06)60010-3

- Lu H, Romero-Severson J, Bernardo R (2003) Genetic basis of heterosis explored by simple sequence repeat markers in a random-mated maize population. *Theor Appl Genet* 107:494–502. doi: 10.1007/s00122-003-1271-7
- Messmer R, Fracheboud Y, Bänziger M, et al (2009) Drought stress and tropical maize: QTL-by-environment interactions and stability of QTLs across environments for yield components and secondary traits. *Theor Appl Genet* 119:913–930. doi: 10.1007/s00122-009-1099-x
- Miles C, Wayne M (2008) Quantitative trait locus (QTL) analysis. *Nat Educ* 1:1–8. doi: 10.1007/s00122-010-1458-7
- Moll R, Lindsey MF, Robinson HF (1964) Estimates of genetic variances and level of dominance in maize. *Genetics* 49:411–423.
- Moreau L, Charcosset A, Gallais A (2004) Experimental evaluation of several cycles of marker-assisted selection in maize. *Euphytica* 137:111–118. doi: 10.1023/B:EUPH.0000040508.01402.21
- Peng B, Li Y, Wang Y, et al (2011) QTL analysis for yield components and kernel-related traits in maize across multi-environments. *Theor Appl Genet* 122:1305–1320. doi: 10.1007/s00122-011-1532-9
- Pidgeon JD, Ober ES, Qi A, et al (2006) Using multi-environment sugar beet variety trials to screen for drought tolerance. *F Crop Res* 95:268–279. doi: 10.1016/j.fcr.2005.04.010
- Sabadin PK (2008) QTL Mapping and the genetic basis of the correlation between traits in a tropical maize population. Thesis, “Luiz de Queiroz” College of Agriculture, University of São Paulo 89p.
- Vencovsky R, Barriga P (1992) *Genética biométrica no fitomelhoramento*. Sociedade Brasileira de Genética, Ribeirão Preto.
- Wolf DP, Peternelli LA, Hallauer AR (2000) Estimates of genetic variance in an F2 maize population. *J Hered* 91:384–391.

2. MAPEAMENTO DE QTL E INTERAÇÃO QTL POR AMBIENTE

Resumo

Na cultura do milho, caracteres de grande importância econômica, como produção de grãos e seus componentes podem apresentar elevada interação com ambientes. Interação genótipo por ambientes é caracterizada pela variação nas performances relativas dos genótipos em diferentes ambientes, dificultando, desse modo, a identificação e seleção de genótipos superiores. Nesse contexto, o mapeamento de QTL, permite mapear e estimar os efeitos dos locos que controlam os caracteres quantitativos e inferir quanto às interações QTL x ambientes, possibilitando melhor definição das estratégias de melhoramento. Os objetivos do presente trabalho foram mapear QTL e obter informações sobre a interação QTL x ambientes de diversos caracteres de importância agrônômica em uma população de milho tropical. Para isso, foi utilizado o delineamento III para obtenção de 500 progênies de retrocruzamento que foram avaliadas em até seis ambientes. Os caracteres analisados foram: produção de grãos (PG), prolificidade (PROL), peso de 500 grãos (P500), número de fileiras (NF) e de grãos por fileira (NGF), altura de planta (AP) e espiga (AE), dias para o florescimento feminino (FF) e masculino (FM), número de ramificações do pendão (RP) e *stay green* (SG). Foram estimados os componentes das variâncias genéticas e o grau de dominância dos caracteres. O mapeamento de QTL foi realizado utilizando a metodologia mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes (mCIM), considerando um mapa genético com 177 marcadores microssatélite. Os resultados das análises do delineamento III indicaram sobredominância para produção de grãos, dominância completa para NGF e dominância parcial para os demais caracteres. Foram mapeados 260 QTL para os onze caracteres analisados, distribuídos por todos os cromossomos do milho. O grau médio de dominância dos QTL foi sobredominância para PG e AP e dominância completa ou parcial para os demais caracteres. Devido ao desequilíbrio de ligação nesta população e do modelo de mapeamento empregado, estimativas que indicaram sobredominância para PG e AP estão, provavelmente, superestimadas. A maioria dos QTL mapeados interagiu significativamente com ambientes, indicando a necessidade da condução de experimentos em vários locais e anos para identificar genótipos e QTL estáveis. Ainda, elevada interação QTL x ambientes dos caracteres avaliados sugere que a seleção assistida por marcadores em programas de melhoramento seja direcionada para regiões com ambientes similares.

Palavras-chave: Interação QTL por ambientes; Marcadores moleculares; *Zea mays* L.; Produção de grãos

Abstract

Most of the important traits in maize, such as grain yield and its components, may exhibit high levels of interaction with environments. Genotype by environment interaction occurs when there is variation in the rank order among genotypes across different environments, making it difficult to identify and select superior genotypes in plant breeding programs. In this context, QTL mapping could be used for mapping and estimating effects of the loci that control the quantitative traits and their interactions with environments, enabling better definition of breeding strategies. The objectives of the present study were to map QTL and obtain information about QTL x environments interaction of several quantitative traits in a tropical maize population. For this purpose, 500 backcrossed progenies were obtained according the design III, which were evaluated in up to six environments. The evaluated traits were: grain yield (GY), prolificacy (PROL), 500 kernel weight (W500), kernel row number (KRN), number of kernel per row (NK), plant height (PH), ear height (EH), days to silk emergence (DS), days to anthesis (DA), *number of tassel branches* (NTB) and stay green (SG). The components of the genetic variances and average *degree of dominance* were estimated and the QTL mapping was performed using multi-environment composite interval mapping (mCIM), considering a genetic map with 177 microsatellite markers. Considering all traits, 260 QTL were mapped, being distributed in all the chromosomes of maize. Estimates of the average degree of dominance of QTL were in overdominance range for GY and PH and in complete or partial dominance range for the others traits. Due the linkage disequilibrium in this population and the mapping model employed, the estimates suggesting overdominance for GY and PH were probably overestimated. Most mapped QTL interacted significantly with environments, indicating that the experiments conducted in several environments are required to identify stable QTL and genotypes. Moreover, the high levels of QTL x environments interaction suggest that marker-assisted selection should be used in regions with similar environments.

Keywords: QTL x environment interaction; Molecular marker; *Zea mays* L.; Grain yield

2.1. Introdução

Interações genótipos por ambientes são de grande importância para o desenvolvimento de cultivares. Caracteres quantitativos, como produção de grãos, costumam apresentar elevada interação genótipo por ambientes implicando, desse modo, numa significativa variação na performance dos genótipos em diferentes ambientes (Ribaut et al. 1997). Pidgeon et al. (2006) relataram que a interação genótipos x ambientes, principalmente a do tipo complexa, que resulta na mudança na classificação dos genótipos de acordo com o ambiente, é um dos principais desafios do melhoramento e pode resultar na redução da resposta à seleção. Portanto, o conhecimento de sua magnitude é fundamental para orientar o planejamento e estratégias de melhoramento (Vencovsky e Barriga 1992).

Se um caráter exibe interação genótipo por ambiente, os locos responsáveis pela expressão do caráter exibem, em alguma proporção, interações QTL por ambiente significativas (Bernardo 2010). Diversos autores ressaltam que esse é um fator crítico para o uso de informações dos QTL na seleção assistida por marcadores, visto que a interação QTL x ambientes pode reduzir a resposta à seleção (Moreau et al. 2004; Lima et al. 2006; Liu et al. 2006; Messmer et al. 2009; Peng et al. 2011). De forma geral, QTL podem exibir efeitos consistentes através dos ambientes, permitindo sua utilização no melhoramento para diversas regiões, ou, mais comumente, exibir efeitos específicos através dos ambientes. Embora a utilização de QTL estáveis na seleção assistida possa facilitar os trabalhos dos melhoristas, programas de melhoramento costumam ser desenvolvidos para regiões com ambientes similares, possibilitando o uso de QTL específicos (El-Soda et al. 2014). Portanto, métodos de mapeamento que possibilitam detectar interações QTL por ambientes vêm sendo utilizados tanto para identificação de QTL estáveis quanto de QTL favoráveis a um ambiente ou a um subconjunto de ambientes específicos (Bernardo 2010).

Proposto por Jiang e Zeng (1995), o mapeamento por intervalo composto (CIM) expandido para múltiplos ambientes (mCIM) permite detectar a interação QTL x ambientes. Ainda, o modelo possui a vantagem de melhorar o poder e a precisão dos testes estatísticos, comparado ao mapeamento de QTL considerando um único ambiente, explicando melhor o controle genético dos caracteres analisados (Jiang e Zeng 1995; Knott e Haley 2000).

Os programas de melhoramento baseiam-se nas estimativas de parâmetros genéticos de grande importância como da variância aditiva e de dominância, do grau médio de dominância e da interação genótipo por ambiente para o seu melhor delineamento. Nesse contexto, o uso do delineamento III (Comstock e Robinson 1948, 1952), juntamente com o mCIM (Jiang e Zeng 1995), representa uma poderosa metodologia para o estudo de caracteres quantitativos, seus

padrões de herança e suas interações com o ambiente. Assim, a detecção de QTL utilizando o delineamento III se beneficia destes dois métodos, propiciando maior poder de mapeamento (Lu et al. 2003; Frascaroli et al. 2007)

Diante do exposto, os objetivos do presente trabalho foram mapear QTL e obter informações sobre a interação QTL por ambientes de diversos caracteres de importância agronômica em uma população de milho tropical.

2.2. Material e métodos

2.2.1. Material genético

O presente estudo utilizou progênies obtidas a partir do cruzamento das linhagens endogâmicas L-14-04B e L-08-05F, ambas desenvolvidas pelo Programa de Melhoramento de Milho do Departamento de Genética da ESALQ/USP e provenientes de germoplasma tropical. A linhagem L-14-04B foi derivada da população BR-106, de grãos amarelos dentados, obtida do cruzamento de populações brasileiras e mexicanas (Souza Júnior et al. 1993). Já a linhagem L-08-05F foi extraída da população IG-1, de grãos duros alaranjados, obtida do cruzamento de populações brasileiras e tailandesas (Santos et al. 2005). Estas linhagens e respectivas populações pertencem a grupos heteróticos distintos e apresentam elevada capacidade específica de combinação quando em cruzamento (Souza Júnior et al. 1993).

A partir da autofecundação das plantas F_1 , oriundas do cruzamento das linhagens genitoras, obteve-se a geração F_2 . Devido ao baixo número de sementes por planta nessa geração, inviabilizando sua avaliação em diversos ambientes e em experimentos com repetições, um conjunto de 250 plantas F_2 foi autofecundado, originando 250 progênies $F_{2.3}$. Estas foram utilizadas como fêmeas no retrocruzamento com cada linhagem, seguindo o delineamento III. A constituição gamética das progênies $F_{2.3}$ é a mesma da planta F_2 que lhe deu origem e, assim, cada progênie $F_{2.3}$ retrocruzada com um genitor é geneticamente igual à planta F_2 que lhe deu origem retrocruzada com o mesmo. Desse modo, foram obtidas 500 progênies de retrocruzamentos, sendo 250 RCL-14-04B (RC_1) e 250 RCL-08-05F (RC_2).

2.2.2. Procedimentos experimentais

As 500 progênies foram distribuídas em cinco experimentos do tipo látice 10 x 10, com duas repetições. Em cada látice foram alocadas 100 progênies, sendo 50 progênies RC_1 e 50

progênes RC2. O conjunto dos cinco experimentos foi avaliado nos anos agrícolas 1999/2000 e 2000/2001, em diferentes épocas de semeadura, nas Estações Experimentais do Departamento de Genética (E. E. LGN), Areão (E. E. Areão) e Caterpillar (E. E. Cat.), situadas em diferentes tipos de solos no município de Piracicaba, SP. Cada combinação de local, ano agrícola e época de semeadura foi considerada como um ambiente distinto, totalizando seis ambientes de avaliação (ANEXO A). Em todos os ambientes, os experimentos e suas repetições foram aleatorizados dentro dos locais em que foram instalados. Cada parcela foi constituída por uma linha de 4,00 m, com espaçamento de 0,80 m entre linhas e 0,20 m entre plantas, com estande de 20 plantas após desbaste, correspondendo a uma população de 62.500 plantas ha⁻¹. As práticas culturais seguiram as recomendações técnicas de cada ambiente.

Foram avaliados os caracteres: estande (ST), correspondendo ao número de plantas por parcela no momento da colheita; umidade de grãos, em %, mensuradas de amostras retiradas de cada parcela; número de espigas (NE), correspondendo ao número de espigas colhidas na parcela, sendo espigas pequenas ou mal formadas reunidas em grupos de duas ou mais até formarem uma espiga média da parcela e, então, contadas como uma única espiga; produção de grãos (PG), em g parcela⁻¹, obtido do peso total de grãos da parcela; altura de planta (AP) e altura de espiga (AE), em cm, obtidas após o florescimento, a partir da distância média de cinco plantas do solo à inserção da folha bandeira e do solo à inserção da primeira espiga, respectivamente; florescimento feminino (FF) e masculino (FM), em dias, obtidos pelo número de dias transcorridos entre a semeadura e o período em que 50% das plantas da parcela apresentassem estilos-estigmas visíveis e antese, respectivamente; peso de 500 grãos (P500), em g; número de ramificações do pendão (RP), correspondendo ao número médio de ramificações do pendão de cinco plantas competitivas da parcela, avaliadas após o florescimento, em que as ramificações primárias foram contabilizadas individualmente e as secundárias reunidas em grupos de duas ou mais e contabilizadas como uma ramificação primária; número de fileiras de grãos na espiga (NF) e número de grãos na fileira por espiga (NGF), obtidos a partir da média de uma amostra de cinco espigas representativas de cada parcela; *stay green* (SG), correspondendo a avaliação de dez plantas competitivas quanto ao grau de senescência das folhas, por dois avaliadores, cada um avaliando cinco plantas, utilizando uma escala de notas de 1 a 5. Atribuiu-se nota 1 para plantas em que todas as folhas acima da espiga e, ao menos duas folhas abaixo da espiga, estivessem verdes; 2 às plantas em que todas as folhas acima da espiga e estivessem verdes; 3 às plantas com todas as folhas abaixo da espiga e duas folhas acima da espiga secas e as demais verdes; 4 às plantas com apenas duas folhas no ápice da planta verdes e nota 5 às plantas com todas as folhas secas.

Os caracteres analisados foram: PG, em t ha⁻¹, corrigido pela umidade padrão de 15% e ajustado para o estande médio, via análise de covariância; prolificidade (PROL), em espiga planta⁻¹, obtida a partir da divisão do número de espigas pelo estande (NE/ST) e ajustado para estande médio; AP; AE, FF; FM; P500; RP; NGF; NF e SG ajustado para o caráter FF, a fim de corrigir diferenças de maturação. Com exceção do caráter SG, que foi avaliado em três ambientes e dos caracteres FF, FM e P500, que foram avaliados em cinco ambientes, os demais caracteres foram avaliados nos seis ambientes.

2.2.3. Análises de variância

As análises de variâncias foram realizadas de acordo com o modelo genético- estatístico do delineamento III (Comstock e Robinson 1948, 1952), utilizando o procedimento estatístico PROC GLM do programa SAS versão 9.2 (SAS Institute 2008). Todas as fontes de variação, exceto as linhagens genitoras, foram consideradas aleatórias. As análises de variância individuais foram realizadas para cada experimento, seguindo o modelo matemático da eq. (1):

$$Y_{ijkl} = \mu + b_{k(l)} + r_l + p_i + g_j + pg_{ij} + e_{ijkl} \quad (11)$$

em que, Y_{ijkl} se refere à observação da progênie i , retrocruzada para a linhagem genitora j alocada na repetição l , no bloco k ; μ é o efeito da média geral do experimento; $b_{k(l)}$ é o efeito do bloco k dentro da repetição l , sendo $k = 1, \dots, 10$; r_l é o efeito da repetição l , com $l = 1, 2$; p_i é o efeito da progênie i , com $i = 1, \dots, 50$; g_j é o efeito da linhagem genitora j , com $j = 1, 2$; pg_{ij} é o efeito da interação entre as progênie i e a linhagem genitora j ; e_{ijkl} é o erro associado à observação Y_{ijkl} .

A seguir, foram realizadas análises agrupadas para cada ambiente, considerando os cinco experimentos. O modelo matemático utilizado foi (eq. 2):

$$Y_{ijklm} = \mu + s_m + b_{k(lm)} + r_{l(m)} + p_{i(m)} + g_{j(m)} + pg_{ij(m)} + e_{ijklm} \quad (2)$$

em que, Y_{ijklm} se refere à observação da progênie i , retrocruzada com a linhagem genitora j , alocada na repetição l , no bloco k , dentro do experimento m ; μ é o efeito da média geral do ambiente; s_m é o efeito do experimento m , sendo $m = 1, \dots, 5$; $b_{k(lm)}$ é o efeito do bloco incompleto k dentro da repetição l e experimento m , sendo $k = 1, \dots, 10$; $r_{l(m)}$ é o efeito da repetição l dentro de experimento m , sendo $l = 1, 2$; $p_{i(m)}$ é o efeito da progênie i dentro do experimento m , sendo $i = 1, \dots, 250$; $g_{j(m)}$ é o efeito da linhagem genitora j dentro do experimento m , sendo $j = 1, 2$; $pg_{ij(m)}$ é o efeito

da interação da progênie i e da linhagem genitora j dentro do experimento m ; e_{ijklm} é erro associado à observação Y_{ijklm} .

A homogeneidade das variâncias dos resíduos das análises por ambiente foi verificada através do teste de F máximo ou Hartley (Hartley 1950). Posteriormente, foram utilizadas as médias ajustadas das progênies de retrocruzamento e os quadrados médios dos erros efetivos obtidos de cada ambiente para realizar as análises de variância conjuntas agrupadas (ANEXO B), reunindo-se todos os ambientes avaliados para cada caráter. Nessa análise foi utilizado o modelo matemático da eq. (3):

$$Y_{ijklmn} = \mu + a_n + s_m + as_{nm} + b_{k(lmn)} + r_{l(mn)} + p_{i(m)} + g_{j(m)} + pg_{ij(m)} + pa_{in(m)} + ga_{jn(m)} + pga_{ijn(m)} + \bar{\epsilon}_{ijklmn} \quad (3)$$

em que, Y_{ijklmn} é a observação da progênie i , retrocruzada com a linhagem genitora j , alocada na repetição l e no bloco k , dentro do experimento m e avaliada no ambiente n ; μ é média geral; a_n é o efeito do ambiente n , sendo $n = 1, \dots, 6$; s_m é o efeito do experimento m , sendo $m = 1, \dots, 5$; as_{nm} é o efeito da interação entre o experimento m e o ambiente n ; $b_{k(lmn)}$ é o efeito do bloco incompleto k dentro da repetição l , alocada no experimento m e ambiente n , sendo $k = 1, \dots, 10$; $r_{l(mn)}$ é o efeito da repetição l dentro do experimento m e ambiente n , sendo $l = 1, 2$; $p_{i(m)}$ é o efeito da progênie i dentro do experimento m , sendo $i = 1, \dots, 250$; $g_{j(m)}$ é o efeito da linhagem genitora j dentro do experimento m , sendo $j = 1, 2$; $pg_{ij(m)}$ é o efeito da interação da progênie i e a linhagem genitora j , dentro do experimento m ; $pa_{in(m)}$ é o efeito da interação da progênie i e do ambiente n , dentro do experimento m ; $ga_{jn(m)}$ é o efeito da interação entre a progênie i , linhagem genitora j e ambiente n dentro do experimento m ; $\bar{\epsilon}_{ijklmn}$ é o erro médio associado à observação Y_{ijklmn} .

A análise de variância conjunta agrupada foi utilizada para estimar os componentes de variância usando o método dos momentos (Searle et al. 1992). Foram estimados os seguintes componentes de variância, de acordo com as eq. (4) a (8):

$$\hat{\sigma}_p^2 = (QM_P - QM_{PE})/2RE \quad (4)$$

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

$$\hat{\sigma}_{PG}^2 = (QM_{PG} - QM_{PGE})/RE \quad (6)$$

$$\hat{\sigma}_{PGE}^2 = (QM_{PG} - QM_R)/R \quad (7)$$

$$\hat{\sigma}_\varepsilon^2 = QM_e \quad (8)$$

em que, σ_P^2 , σ_{PE}^2 , σ_{PG}^2 , σ_{PGE}^2 e σ_ε^2 se referem, respectivamente, à variância genética de progênies, variância da interação entre progênies e ambientes, variância da interação entre progênies e linhagens genitoras, variância da interação entre progênies, linhagens genitoras e ambientes e variância do erro; QM_P , QM_{PE} , QM_{PG} , QM_{PGE} e QM_e se referem, respectivamente, aos quadrados médios das fontes de variação de progênies, interação progênies por ambiente, progênies por genitores e ambientes e do erro efetivo médio; R e E se referem ao número de repetições e ambientes, respetivamente.

Foram estimados os componentes da variância genética, suas interações com o ambiente e o grau médio de dominância, segundo Comstock e Robinson (1952), por meio das eq. (9) a (15):

$$\hat{\sigma}_A^2 = 4\hat{\sigma}_P^2 \quad (9)$$

$$\hat{\sigma}_{AE}^2 = 4\hat{\sigma}_{PE}^2 \quad (10)$$

$$\hat{\sigma}_D^2 = \hat{\sigma}_{PG}^2 \quad (11)$$

$$\hat{\sigma}_{DE}^2 = \hat{\sigma}_{PGE}^2 \quad (12)$$

$$\hat{\sigma}_G^2 = \hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2 \quad (13)$$

$$\hat{\sigma}_{GE}^2 = \hat{\sigma}_{AE}^2 + \hat{\sigma}_{DE}^2 \quad (14)$$

$$\hat{d} = \sqrt{2\hat{\sigma}_D^2/\hat{\sigma}_A^2} \quad (15)$$

em que, $\hat{\sigma}_A^2$ é a estimativa da variância genética aditiva; $\hat{\sigma}_{AE}^2$ é a estimativa da variância da interação dos efeitos aditivos com ambientes; $\hat{\sigma}_D^2$ é a estimativa da variância genética dominante; $\hat{\sigma}_{DE}^2$ é a estimativa da variância da interação entre efeitos de dominância e ambientes; $\hat{\sigma}_G^2$ é a estimativa da

variância genética; $\hat{\sigma}_{GE}^2$ é a estimativa da variância da interação entre os efeitos genéticos e ambientes; $\hat{d}$ é a estimativa do grau médio de dominância.

As variâncias fenotípicas em nível de médias de meios-irmãos ($\hat{\sigma}_{F_{MI}}^2$) e em nível de parcelas ($\hat{\sigma}_{F_P}^2$) foram estimadas pelas eq. (16) e (17):

$$\hat{\sigma}_{F_{MI}}^2 = QM_p/2RE \quad (16)$$

$$\hat{\sigma}_{F_P}^2 = \hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2 + \hat{\sigma}_{AE}^2 + \hat{\sigma}_{DE}^2 + \hat{\sigma}_\varepsilon^2 \quad (17)$$

em que, $\hat{\sigma}_\varepsilon^2$ é a estimativa da variância do erro efetivo médio, equivalente a $\hat{\sigma}_\varepsilon^2/R$

Os coeficientes de herdabilidade em nível de médias de progênes de meios-irmãos ($h_{\bar{x}}^2$) e em nível de parcelas no sentido amplo (h_a^2) e restrito (h_r^2) foram estimados por meio das eq. (18) a (20):

$$h_{\bar{x}}^2 = \hat{\sigma}_P^2 / \hat{\sigma}_{F_{MI}}^2 \quad (18)$$

$$h_a^2 = \hat{\sigma}_G^2 / \hat{\sigma}_{F_P}^2 \quad (19)$$

$$h_r^2 = \hat{\sigma}_A^2 / \sigma_{F_P}^2 \quad (20)$$

Os intervalos de confiança das estimativas dos componentes de variância e do grau médio de dominância foram obtidos seguindo a metodologia de Burdick e Graybill (1992), de acordo com as eq. (21) e (22):

$$IC(\hat{\sigma}^2)_{0,95} = \left[\frac{n_t \hat{\sigma}^2}{\chi_{n_t;0,975}^2} \leq \sigma^2 \leq \frac{n_t \hat{\sigma}^2}{\chi_{n_t;0,025}^2} \right] \quad (21)$$

em que, n_t é o número de graus de liberdade associado à estimativa do componente de variância ($\hat{\sigma}^2$); $\chi_{nt;0,975}^2$ e $\chi_{nt;0,025}^2$ se referem ao valor tabelado de χ^2 com n_t graus de liberdade com 0,975 e 0,025 de probabilidade, respectivamente.

$$IC(\hat{d})_{0,95} = \left[\sqrt{\frac{M_1}{M_2 F_{0,975;n1:n2}}} \leq \bar{d} \leq \sqrt{\frac{M_1}{M_2 F_{0,025;n1:n2}}} \right] \quad (22)$$

em que, $M_1 = QM_{PG} - QM_{PGE}$, $M_2 = QM_P - QM_{PE}$ e $F_{0,975;n1:n2}$ e $F_{0,025;n1:n2}$ se referem ao valor tabelado de F a 0,975 e 0,025 de probabilidade, respectivamente, com $n1$ e $n2$ graus de

liberdade associados aos componentes M_1 e M_2 , respectivamente, estimados pela expressão de Satterthwaite (1946).

Os intervalos de confiança das estimativas dos coeficientes de herdabilidade entre médias de progênes de meios-irmãos foram obtidos utilizando o intervalo de confiança a 0,95 de probabilidade (eq. 23), como proposto por Knapp et al. (1985):

$$IC(\hat{h}_x^2)_{0,95} = \left\{ 1 - \frac{1}{\left(\frac{QM_P}{QM_{PE}}\right) F_{0,975:GLp:GLpa}} \leq h_x^2 \leq 1 - \frac{1}{\left(\frac{QM_P}{QM_{PE}}\right) F_{0,025:GLp:GLpa}} \right\} \quad (23)$$

em que, $F_{0,975:GLp:GLpa}$ e $F_{0,025:GLp:GLpa}$ se referem ao valor tabelado de F a 0,975 e 0,025 de probabilidade, respectivamente, com graus de liberdade de progênes (GLp) e graus de liberdade da interação de progênes por ambientes ($GLpa$).

Para os coeficientes de herdabilidade em nível de parcelas no sentido amplo (h_a^2) e restrito (h_r^2), foram seguidos os procedimentos reportados por Falconer e Mackay (1996), seguindo a eq. (24):

$$IC(\hat{h}^2)_{0,95} = \left[\hat{h}^2 - \sqrt{\frac{(\hat{h}^2 \times 16)}{IJRM}} \leq \hat{h}^2 \leq \hat{h}^2 + \sqrt{\frac{(\hat{h}^2 \times 16)}{IJRM}} \right] \quad (24)$$

em que, I é o número de progênes de cada retrocruzamento; J é o número de linhagens genitoras; R é o número de repetições e M , o número de ambientes. Portanto, $IJRM$ é o número total de observações utilizadas para estimativas da herdabilidade em nível de parcelas ($IJRM = 6.000$ observações para PG, AP, AE, NGF, NF, RP; 5.000 observações para FF, FM e P500; 3.000 observações para SG).

Os intervalos de confiança foram utilizados na comparação das estimativas dos componentes de variância e dos coeficientes de herdabilidade, sendo que duas estimativas foram consideradas diferentes entre si ($p \leq 0,05$) quando uma não esteve contida no intervalo de confiança da outra. Os números de graus de liberdade associados aos componentes de variância foram obtidos utilizando a expressão de Satterthwaite (1946).

2.2.4. Mapa genético

O mapa de ligação adotado foi obtido por Sibov et al. (2003). A esse mapa, 60 novos marcadores microssatélites foram adicionados, totalizando 177 marcadores distribuídos ao longo dos dez grupos de ligação, correspondentes aos dez cromossomos do milho. Cada grupo de ligação agrupou de 11 a 26 marcadores. Resumidamente, o mapa genético foi construído utilizando o programa Mapmaker v.30 (Lander et al. 1987; Lincoln et al. 1993), com LOD igual a três e distância máxima de 50,0 cM para formar grupos de ligação. A função de mapeamento de Kosambi (1943) foi utilizada para converter as frações de recombinação em distâncias no mapa. O mapa genético utilizado cobriu 2.052 cM do genoma do milho, com distância média de 11,6 cM entre marcas adjacentes.

2.2.5. Mapeamento de QTL

O mapeamento de QTL foi realizado utilizando-se o programa *QTL Cartographer* versão 1.17 (Basten et al. 2003), módulo *Jzmapqtl*, a partir das médias ajustadas dos caracteres em cada ambiente de avaliação, para cada retrocruzamento. Foi empregado o método de mapeamento por intervalo composto (CIM) expandido para múltiplos ambientes (mCIM), proposto por Jiang e Zeng (1995), cujo modelo matemático é apresentado na eq. (25):

$$Y_{jn} = b_{0n} + a_n^* x_j^* + d_n^* z_j^* + \sum_l^t (a_{ln} x_{jl} + d_{ln} z_{jl}) + e_{jk} \quad (25)$$

em que Y_{jn} é o valor fenotípico da progênie j avaliada no ambiente n ; b_{0n} é o efeito médio do modelo para o ambiente n ; a_n^* e d_n^* são os efeitos aditivo e de dominância do possível QTL referente ao ambiente n ; x_j^* e z_j^* são as variáveis identificadoras do genótipo do possível QTL, assumindo valores de 0, 1 e 2, respectivamente, para os genótipos qq , Qq e QQ , segundo probabilidades que dependem da fração de recombinação entre o marcador i e o QTL, condicionais aos genótipos dos marcadores flanqueadores i e $i + 1$; z_j^* é a variável identificadora do genótipo do possível QTL, assumindo valores de 0 e 1, respectivamente, para genótipos homozigotos (qq ou QQ) e heterozigotos (Qq), segundo probabilidades que dependem da fração de recombinação entre o marcador i e o QTL, condicionais aos genótipos dos marcadores flanqueadores i e $i + 1$; x_{jl} e z_{jl} são variáveis identificadoras associadas ao cofator l , assumindo t marcadores selecionados como cofatores para controle da variação residual; a_{ln} e d_{ln} são os coeficientes da regressão parcial

entre os valores fenotípicos e os valores atribuídos a x_{jl} e z_{jl} ; e_{jk} é o efeito residual associado à progênie j .

Os cofatores foram selecionados para cada ambiente empregando-se o método de regressão *stepwise (forward/backward)*, com $\alpha = 0,05$ de probabilidade para inclusão ou não de marcadores ao modelo, com *walking speed* de 1 cM e *window size* de 10 cM. Após a obtenção dos cofatores, foi realizada uma nova seleção dentre os cofatores selecionados para evitar superparametrização do modelo, o que poderia resultar em vieses nas estimativas obtidas (Basten et al. 2003). Foram selecionados os cinco cofatores mais informativos para cada ambiente.

Este modelo utiliza o teste de razão de verossimilhança (TRV) para verificar a significância dos efeitos dos QTL nos diversos ambientes, considerando a hipótese $H_0: a_1 = \dots = a_k = 0$ e/ou $d_1 = \dots = d = 0$. Para testar a interação QTL por ambientes, considera a hipótese $H_0: a_1 = \dots = a_k$ e/ou $d_1 = \dots = d_k$. Devido à ocorrência de uma pequena correlação entre coeficientes de regressões parciais associados aos marcadores adjacentes prevista na metodologia, os valores dos limites críticos (*threshold*) para os TVRs, ou seja, os valores mínimos para declarar presença de um QTL na análise de mapeamento conjunta e para declarar interação QTL x ambientes (QTL x E) foram ajustados para o número de testes independentes (N_t) em todo o genoma, seguindo os procedimentos descritos por Vieira et al. (2000), eq. (26):

$$N_t = \sum_l [(T_l/32) + 1] \quad (26)$$

em que, T_l é o comprimento, em cM, do grupo de ligação l e 32 corresponde à soma do comprimento médio dos intervalos do mapa, que foi de aproximadamente 12 cM, e do *window size* utilizado na análise, que foi de 10 cM, de cada lado do intervalo. Foram considerados independentes os testes realizados a cada 32 cM (10+12+10), perfazendo um total de 75 testes. Assim, a probabilidade do erro tipo I considerada para todo genoma foi de $\alpha=0,05$, e $\alpha=(0,05/75)=0,00067$ para cada teste independente.

Como os TRVs apresentam distribuição χ^2 , com $n + 1$ graus de liberdade para a presença do QTL e $n - 1$ para interação QTL x ambientes, os valores dos limites críticos foram de 25,31; 23,42 e 19,36 para declarar presença do QTL nos mapeamentos com seis, cinco e três ambientes, respectivamente. Da mesma forma, os valores dos limites críticos para declarar interação QTL x ambientes foram 21,42; 19,34 e 14,60 nos mapeamentos com seis, cinco e três ambientes, respectivamente. Foram construídos intervalos de confiança para as posições dos QTL mapeados de acordo com o *one LOD support interval* (Lander e Botstein 1989; Lynch e Walsh 1998), em que

na posição do QTL mapeado, subtrai-se o valor de 4,61 do valor do TRV, que corresponde a um *LOD score*, com aproximadamente 95% de probabilidade. A sobreposição dos intervalos de confiança para as posições dos QTL mapeados indicou tratar-se do mesmo QTL.

Para as análises por ambiente foi considerado o limite crítico de 5,99, considerando $\alpha = 0,05$ e 2 graus de liberdade. O estabelecimento do limite crítico para presença de um QTL nas análises por ambiente não requer ajustes para múltiplos testes ao longo do genoma, visto que a posição do QTL é fixada à priori, ao se declarar presença do QTL na análise conjunta.

Como o mapeamento de QTL foi realizado nos retrocruzamentos com cada genitor separadamente, os efeitos aditivos e de dominância estimados para cada QTL não foram diretamente obtidos. Desse modo, esses efeitos foram estimados por meio de contrastes entre os efeitos aditivos dos QTL mapeados nos dois retrocruzamentos, conforme proposto por Lu et al. (2003). Considerando um QTL Q atuando no controle genético do caráter e que possui o genótipo QQ na linhagem L14-04B e qq na linhagem L08-05F, os contrastes para população de retrocruzamento foram definidos da seguinte forma, eq. (27 e 28):

$$c_1 = \frac{(QQ - qq)}{2} = "a" = \frac{(a - d)}{2} \quad (27)$$

$$c_2 = \frac{(QQ - qq)}{2} = "a" = \frac{(a + d)}{2} \quad (28)$$

em que, c_1 é o contraste no RCL-14-04B e c_2 é o contraste no RCL-08-05F.

Esses dois contrastes correspondem aos valores que o *QTL Cartographer* fornece como o valor do efeito aditivo a para cada retrocruzamento e, como demonstrado, não correspondem apenas ao valor aditivo. Dessa forma, os valores dos efeitos aditivos e de dominância foram estimados para cada QTL, de acordo com as eq. (29) e (30):

$$a = c_1 + c_2 \quad (29)$$

$$d = c_2 - c_1 \quad (30)$$

O grau médio de dominância ($\widehat{GD}$) para cada QTL mapeado foi obtido pela eq. (31):

$$\widehat{GD} = |\hat{d}|/|\hat{a}| \quad (31)$$

A proporção da variância fenotípica explicada por cada QTL ($\hat{R}_F^2$) foi obtida conforme Bohn et al. (1997), pelo seguinte estimador (eq. 32):

$$\hat{R}_F^2 = (\hat{\sigma}_{GQ}^2 / \sigma_F^2) \quad (32)$$

em que, $\hat{\sigma}_{GQ}^2$ é a estimativa da variância genética do QTL, estimada por $\hat{\sigma}_{GQ}^2 = (\hat{a}^2/2) + (\hat{d}^2/4)$, no qual $\hat{a}$ e $\hat{d}$ são estimativas dos efeitos aditivos e de dominância, respectivamente, de cada QTL e σ_F^2 calculado por $(\hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2) + [(\hat{\sigma}_{AE}^2 + \hat{\sigma}_{DE}^2)/E] + (\hat{\sigma}_\varepsilon^2/ER)$, sendo E o número de ambientes e R o número de repetições.

A estimativa da proporção da variância genética explicada por cada QTL ($\hat{R}_G^2$) foi dada pela eq. (33):

$$\hat{R}_G^2 = \hat{\sigma}_G^2 Q / h_p^2 \quad (33)$$

em que, h_p^2 é a herdabilidade no sentido amplo em nível de progênie, calculada por $h_p^2 = \hat{\sigma}_G^2 / \sigma_F^2$.

As proporções das variâncias fenotípicas e genéticas explicadas por todos os QTL em conjunto (R^2 totais) para cada caráter foram calculadas utilizando a função “fitqtl” disponível no pacote R/qtl (Broman et al. 2003) através do programa computacional RStudio versão 1.0.143 (RStudio Team 2015).

O grau médio de dominância ($G\hat{M}D$), considerando o conjunto de QTL identificados para determinado caráter, foi estimado como sendo a soma do grau de dominância ($\hat{G}\hat{D}$) de cada QTL individualmente, ponderada pela respectiva estimativa da proporção da variância genética explicada pelo QTL ($\hat{R}_G^2$). O $G\hat{M}D$ foi caracterizado como aditivo (A) para $0,00 \leq \hat{G}\hat{D} \leq 0,20$; dominância parcial (DP) para $0,21 \leq \hat{G}\hat{D} \leq 0,80$; dominância completa (DC) para $0,81 \leq \hat{G}\hat{D} \leq 1,20$ e de sobredominância (SD) para $\hat{G}\hat{D} > 1,20$ (STUBER; EDWARDS; WENDEL, 1987). Para a identificação do alelo favorável na expressão do caráter utilizou-se o sinal do efeito aditivo, sendo que o sinal positivo indicou que o alelo se originou da linhagem genitora mais vigorosa, a L-14-04B, e o sinal negativo que o alelo se originou da linhagem genitora menos vigorosa, a L-08-05F.

2.3. Resultados e Discussão

2.3.1. Análises de variância

As análises de variância agrupadas para cada ambiente apresentaram diferenças altamente significativas ($P \leq 0,01$) entre progênies para todos os caracteres e em todos os ambientes de avaliação, exceto para o caráter prolificidade (PROL) (ANEXOS C ao E). Foram detectadas diferenças significativas para a interação progênies x linhagens genitoras para todos os caracteres na maior parte dos ambientes avaliados (ANEXOS C ao E), indicando existência de variabilidade genética entre progênies para os diversos caracteres e que as linhagens genitoras contribuíram de forma diferenciada para as progênies de retrocruzamento. A existência de variabilidade genética, como observada nessa população, é fundamental para a detecção de QTL e já era esperada devido à divergência dos genitores que a originaram (Souza Júnior et al. 1993; Santos et al. 2005).

Nas análises de variância conjuntas agrupadas (ANEXOS F e G) foram detectadas diferenças altamente significativas para progênies, para a interação progênies x linhagens genitoras e para interação progênies x ambientes para todos os caracteres analisados, excetuando-se *stay green* (SG) em que a interação progênies x linhagens genitoras foi significativa. Já para interação tripla progênies x linhagens genitoras x ambientes a maioria dos caracteres apresentou diferenças significativas ou altamente significativas, exceto os caracteres florescimento feminino (FF), florescimento masculino (FM), número de ramificações do pendão (RP) e *stay green* (SG) que não apresentaram significância. Esses resultados indicam a presença de variabilidade genética para todos os caracteres analisados e denotam, ainda, performance diferencial das progênies conforme a linhagem genitora a qual as progênies F_{2,3} foram retrocruzadas e nos diversos ambientes em que foram avaliadas. Os resultados também indicam que a magnitude da interação progênies x linhagens genitoras variou nos diversos ambientes de avaliação. Portanto, em geral, os genitores foram divergentes para os caracteres analisados e os ambientes influenciaram de forma diferencial a expressão fenotípica das progênies.

Os coeficientes de variação experimentais (CV%) obtidos das análises de variância conjuntas agrupadas variaram de 2,03% para FM a 20,37 para SG, sendo de 15,95% para PG (ANEXOS F e G). Esses valores indicam que os experimentos apresentaram boa precisão experimental, uma vez que estão dentro dos limites encontrados na literatura (Silva et al. 2004; Lima et al. 2006; Sabadin et al. 2008; Fritsche-Neto et al. 2012; Belícuas et al. 2014).

As médias das progênies RCL-14-04B (RC₁) foram significativamente ($P \leq 0,05$) diferentes das médias das progênies RCL-08-05F (RC₂) para a maior parte dos caracteres analisados, com exceção de *stay green* (SG), número de grãos por fileira (NGF) e altura de espiga

(AE) (ANEXOS F e G), evidenciando a variabilidade genética existente entre grupos de progênies, sendo que para caráter PG a média geral das progênies foi de 6,78 t ha⁻¹, variando de 1,55 t ha⁻¹ a 13,28 t ha⁻¹. (ANEXOS F e G). As progênies RCL-14-04B (RC₁) foram mais produtivas, mais prolíficas, mais precoces, mais altas, apresentaram menor número médio de ramificações do pendão, além de menor número de fileiras por espiga e grãos mais pesados (ANEXOS F e G). Tanto os resultados obtidos nas análises conjuntas quanto as diferenças nas médias das progênies corroboraram a existência de variabilidade genética entre progênies para todos os caracteres analisados e sugeriram que a linhagem L-14-04B apresentou maior concentração de alelos favoráveis para produção de grãos, peso de grãos, prolificidade, precocidade e pendões menos ramificados quando comparada à linhagem L-08-05F.

2.3.2. Estimativas dos componentes de variância e parâmetros genéticos

Todas as estimativas dos componentes de variância para os caracteres avaliados diferiram de zero, com exceção das estimativas da variância da interação dominância por ambiente ($\hat{\sigma}_{DE}^2$) para os caracteres RP, FF, FM e SG. Para PG, as estimativas da variância aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$) e dominante ($\hat{\sigma}_D^2$) não apresentaram diferenças significativas sendo consideradas, portanto, de magnitude similar. Para os demais caracteres, as magnitudes das $\hat{\sigma}_A^2$'s foram superiores às das $\hat{\sigma}_D^2$'s (ANEXO H). Esses resultados são consistentes com diversos trabalhos (Gardner e Lonquist 1959; Moll et al. 1964; Wolf et al. 2000; Silva et al. 2004; Hallauer et al. 2010; Belícuas et al. 2014) e ressaltam a importância da σ_A^2 e σ_D^2 na variação genética do caráter PG e a predominância de σ_A^2 na variação genética dos demais caracteres.

As $\hat{\sigma}_A^2$'s foram significativamente superiores às estimativas da variância aditiva por ambiente ($\hat{\sigma}_{AE}^2$) para os caracteres NF, P500, AP, AE, FF, FM e RP, indicando a menor importância da interação efeitos aditivos x ambientes sobre a variância aditiva da maior parte dos caracteres analisados. As $\hat{\sigma}_D^2$'s foram significativamente superiores às $\hat{\sigma}_{DE}^2$'s para todos os caracteres analisados, com exceção de PROL e NF, para os quais as estimativas não diferiram entre si. As $\hat{\sigma}_{AE}^2$'s foram superiores às $\hat{\sigma}_{DE}^2$'s para todos os caracteres, indicando que os efeitos aditivos apresentaram maior interação com ambientes do que os efeitos de dominância (ANEXO H). Resultados obtidos por Wolf et al. (2000) e Silva et al. (2004) também observaram que, para a maior parte dos caracteres, os efeitos aditivos apresentaram maior interação com ambientes do que os efeitos de dominância.

A estimativa da interação da variância genética por ambiente ($\hat{\sigma}_{GE}^2$) correspondeu a 57% do valor da estimativa da variância genética ($\hat{\sigma}_G^2$) do caráter PG, demonstrando que a interação com o ambiente é um importante componente na expressão do caráter. Para os demais caracteres, as $\hat{\sigma}_{GE}^2$'s corresponderam de 14% (FF) a 85% (SG) do valor das $\hat{\sigma}_G^2$'s, indicando que houve variação na magnitude das $\hat{\sigma}_{GE}^2$'s e, conseqüentemente, variação quanto a importância desse componente na expressão dos caracteres. Apenas os caracteres FF, NF e RP apresentaram magnitudes das $\hat{\sigma}_{GE}^2$ inferiores a 25% dos valores das $\hat{\sigma}_G^2$, destacando a importância da realização de experimentos com repetições e em diversos ambientes para avaliação de caracteres quantitativos.

As estimativas do grau médio de dominância ($\hat{d}$) indicaram dominância parcial para a maioria dos caracteres, contudo as estimativas indicaram sobredominância ($\hat{d} > 1,20$) para PG (1,30) e dominância completa ($0,81 \leq \hat{d} \leq 1,20$) para NGF (0,98). Para os demais caracteres, foi detectada dominância parcial ($0,20 \leq \hat{d} \leq 0,80$), variando de 0,37 para NF a 0,79 para AP (ANEXO H).

O caráter produção de grãos (PG) apresentou o maior nível de dominância, indicando ocorrência de sobredominância ou pseudo-sobredominância. Apesar dos relatos de diversos autores sobre $\hat{d}$ superiores à 1,00 para PG em milho (Gardner e Lonnquist 1959; Gardner 1963; Moll et al. 1964; Wolf et al. 2000; Silva et al. 2004), a utilização de populações derivadas do cruzamento de linhagens endogâmicas para estimar os componentes de variância pode ter gerado vieses nas estimativas, devido ao desequilíbrio de ligação, ocasionando o efeito de pseudo-sobredominância.

De acordo com Comstock e Robinson (1952), apesar do delineamento III assumir ausência de ligação entre locos, essa pressuposição é improvável, principalmente por utilizar populações oriundas do cruzamento de linhagens endogâmicas. Considerando dois locos gênicos em desequilíbrio de ligação, B e C, as estimativas da variância aditiva e dominante são expressas por: $\sigma_A^2 = \sigma_{AB}^2 + \sigma_{AC}^2 \pm 2CovA_{BC}$ e $\sigma_D^2 = \sigma_{DB}^2 + \sigma_{DC}^2 + 2CovD_{BC}$, respectivamente. Portanto, as estimativas das variâncias contêm, além do somatório das variâncias dos locos, uma covariância entre eles. Enquanto a fase de repulsão gênica proporciona o aparecimento de valores subestimados da variância aditiva e superestimados da variância dominante, a fase de associação proporciona a superestimação tanto da variância aditiva quanto de dominância, podendo levar, em ambas as situações, ao efeito de pseudo-sobredominância.

Diversos trabalhos reportaram o decréscimo de estimativas do $\bar{d}$ com o aumento do número de gerações de recombinação, visto que estas minimizam o desequilíbrio de ligação entre

locos gênicos e, conseqüentemente, minimizam os possíveis vieses das estimativas do $\bar{d}$ (Gardner e Lonnquist 1959; Moll et al. 1964; Dudley 1994). Esses trabalhos indicam, portanto, que estimativas do $\bar{d}$ indicando sobredominância são decorrentes provavelmente do efeito de pseudo-sobredominância. Contudo, blocos de genes favoráveis ligados em fase de repulsão ao redor dos centrômeros, regiões de baixa frequência de recombinação, podem dificultar, mesmo após gerações de recombinação, a obtenção de estimativas não viesadas do grau médio de dominância (Lu et al. 2003; Larièpe et al. 2012; Wallace et al. 2014).

Para o caráter NGF, a estimativa do $\bar{d}$ foi de 0,98 (ANEXO H), não diferindo de 1,00 (dominância completa), e, portanto, indicando que tanto os efeitos aditivos quanto de dominância foram importantes no controle genético do caráter. Não há consenso sobre o grau médio de dominância deste caráter, uma vez que Srdic et al. (2007) e Wattoo et al. (2009) reportaram a ocorrência de sobredominância e Zare et al. (2010) de dominância completa.

Para os demais caracteres, os valores da $\hat{d}$ foram 0,69 para PROL, 0,59 para P500, 0,37 para NF, 0,79 para AP, 0,70 para AE, 0,54 para FF, 0,55 para FM, 0,47 para RP e 0,61 para SG (ANEXO H). Todos esses valores indicaram a presença de dominância parcial dos genes responsáveis pelo controle genético, ou seja, os efeitos aditivos dos genes que controlam estes caracteres tiveram maior importância na expressão dos caracteres quando comparados aos efeitos de dominância. As estimativas obtidas corroboram os resultados de diversos trabalhos que também detectaram dominância parcial para PROL, AP e AE (Gardner e Lonnquist 1959; Moll et al. 1964; Wolf et al. 2000; Hallauer et al. 2010), FF e FM (Wolf et al. 2000; Silva et al. 2004; Hallauer et al. 2010), NF e P500 (Srdic et al. 2007; Boćanski et al. 2010; Toledo et al. 2011), RP (Guei e Wassom 1996; Sofi 2007) e SG (Belícuas et al. 2014).

Tanto os resultados das análises de variância quanto as estimativas da interação da variância genética com ambientes corroboraram a elevada interação genótipo por ambientes para a maioria dos caracteres avaliados. O conhecimento da magnitude dessa interação orienta no planejamento e estratégias do melhoramento e na recomendação de cultivares (Vencovsky e Barriga 1992). Portanto, tais resultados destacam a necessidade de avaliação dos genótipos em diversos ambientes, possibilitando a estimação dos parâmetros genéticos de forma precisa e, dessa forma, a seleção dos genótipos superiores.

Informações acerca da contribuição da variância aditiva e dominante para a variância genética estimada para os caracteres, obtidas pelas estimativas do grau médio de dominância ($\hat{d}$) orienta a escolha do método de melhoramento mais vantajoso e facilita as predições dos ganhos de seleção. Para o caráter PG, cujo o valor da $\hat{d}$ indicou sobredominância, a seleção deve ocorrer

em híbridos, dada a importância da variância de dominância para a variância genética do caráter, que é expressa apenas quando em heterozigose. Para os demais caracteres, em que foram detectadas dominância parcial ou completa, a seleção pode ocorrer entre linhagens.

2.3.3. Estimativas de herdabilidade

As estimativas dos coeficientes de herdabilidade em nível de parcelas no sentido restrito ($\hat{h}_r^2$) foram consideradas de baixa magnitude ($\hat{h}_r^2 < 0,40$) para PG. Para os demais caracteres, as estimativas foram consideradas de magnitude mediana ($0,40 \leq \hat{h}_r^2 \leq 0,70$) para RP, NF, AP, AE, FF, FM, P500 e de baixa magnitude PROL, NGF e SG (ANEXO H). Andrade e Miranda Filho (2008) reportaram estimativas de h_r^2 semelhantes ao presente trabalho para os caracteres analisados, com exceção de AP, que apresentou estimativa de maior magnitude.

As estimativas dos coeficientes de herdabilidade em nível de parcelas no sentido amplo ($\hat{h}_a^2$) foram consideradas de magnitude mediana ($0,40 \leq \hat{h}_a^2 \leq 0,70$) para o caráter PG (0,41) e para maior parte dos caracteres, com exceção dos caracteres PROL e SG, em que foram consideradas de baixa magnitude ($\hat{h}_a^2 < 0,40$) (ANEXO H). Salami et al. (2007) obtiveram estimativas de h_a^2 de menor magnitude para PG, caracteres de altura (AE e AP) e de florescimento (FF e FM).

Maiores valores das estimativas de h_a^2 em relação às estimativas de h_r^2 são esperados devido a sua forma de estimação. Enquanto a estimativa de h_r^2 refere-se à proporção da $\hat{\sigma}_{Fp}^2$ devida à $\hat{\sigma}_A^2$, a estimativa de h_a^2 refere-se a proporção $\hat{\sigma}_{Fp}^2$ que é devida à $\hat{\sigma}_G^2$, que, por sua vez, é o somatório das $\hat{\sigma}_A^2$ e $\hat{\sigma}_D^2$. Nota-se que para PG, em que as estimativas de σ_A^2 e de σ_D^2 não foram diferentes entre si, o valor da $\hat{h}_a^2$ foi 81,5% maior que a $\hat{h}_r^2$. Para os demais caracteres, que apresentaram $\hat{\sigma}_A^2$'s superiores às $\hat{\sigma}_D^2$'s, essa superioridade variou de 6,7% para NF, a 48,7% para NGF. Portanto, quanto maior a contribuição da variância de dominância para variância genética, maior é a superioridade dos valores das estimativas de h_a^2 em relação as estimativas de h_r^2 .

As estimativas dos coeficientes de herdabilidade em nível de médias de progênie de meios-irmãos ($\hat{h}_x^2$) foram elevadas ($\hat{h}_x^2 > 0,70$) para os caráter PG (0,71) e para os caracteres FF, FM, AP, AE, RP, P500 e NF e medianas ($0,40 \leq \hat{h}_x^2 \leq 0,70$) para os demais caracteres (ANEXO H). Wolf et al. (2000), avaliando o mesmo tipo de progênie em quatro ambientes, obtiveram magnitude inferior da $\hat{h}_x^2$ para PG ($\hat{h}_x^2 = 0,44$) e superior para NGF ($\hat{h}_x^2 = 0,94$), comparadas com as do presente trabalho ($\hat{h}_{x_{PG}}^2 = 0,71$ e $\hat{h}_{x_{NGF}}^2 = 0,70$), enquanto que, para os demais caracteres

analisados, estimativas com magnitudes similares foram observadas para ambos os trabalhos. Resultados obtidos por Silva et al. (2004) e Maphumulo et al. (2015) para caracteres de florescimento (FF e FM), altura (AP e AE) e produção de grãos (PG) também apresentaram estimativas de magnitudes similares às obtidas nesse trabalho.

Embora as estimativas de σ_P^2 , utilizadas para obtenção das estimativas de h_x^2 , contenham apenas $\frac{1}{4}$ das estimativas da σ_A^2 , as $\hat{\sigma}_{FMI}^2$ são menores que as $\hat{\sigma}_{Fp}^2$, pois a variância fenotípica é dividida pelo número de ambientes (seis, cinco ou três) e pelo número de repetições por ambiente (duas), minimizando a contribuição da variância da interação progênes por ambientes e da variância do erro e, dessa forma, elevando a similaridade entre os valores da variância fenotípica e da genética. Por esse motivo, para caracteres com $\hat{h}_r^2$ elevadas, pode-se praticar seleção em nível de plantas ou parcelas, já para caracteres que apresentam elevada interação com ambientes e, portanto, menores estimativas de h_r^2 , a seleção deve ser feita em nível de médias.

2.3.4. Mapeamento de QTL

2.3.4.1. Produção de grãos

Foram mapeados 38 QTL para produção de grãos (PG), os quais se encontram distribuídos em todos os cromossomos do milho, com exceção do cromossomo 9. O número de QTL identificados em cada cromossomo variou de um (cromossomo 6) a nove (cromossomo 1), com maior concentração de QTL no cromossomo 1 (Tabela 1). O número de QTL mapeados nesse estudo foi maior do que o usualmente encontrado na literatura (Lu et al. 2003; Lima et al. 2006; Frascaroli et al. 2007; Sabadin et al. 2008; Li et al. 2010; Larièpe et al. 2012; Chaves 2013). Essas diferenças podem ser atribuídas aos diferentes mapas genéticos, tipos e tamanhos de população e métodos de mapeamento implementados. O modelo empregado nesse estudo, mCIM, utiliza a média dos caracteres em cada ambiente de avaliação, o que confere um maior poder de detecção de QTL, além de propiciar informações acerca da interação QTL por ambientes (Jiang e Zeng 1995).

Dos 38 QTL mapeados, 28 (74%) apresentaram interação significativa com ambientes (QTL x E), ou seja, estes QTL não foram mapeados em um ou mais ambientes ou apresentaram efeitos não consistentes nos ambientes de avaliação (Tabela 1). De modo semelhante, Lima et al. (2006) e Chaves (2013) relataram interação significativa QTL x ambientes para 75% e 87,5 % dos QTL mapeados nos respectivos estudos. A elevada proporção de QTL não estáveis também corrobora com a análise do delineamento III, que indicou interação progênes x ambientes

altamente significativa (ANEXO F), e com a elevada magnitude da estimativa da interação da variância genética x ambientes (ANEXO H), evidenciando que os genótipos respondem diferentemente às variações ambientais. Tais resultados indicam que a variação na expressão dos QTL mapeados é responsável pelas diferenças das performances das progênes nos ambientes em que foram avaliadas.

A variância fenotípica e genética explicada pelos QTL variou de 0,09% a 4,94% e de 0,11% a 5,78%, respectivamente. De forma semelhante à outros estudos, houve predominância de QTL de baixa magnitude para o caráter PG (Câmara 2006; Lima et al. 2006; Frascaroli et al. 2007; Garcia et al. 2008; Belicuas 2009; Larièpe et al. 2012; Chaves 2013). Cerca de 80% (32) dos QTL mapeados explicaram menos de 2% da variação fenotípica para o caráter. Em conjunto, as proporções da variância fenotípica e genética explicadas pelos QTL foram de 43,21% e 45,85%, respectivamente (Tabela 1). Os QTL que explicaram maior proporção da variância genética foram os *Qpg8c* (4,48%) e *Qpg4a* (5,78%), totalizando 10,26%. Apesar de ambos os QTL apresentarem interação significativa com ambientes, eles foram identificados na maior parte dos seis ambientes avaliados e, dessa forma, podem ser candidatos para uso em programas de seleção assistida por marcadores (SAM).

Os efeitos aditivos (*a*) e de dominância (*d*) dos QTL mapeados variaram de 0,02 t ha⁻¹ a 0,46 t ha⁻¹ e de 0,01 t ha⁻¹ a 0,51 t ha⁻¹, respectivamente (Tabela 1). Os efeitos aditivos apresentaram valores positivos e negativos em igual proporção, indicando que, apesar das progênes RCL-14-04B apresentarem maior produção de grãos em relação às progênes RCL-08-05F, ambas as linhagens genitoras contribuíram com alelos favoráveis para o aumento da expressão do caráter PG. Devido à natureza poligênica da produção de grãos e a ocorrência de segregação transgressiva, a contribuição de alelos favoráveis foi equilibrada entre as duas linhagens. Já para os efeitos de dominância, houve predomínio de valores positivos (95%), evidenciando que esses efeitos são unidirecionais (Tabela 1). Os efeitos de dominância unidirecionais podem explicar a elevada heterose e, conseqüentemente, a depressão por endogamia apresentadas por esse caráter (Lima et al. 2006; Frascaroli et al. 2007; Larièpe et al. 2012).

Em relação às estimativas dos graus de dominância (GD), os QTL mapeados apresentaram todos os tipos de ação gênica, com predomínio de QTL de ação de sobredominância, representando cerca de 60% dos QTL mapeados. O grau médio de dominância estimado (GMD), considerando todos os QTL mapeados, foi de 2,12, caracterizando sobredominância (Tabela 1). Tais resultados corroboram com a estimativa obtida pela análise do delineamento III (ANEXO H), que também indicou sobredominância (1,30) para o caráter. Ainda que valores de heterose para o cruzamento entre as linhagens L-14-04B x L-08-05F não tenham sido obtidos no presente

trabalho, essas linhagens pertencem a grupos heteróticos distintos e apresentam elevada capacidade específica de combinação (Souza Júnior et al. 1993; Santos et al. 2005). Desse modo, o desempenho desse cruzamento pode ser resultado do elevado número de QTL mapeados que apresentaram ação de sobredominância.

A alta proporção de QTL que apresentaram interação significativa com ambientes observada no presente trabalho impõe-se como um desafio ao melhoramento para produção de grãos. Como as condições edafoclimáticas em regiões tropicais são bastante diversas, há grande variação na resposta genotípica de acordo com o ambiente, dificultando a identificação de genótipos de elevada performance em diversos ambientes e, conseqüentemente, a localização de QTL estáveis (Ribaut et al. 1997; Lima et al. 2006; Sabadin et al. 2008). Considerando que os ambientes de avaliação envolveram diferentes tipos de solo, épocas de semeadura e locais com presença e ausência de irrigação, é esperado que estes caracterizem condições ambientais diversas, o que corrobora com o elevado número de QTL que apresentaram interação com ambientes significativa.

Apesar dos programas de melhoramento visarem à identificação de QTL estáveis e que possam ser utilizados no melhoramento de plantas para uma ampla gama de regiões por meio da SAM, a maioria dos QTL apresentam efeitos que variam conforme o ambiente em que o genótipo é inserido (El-Soda et al. 2014). Ainda que interação QTL x E dificulte a utilização das informações dos QTL na SAM, ela desempenha importante função na adaptação dos genótipos aos ambientes em constante mudança e na manutenção da variação genética nas populações (Wang et al. 2014). Nesse contexto, Lima et al. (2006) sugerem que a divisão dos ambientes em subconjuntos mais similares, onde a interação QTL x E seja minimizada, possibilita o mapeamento de QTL estáveis nesses subconjuntos e sua utilização na seleção assistida por marcadores. Considerando tais aspectos, os QTL que apresentam efeitos da interação QTL x E significativos podem ser capitalizados em programas específicos de melhoramento para regiões de ambientes similares.

A preponderância de QTL de efeito de sobredominância para produção de grãos observada no presente trabalho é consistente com outros trabalhos disponíveis na literatura (Stuber et al. 1992; Vieira et al. 2000; Lu et al. 2003; Frascaroli et al. 2007; Garcia et al. 2008; Belicuas 2009; Li et al. 2010; Larièpe et al. 2012). Frascaroli et al. (2007) identificaram 21 QTL, dos quais 16 apresentaram efeito de sobredominância. Contudo, de acordo com os autores, a sobredominância observada pode não ser um indicativo de sobredominância verdadeira, mas sim de QTL com alelos dominantes ligados em fase de repulsão.

Em trabalho precursor, Stuber et al. (1992) detectaram efeito de sobredominância na maior parte dos 14 QTL mapeados, determinando que a principal causa da heterose na produção

de grãos seria a sobredominância ou pseudo-sobredominância. Ao reanalisar o conjunto de dados de Stuber et al. (1992), Garcia et al. (2008), utilizando o mapeamento por intervalo múltiplo (MIM), concluíram que a heterose é, principalmente, consequência da ação gênica dominante, embora a ocorrência da sobredominância em nível de QTL não pôde ser excluída devido às limitações da resolução do mapa e do delineamento III. Larièpe et al. (2012), ao observarem que uma substancial proporção de QTL mapeados estavam localizados em regiões próximas aos centrômeros (46,66%), propuseram que a baixa frequência de recombinação nessas regiões favorece que QTL, de ação dominante ou parcialmente dominante ligados em fase de repulsão, sejam mapeados como um único QTL de efeito de sobredominância. Embora diversos trabalhos tenham sido desenvolvidos com a finalidade de elucidar as causas da heterose, não há conclusão acerca do fenômeno. Ainda, os efeitos de sobredominância e dominância não são mutualmente exclusivos e outros efeitos, como a epistasia, devem ser considerados para explicar a heterose (Schnable e Springer 2013).

É importante salientar que o tipo de ação gênica obtida por meio dos estudos de mapeamento de QTL pode variar substancialmente, dependendo do modelo estatístico, do delineamento experimental utilizado e da magnitude dos efeitos epistáticos (Melchinger et al. 2008). Ao considerar o genótipo como efeito de um loco, a ação gênica pode ser distinguida entre ação aditiva, dominante e de sobredominância. Quando são considerados dois ou mais locos, pode surgir uma interação entre genes em locos diferentes: a epistasia. Dependendo da interação, a soma dos efeitos dos locos, considerados individualmente, pode ser maior ou menor do que o efeito genético considerando todos os locos (Bernardo 2010). Supondo um QTL controlado pelos locos A e B e um indivíduo de genótipo: $A_i A_j B_k B_l$, seu valor genotípico é dado por: $G_{ijkl} = \mu + g_{ij} + g_{kl} + I_{ijkl}$, sendo g_{ij} e g_{kl} os valores genéticos, dados pelos desvios em relação à média (μ), nos locos A e B , respectivamente e I_{ijkl} os efeitos epistáticos (Bernardo 2010).

Como as análises foram realizadas para cada retrocruzamentos os efeitos aditivos e dominantes não foram fornecidos pela pelo procedimento mCIM, sendo os efeitos genéticos dos QTL estimados pelos os contrastes reportados por Lu et al. (2003), que utilizam os valores de “a” fornecidos pela análise em cada retrocruzamento para obtenção dos valores dos efeitos aditivos e dominantes dos QTL. De acordo com os autores, o valor de “a” para o retrocruzamento 1 corresponde à: $a_1 = (a - d)/2$, e para o retrocruzamento 2 corresponde à: $a_2 = (a + d)/2$. Dessa forma os valores de a e d dos QTL mapeados podem ser obtidos por: $a = (a_1 + a_2)$ e $d = (a_2 - a_1)$, respectivamente.

Com a finalidade de estimar os efeitos dos QTL considerando a presença de epistasia, Melchinger et al. (2007, 2008) propuseram outros contrastes (ANEXO N). Na ausência de interações epistáticas, as estimativas obtidas pelos contrastes propostos por Lu et al. (2003) são as

mesmas das obtidas por Melchinger et al. (2008), contudo na presença de interações epistáticas significativas, as estimativas dos efeitos aditivos e de dominância obtidos por Lu et al. 2003) estão confundidas com os efeitos epistáticos.

De acordo com Bocianowski (2013) e Mackay (2014), os efeitos epistáticos devem ser considerados em programas de melhoramento genético, em relação ao sucesso na detecção e introgressão dos QTL, visto que desconsiderar a ocorrência de epistasia pode implicar em estimativas viesadas dos parâmetros dos QTL e dos ganhos genéticos. Embora a importância dos efeitos epistáticos na produção de grãos ainda ser controversa (Larièpe et al. 2012), a maior parte dos estudos tem observado que esses efeitos são de importância marginal na heterose da produção de grãos em milho (Lu et al. 2003; Frascaroli et al. 2007; Garcia et al. 2008).

Tabela 1. QTL, localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos aditivos e de dominância, graus de dominância (GD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável, proporções das variâncias fenotípicas ($R_F^2\%$) e genéticas ($R_G^2\%$) individual e total explicadas pelos QTL mapeados para produção de grãos e grau médio de dominância (GMD)

(continua)													
QTL ^a	Localização			TRV		Ambientes ^d	Efeitos		Ação gênica		Direção ^f	$R_F^2\%$	$R_G^2\%$
	Bin	Intervalo	cM ^b	Conj.	Int. ^c		a	d	GD	Tipo ^e			
<i>Qpg1a</i>	1.00	umc1177 / umc1177	0,01	30,53	<u>27,15</u>	2, 3, 6	0,02	0,17	10,59	SD	L14-04	1,56	1,82
<i>Qpg1b</i>	1.00 / 1.01	umc1177 / bnlgl1014	15,14	26,50	<u>25,24</u>	2, 3, 6	0,15	0,10	0,65	DP	L14-04	0,89	1,05
<i>Qpg1c</i>	1.00 / 1.02	umc1106 / umc1278	45,48	29,64	<u>29,03</u>	1, 6	-0,03	0,06	1,76	SD	L08-05	0,43	0,50
<i>Qpg1d</i>	1.04	bnlg2238 / bnlgl2238	84,15	125,47	<u>104,75</u>	1, 3	-0,16	0,39	2,40	SD	L08-05	1,97	2,31
<i>Qpg1e</i>	1.05	umc1601 / umc1601	123,96	105,06	<u>100,30</u>	3, 4, 5, 6	0,32	0,27	0,84	DC	L14-04	0,84	0,99
<i>Qpg1f</i>	1.05	bnlg2057 / bnlgl2057	151,75	37,76	<u>36,31</u>	2, 3, 5	0,14	0,24	1,76	SD	L14-04	0,32	0,38
<i>Qpg1g</i>	1.07	umc1128 / umc1128	213,64	49,00	<u>32,52</u>	2, 3, 4	0,13	0,30	2,31	SD	L14-04	0,13	0,15
<i>Qpg1h</i>	1.09	phi0037 / umc1431	250,55	46,20	<u>31,74</u>	1, 2, 3 4, 6	-0,12	0,27	2,17	SD	L08-05	0,18	0,21
<i>Qpg1i</i>	1.11	phi0120 / umc1630	297,69	30,19	<u>29,60</u>	1, 3	0,05	0,11	2,15	SD	L14-04	0,38	0,45
<i>Qpg2a</i>	2.02	umc1934 / umc1934	28,08	27,34	16,92	-	0,27	-0,23	0,88	DC	L14-04	0,49	0,57
<i>Qpg2b</i>	2.03	bnlg0125 / umc1776	42,12	29,48	<u>27,09</u>	3, 5	0,13	0,14	1,10	DC	L14-04	0,89	1,05
<i>Qpg2c</i>	2.04	bnlg0381 / bnlgl0381	73,17	100,22	<u>97,58</u>	-	-0,11	0,11	1,04	DC	L08-05	1,45	1,70
<i>Qpg2d</i>	2.06	umc1080 / umc2023	151,96	40,16	<u>34,17</u>	2, 3, 5, 6	-0,11	0,09	0,81	DC	L08-05	0,69	0,81
<i>Qpg2e</i>	2.07	umc2129 / umc2129	175,74	45,23	<u>41,12</u>	3, 6	-0,08	-0,04	0,46	DP	L08-05	0,18	0,21
<i>Qpg3a</i>	3.01	umc1394 / umc1394	3,01	31,39	<u>30,80</u>	2, 3, 5, 6	0,02	0,04	2,08	SD	L14-04	1,37	1,60
<i>Qpg3b</i>	3.03 / 3.04	bnlg1144 / bnlgl1452	49,07	27,89	<u>26,14</u>	2, 4, 5	-0,09	0,20	2,16	SD	L08-05	1,87	2,18
<i>Qpg3c</i>	3.05	mmc0022 / mmc0022	91,35	57,57	<u>42,25</u>	1, 2	-0,23	0,34	1,45	SD	L08-05	0,42	0,50
<i>Qpg4a</i>	4.01	umc1276 / umc1276	0,01	40,06	<u>28,51</u>	1, 2, 3, 4	0,24	0,12	0,48	DP	L14-04	4,94	5,78
<i>Qpg4b</i>	4.06 / 4.07	bnlg2291 / dupssr34	95,04	28,65	<u>22,87</u>	1, 3, 4, 5	-0,04	0,17	4,44	SD	L08-05	0,77	0,90
<i>Qpg4c</i>	4.07 / 4.08	dupssr34 / bnlgl2244	115,74	26,35	20,11	-	0,11	0,14	1,30	SD	L14-04	0,32	0,38
<i>Qpg4d</i>	4.09	umc1989 / umc1989	144,77	26,68	21,14	-	-0,19	0,12	0,65	SD	L08-05	0,62	0,73
<i>Qpg4e</i>	4.11 / 4.10	bnlg0589 / umc1109	166,22	32,79	<u>31,45</u>	4, 5, 6	-0,12	0,03	0,23	DP	L08-05	0,67	0,79

Tabela 1. QTL, localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos aditivos e de dominância, graus de dominância (GD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável, proporções das variâncias fenotípicas ($R_F^2\%$) e genéticas ($R_G^2\%$) individual e total explicadas pelos QTL mapeados para produção de grãos e grau médio de dominância (GMD)

QTL ^a	Localização		TRV		Ambientes ^d	Efeitos		Ação gênica		Direção ^f	<i>R</i> _F ² %	<i>R</i> _G ² %	(conclusão)
	Bin	Intervalo	cM ^b	Conj.		Int. ^c	a	d	GD				
<i>Qpg5a</i>	5.00	umc1240 / umc2292	1,01	39,34	<u>29,55</u>	2, 4, 5, 6	-0,07	0,14	1,87	SD	L08-05	0,26	0,31
<i>Qpg5b</i>	5.03	umc1056 / bnlg1902	91,4	26,59	<u>22,99</u>	1, 4	0,08	0,22	2,63	SD	L14-04	1,17	1,37
<i>Qpg5c</i>	5.03 / 5.04	bnlg1902 / bnlg1892	102,55	29,56	20,95	2, 3, 4, 6	0,06	0,38	6,06	SD	L14-04	0,29	0,34
<i>Qpg5d</i>	5.04	bnlg1892 / dupssr10	120,88	27,82	11,31	-	0,02	0,39	18,39	SD	L14-04	0,37	0,43
<i>Qpg5e</i>	5.06	umc2216 / umc2216	210,01	50,88	<u>38,46</u>	2, 3, 4, 6	0,16	0,29	1,84	SD	L14-04	0,09	0,11
<i>Qpg6a</i>	6.01 / 6.02	phi0077 / umc1006	71,69	28,36	7,21	-	-0,20	0,36	1,77	SD	L08-05	0,97	1,13
<i>Qpg7a</i>	7.00	umc1426 / umc1426	7,01	29,72	<u>25,42</u>	2, 4	0,07	0,01	0,15	A	L14-04	0,56	0,66
<i>Qpg7b</i>	7.01	umc2160 / umc2160	29,22	33,09	<u>22,24</u>	-	-0,21	0,22	1,08	DC	L08-05	1,04	1,22
<i>Qpg7c</i>	7.01	umc1409 / umc1409	59,48	44,04	<u>26,28</u>	1, 2, 3, 4, 5	-0,37	0,29	0,77	DP	L08-05	1,10	1,29
<i>Qpg7d</i>	7.04 / 7.05	dupssr13 /umc1154	180,68	28,88	<u>25,17</u>	2, 4	-0,05	0,00	0,04	A	L08-05	1,18	1,38
<i>Qpg8a</i>	8.03	umc1034 / umc1034	52,67	39,39	<u>34,49</u>	2, 3, 4, 5, 6	-0,05	0,32	6,01	SD	L08-05	1,97	2,30
<i>Qpg8b</i>	8.04	bnlg1863 / bnlg1863	75,52	29,29	<u>26,15</u>	2, 3, 4	0,04	0,33	7,92	SD	L14-04	0,69	0,81
<i>Qpg8c</i>	8.06	umc2378 / umc2378	123,61	43,57	<u>24,55</u>	1, 2, 4, 5, 6	0,36	0,28	0,79	DP	L14-04	3,83	4,48
<i>Qpg10a</i>	10.02	mmc0501 / umc2069	61,84	27,29	13,03	-	-0,46	0,29	0,63	DP	L08-05	2,41	2,82
<i>Qpg10b</i>	10.05	umc1930 / umc1506	132,21	26,51	12,90	-	0,25	0,22	0,88	DC	L14-04	1,07	1,25
<i>Qpg10c</i>	10.05 / 10.07	umc1506 / umc1569	149,89	45,35	16,51	-	-0,34	0,51	1,49	SD	L08-05	0,77	0,90
GMD									2,12	SD	Total	43,21	45,85

^a Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (produção de grãos), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e da letra discriminando os QTL mapeados em um mesmo cromossomo; ^b Distância, em cM, do primeiro marcador do cromossomo até o QTL; ^c Valores sublinhados do TVR indicam efeito significativo da interação QTL x ambientes; ^d Ambientes em que o QTL foi detectado;- indica que o QTL não apresentou interação significativa com o ambiente ou, quando apresentou, indica que o QTL não foi detectado em nenhum ambiente, apenas na análise conjunta, 1, 2, 3, 4, 5 e 6 indica que o QTL foi detectado nas E.E. LGN (1999/2000), E.E. LGN (2000/2001) semeado em outubro, E.E. LGN (2000/2001) semeado em novembro, E.E. Areão (2000/2001), E.E. Cat. (2000/2001), E.E. LGN (2000/2001) semeado em janeiro, respectivamente; ^e A – Aditiva, DP – Dominância parcial, DC – Dominância completa, SD – Sobredominância; ^f Direção: indica a linhagem parental que contribuiu para o aumento do valor genético do caráter.

2.3.4.2. Componentes de produção

Foram mapeados 102 QTL para componentes de produção, sendo 24 para prolificidade (PROL), 22 para peso de 500 grãos (P500), 27 para número de fileiras por espiga (NF) e 29 para número de grãos por fileira (NGF). Os QTL foram mapeados em todos os cromossomos, com exceção dos cromossomos 4 e 7 para o caráter P500 e do cromossomo 7 para os caracteres NF e NGF. Quanto à distribuição desses QTL nos cromossomos, foi observada maior concentração de QTL no cromossomo 1 para o caráter NGF, representando cerca de 28% dos QTL mapeados. Para os demais caracteres, não foram observadas regiões de concentração de QTL, sendo esses distribuídos aleatoriamente no genoma (Tabelas 2 a 5).

As proporções da variância fenotípica e genética explicadas pelos QTL mapeados nos componentes de produção variaram de 0,02% a 23,90% e de 0,02% a 26,14%, respectivamente. De forma diferente dos QTL mapeados para PG que, em geral, explicaram menos de 2% da variância fenotípica, cerca de metade dos QTL mapeados para componentes de produção (53) explicaram entre 2% e 10% da variância fenotípica. Embora tenha ocorrido predomínio de QTL de baixas e médias magnitudes, foram mapeados alguns QTL que explicaram proporções substanciais da variância fenotípica, como o *Qnf2b* (26,14%) e o *Qprol2b* (10,04%) (Tabelas 2 a 5). Lima et al. (2006) também mapearam poucos QTL de grande efeito, sendo que apenas um QTL, dos oito QTL mapeados para PROL, explicou mais de 10% da variância fenotípica (11,56%). Sabadin et al. (2008) observaram o mesmo padrão para NF, em que dos 10 QTL mapeados, dois explicaram mais de 10% da variância fenotípica. Outros autores também relataram resultados similares para componentes de produção (Belicuas 2009; Yang et al. 2012; Chaves 2013; Huo et al. 2016).

Em conjunto, as proporções da variância fenotípica explicada pelos QTL foram de 29,67% para PROL, 38,53% para NF, 42,01% para NGF e de 47,19% para P500. Já as proporções da variância genética total foram de 40,41% para PROL, 54,58% para P500, 42,04% para NF e de 56,43% para NGF (Tabelas 2 a 5).

Dos 102 QTL mapeados para componentes de produção, 63 (62%) exibiram interações QTL x E significativas. O caráter NGF foi o que apresentou maior proporção de QTL que interagiram com ambientes (82%), seguido por NF (67%), P500 (59%) e PROL (37%) (Tabelas 2 a 5). O elevado número de QTL que apresentou expressão diferenciada através dos ambientes nos quais eles foram submetidos corrobora tanto com a análise do delineamento III (ANEXOS F e G), em que a interação progênies x ambientes foi altamente significativa, quanto com resultados de mapeamento reportados na literatura (Lima et al. 2006; Belicuas 2009; Peng et al. 2011; Chaves

2013; Li et al. 2013; Raihan et al. 2016). Dentre os QTL estáveis e que explicaram maior proporção da variância genotípica nos componentes de produção estão o *Qprol2b* (13,68%) e *Qprol7a* (12,33%) para PROL, o *Qp5001e* (8,43%) e *Qp5003c* (7,09%) para P500, o *Qnf10b* (19,84%) para NF e o *Qngf8b* (8,84%) e *Qngf10a* (11,99%) para NGF (Tabelas 2 a 5), sendo tais QTL bons candidatos para SAM.

Os efeitos aditivos (a) variaram de $0,05 \times 10^{-1}$ esp pl⁻¹ a $0,50 \times 10^{-1}$ esp pl⁻¹ para PROL, de 0,43 g a 4,87 g para P500, de $0,03 \times 10^{-1}$ fileiras esp⁻¹ a $5,90 \times 10^{-1}$ fileiras esp⁻¹ para NF e de 0,01 grãos fileiras⁻¹ a 0,76 grãos fileiras⁻¹ para NGF. Esses efeitos apresentaram valores positivos para 91,67% e 72,73% dos QTL mapeados para PROL e P500, respectivamente, indicando que a linhagem L-14-04B forneceu a maior parte dos alelos que contribuíram para o aumento da expressão desses caracteres. Para o caráter NF, a maior parte dos QTL mapeados apresentaram efeitos aditivos negativos (77,78%), indicando que a linhagem L-05-08F contribuiu com a maioria dos QTL responsáveis pelo aumento do número de fileiras. Já os QTL mapeados para o caráter NGF apresentaram sinais positivos (41,40%) e negativos (58,60%) em proporções muito próximas, indicando que ambas as linhagens contribuíram para o aumento da expressão do caráter (Tabelas 2 a 5). Tais resultados corroboram com as médias observadas nos cruzamentos (ANEXOS F e G), as quais evidenciaram que as progênes RCL-14-04B foram mais prolíficas e de grãos mais pesados, as progênes RCL-05-08F apresentaram espigas com maior número de fileiras e que não houve diferença de performance entre as progênes RCL-14-04B e RCL-05-08F para NGF.

Os efeitos de dominância (d) variaram de $0,04 \times 10^{-1}$ esp pl⁻¹ a $1,96 \times 10^{-1}$ esp pl⁻¹ para PROL, de 0,12 g a 3,42 g para P500, de $0,01 \times 10^{-1}$ fileiras esp⁻¹ a $2,80 \times 10^{-1}$ fileiras esp⁻¹ para NF e de 0,03 grãos fileiras⁻¹ a 0,92 grãos fileiras⁻¹ para NGF. Esses apresentaram valores predominantemente positivos para PROL (91,67%), P500 (72,73%) e NGF (93,10%), evidenciando tendência a efeitos unidirecionais, o que não foi observado para os QTL mapeados para NF, em que 59,26% e 40,74% dos QTL apresentaram efeitos de dominância positivos e negativos, respectivamente (Tabelas 2 a 5).

Os QTL mapeados apresentaram todos os graus de dominância, contudo houve predomínio de QTL de efeito de dominância parcial para os caracteres PROL, P500 e NF e de QTL de efeito de sobredominância para o caráter NGF. A sobredominância como grau de dominância da maioria dos QTL para o caráter NGF não era esperado, visto que os efeitos aditivos são geralmente mais importantes no controle genético desses caracteres (Hallauer et al. 2010).

As estimativas do GMD foram de 0,67 para PROL, 0,52 para P500, 0,78 para NF e de 1,13 para NGF, correspondendo à dominância parcial para prolificidade, peso de 500 grãos e número de grãos na fileira e dominância completa para número de grãos na fileira (Tabelas 2 a 5).

Essas estimativas corroboram com a predominância de σ_A^2 na variação genotípica dos caracteres (ANEXOS H). Apesar de um pouco mais elevadas do que os valores das $\hat{d}^2$ s dos componentes de produção observadas nas análises do delineamento III (ANEXOS H), ambas as estimativas foram concordantes quanto ao grau médio de dominância.

Apesar do número substancial de QTL mapeados tanto para PG quanto para os componentes de produção, é importante ressaltar que o conjunto desses QTL explicou apenas uma parte da variância fenotípica, assim como notou-se pelos valores de $R_F^2\%$ e $R_G^2\%$ (Tabelas 2 a 5). Ou seja, grande parte da variação fenotípica e genética da população não pôde ser explicada pelos QTL mapeados no presente estudo. De acordo com Sibov et al. (2003), a variação não explicada pelos QTL pode ser em razão da presença de QTL em regiões do genoma não mapeadas, da ocorrência de QTL de pequeno efeito não detectados e das interações epistáticas entre QTL. Nesse sentido, Guo et al. (2014) observaram aumento de 22% no número de QTL mapeados ao utilizar mapas genéticos altamente saturados. Já Bocianowski (2013) verificou aumento dos valores de R^2 ao considerar os efeitos epistáticos no modelo, concluindo que esse efeito é um componente importante no controle genético de alguns caracteres. Ainda, como o modelo permite mapear apenas um QTL por intervalo, mais de um QTL num mesmo intervalo com efeitos genéticos com sinais opostos podem ter seus efeitos cancelados ou reduzidos e, dessa forma, não virem a ser mapeados ou mesmo serem mapeados como um único QTL de pequeno efeito.

A interação QTL x E, aliada a ocorrência de alguns QTL que explicam elevadas proporções da variância fenotípica e outros vários QTL que explicam pequenas proporções da variância fenotípica, evidencia a arquitetura genética complexa dos componentes de produção no milho, com alguns genes de efeitos maiores e vários outros menores (Raihan et al. 2016). Contudo, é possível observar que, em média, a proporção de QTL mapeados para componentes de produção estáveis foi maior do que para PG, indicando maior complexidade do caráter PG quando comparado aos seus componentes. Ainda, como os componentes de produção são resultantes da decomposição do caráter produção de grãos, informações acerca dos QTL mapeados para PROL, NF, NGF e P500 podem ser utilizadas na SAM para aumentar a produção de grãos e promover sua maior estabilidade.

Embora as estimativas de GD indicando sobredominância para grande parte dos QTL não sejam esperadas para componentes de produção, elas são passíveis de ocorrer devido ao desequilíbrio de ligação presente na população e ao método de mapeamento utilizado. Considerando o desequilíbrio de ligação, os efeitos de sobredominância observados nos QTL podem ser resultantes da ocorrência de vários QTL ligados, ocasionando o efeito de pseudo-sobredominância (Lima et al. 2006). Ademais, as estimativas obtidas pelo método de mapeamento

empregado neste estudo (mCIM) podem apresentar vieses, visto que o método considera apenas um QTL por intervalo. Desse modo, dois ou mais QTL ligados presentes no intervalo, com dominância parcial ou completa, podem apresentar um efeito total equivalente ao da sobredominância (Lu et al. 2003). Nesse sentido, a elevação da saturação do mapa nas regiões onde QTL com efeitos de sobredominância estiveram presentes, poderia melhorar a precisão da estimativa do grau médio de dominância.

Tabela 2. QTL, localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos aditivos e de dominância, graus de dominância (GD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável, proporções das variâncias fenotípicas ($R_F^2\%$) e genéticas ($R_G^2\%$) individual e total explicadas pelos QTL mapeados para prolificidade e grau médio de dominância (GMD)

QTL ^a	Localização			TRV		Ambientes ^d	Efeitos		Ação gênica		Direção ^f	$R_F^2\%$	$R_G^2\%$
	Bin	Intervalo	cM ^b	Conj.	Int ^c		a	d	GD	Tipo ^e			
<i>Qprol1a</i>	1.03	umc1073 / umc1021	67,58	25,38	14,72	-	0,05	0,10	1,90	SD	L14-04	0,28	0,38
<i>Qprol1b</i>	1.06	umc1508 / umc1035	170,81	36,30	20,10	-	0,17	0,34	1,96	SD	L14-04	3,24	4,41
<i>Qprol2a</i>	2.02 / 2.03	umc1934 / umc1845	30,36	25,89	20,90	-	0,34	0,07	0,20	A	L14-04	4,47	6,09
<i>Qprol2b</i>	2.03	bnlg0381 / bnlg0381	65,17	39,35	15,11	-	0,50	0,21	0,43	DP	L14-04	10,04	13,68
<i>Qprol3a</i>	3.01	umc1394 / umc1394	7,01	30,22	<u>29,01</u>	5	-0,08	0,05	0,66	DP	L08-05	0,28	0,38
<i>Qprol3b</i>	3.05	mmc0022 / mmc0022	85,35	27,51	<u>21,77</u>	-	0,14	-0,18	1,26	SD	L14-04	1,41	1,92
<i>Qprol3c</i>	3.06 / 3.07	bnlg1798 / umc1690	131,77	30,08	<u>29,15</u>	1, 6	0,03	0,02	0,55	DP	L14-04	0,05	0,06
<i>Qprol4a</i>	4.07	dupssr34 / dupssr34	107,04	27,50	20,72	-	-0,18	0,26	1,39	SD	L08-05	2,49	3,39
<i>Qprol4b</i>	4.10	umc1532 / bnlg0589	157,22	26,05	<u>23,75</u>	5	0,10	0,06	0,61	DP	L14-04	0,44	0,59
<i>Qprol5a</i>	5.00	umc1325 / umc1325	21,03	26,88	16,53	-	0,18	0,29	1,61	SD	L14-04	2,82	3,84
<i>Qprol5b</i>	5.03	bnlg1879 / umc1056	74,54	27,48	<u>25,48</u>	3, 4, 5, 6	0,21	0,16	0,77	DP	L14-04	2,06	2,80
<i>Qprol5c</i>	5.06	umc1524 / umc2216	204,01	27,92	18,59	-	0,20	0,16	0,53	DP	L14-04	1,88	2,55
<i>Qprol6a</i>	6.03 / 6.04	umc1887 / umc1614	101,09	30,29	18,07	-	0,26	0,17	0,66	DP	L14-04	3,16	4,31
<i>Qprol6b</i>	6.05 / 6.06	nc0013 / umc1520	158,13	29,66	<u>29,54</u>	1, 3	0,08	0,13	1,57	SD	L14-04	0,57	0,77
<i>Qprol6c</i>	6.06 / 6.07	umc1520 / bnlg1759	188,65	42,47	15,57	-	0,28	0,32	1,12	DC	L14-04	4,84	6,59
<i>Qprol7a</i>	7.01	umc1409 / umc1409	58,48	34,81	13,84	-	0,45	0,29	0,66	DP	L14-04	9,05	12,33
<i>Qprol7b</i>	7.03	umc1936 / umc1936	129,73	37,99	19,96	-	0,41	0,15	0,35	DP	L14-04	6,83	9,30
<i>Qprol7c</i>	7.03 / 7.04	umc1324 / dupssr13	141,93	26,87	17,58	-	0,35	0,08	0,23	DP	L14-04	4,60	6,27
<i>Qprol7d</i>	7.04 / 7.05	dupssr13 / umc1407	189,04	25,77	17,65	-	0,20	-0,06	0,30	DP	L14-04	1,56	2,13

(continua)

Tabela 2. QTL, localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos aditivos e de dominância, graus de dominância (GD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável, proporções das variâncias fenotípicas ($R_F^2\%$) e genéticas ($R_G^2\%$) individual e total explicadas pelos QTL mapeados para prolificidade e grau médio de dominância (GMD)

QTL ^a	Localização			TRV		Ambientes ^d	Efeitos ^c		Ação gênica		Direções ^g	$R_F^2\%$	$R_G^2\%$	(conclusão)
	Bin	Intervalo	cM ^b	Conj.	Int. ^c		a	d	GD	Tipo ^f				
<i>Qprol8a</i>	8.03	umc1034 / umc1034	53,67	30,18	<u>21,70</u>	2, 5, 6	0,23	0,28	1,23	SD	L14-04	3,34	4,55	
<i>Qprol9a</i>	9.02 / 9.03	umc1893 / bnlg0430	56,52	29,74	<u>23,95</u>	1, 2	0,18	0,08	0,44	DP	L14-04	1,32	1,79	
<i>Qprol9b</i>	9.04 / 9.05	umc1107 / bnlg1012	93,11	26,50	21,00	-	0,27	0,15	0,57	DP	L14-04	3,15	4,30	
<i>Qprol10a</i>	10.01 / 10.02	umc1319 / bnlg1451	31,52	25,89	19,40	-	0,30	0,04	0,13	A	L14-04	3,30	4,50	
<i>Qprol10b</i>	10.02	umc2069 / umc2069	76,46	27,80	<u>24,18</u>	1, 6	0,36	0,09	0,25	DP	L14-04	4,95	6,74	
GMD									0,67	DP	Total	29,67	40,41	

^a Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (prolificidade), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e da letra discriminando os QTL mapeados em um mesmo cromossomo; ^b Distância, em cM, do primeiro marcador do cromossomo até o QTL; ^c Valores sublinhados do TVR indicam efeito significativo da interação QTL x ambientes; ^d Ambientes em que o QTL foi detectado:- indica que o QTL não apresentou interação significativa com o ambiente ou, quando apresentou, indica que o QTL não foi detectado em nenhum ambiente, apenas na análise conjunta, 1, 2, 3, 4, 5 e 6 indica que o QTL foi detectado nas E.E. LGN (1999/2000), E.E. LGN (2000/2001) semeado em outubro, E.E. LGN (2000/2001) semeado em novembro, E.E. Areão (2000/2001), E.E. Cat. (2000/2001), E.E. LGN (2000/2001) semeado em janeiro, respectivamente; ^e efeitos multiplicados por 10; ^f A – Aditiva, DP – Dominância parcial, DC – Dominância completa, SD – Sobredominância; ^g Direção: indica a linhagem parental que contribuiu para o aumento do valor genético do caráter.

Tabela 3. QTL, localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos aditivos e de dominância, graus de dominância (GD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável, proporções das variâncias fenotípicas ($R_F^2\%$) e genéticas ($R_G^2\%$) individual e total explicadas pelos QTL mapeados para peso de 500 grãos e grau médio de dominância (GMD)

QTL ^a	Localização			TRV		Ambientes ^d	Efeitos		Ação gênica		Direção ^f	$R_F^2\%$	$R_G^2\%$
	Bin	Intervalo	cM ^b	Conj.	Int. ^c		a	d	GD	Tipo ^e			
<i>Qp5001a</i>	1.05	umc2025 / umc1601	121,96	23,49	<u>19,89</u>	3, 4	1,87	-0,37	0,20	A	RCL14-04	1,09	1,26
<i>Qp5001b</i>	1.06	bnlg2057 / umc1508	160,35	34,57	12,39	-	2,70	1,07	0,40	DP	RCL14-04	2,43	2,81
<i>Qp5001c</i>	1.06	bnlg1598 / umc1035	173,61	39,47	<u>21,60</u>	3, 4, 5, 6	3,89	1,31	0,34	DP	RCL14-04	4,93	5,71
<i>Qp5001d</i>	1.08	umc1128 / phi0037	220,68	31,32	<u>19,71</u>	2, 4, 6	2,77	1,20	0,43	DP	RCL14-04	2,58	2,99
<i>Qp5001e</i>	1.08 / 1.10	phi0037 / umc1431	259,55	30,71	11,61	-	4,87	-0,12	0,03	A	RCL14-04	7,29	8,43
<i>Qp5002a</i>	2.01 / 2.02	bnlg1338 / umc1265	11,38	23,49	<u>22,29</u>	2	0,81	0,50	0,62	DP	RCL14-04	0,24	0,28
<i>Qp5002b</i>	2.02 / 2.03	bnlg0125 / umc1776	39,99	27,28	<u>19,87</u>	3, 4	2,13	0,72	0,34	DP	RCL14-04	1,48	1,71
<i>Qp5002c</i>	2.03	dupssr27 / dupssr27	57,17	27,26	<u>22,03</u>	3, 6	2,19	0,86	0,39	DP	RCL14-04	1,59	1,84
<i>Qp5002d</i>	2.06 / 2.07	umc2023 / umc2129	167,74	27,58	16,11	-	2,49	-1,23	0,49	DP	RCL14-04	2,14	2,48
<i>Qp5003a</i>	3.03 / 3.04	bnlg1144 / bnlg1452	48,07	32,93	13,22	-	3,11	2,02	0,65	DP	RCL14-04	3,60	4,16
<i>Qp5003b</i>	3.05	mmc0022 / mmc0022	88,35	23,64	<u>23,20</u>	2, 3, 6	4,40	3,42	0,78	DP	RCL14-04	7,77	8,99
<i>Qp5003c</i>	3.05 / 3.06	mmc0022 / bnlg1798	96,35	41,44	15,38	-	4,01	2,77	0,69	DP	RCL14-04	6,13	7,09
<i>Qp5003d</i>	3.07	umc1659 / umc1659	143,60	57,36	<u>33,23</u>	2, 4, 5, 6	-4,87	1,50	0,31	DP	RCL08-05	7,66	8,86
<i>Qp5003e</i>	3.08 / 3.09	umc1320 / bnlg1754	162,96	24,32	13,42	-	-3,44	0,86	0,25	DP	RCL08-05	3,76	4,34
<i>Qp5004a</i>	4.01	umc1276 / umc1276	23,73	28,12	<u>24,18</u>	4, 5, 6	-0,74	1,16	1,57	SD	RCL08-05	0,37	0,43
<i>Qp5005a</i>	5.03	umc1056 / bnlg1902	84,54	35,14	6,05	-	-4,15	2,60	0,63	DP	RCL08-05	6,33	7,33
<i>Qp5006a</i>	6.01 / 6.02	bnlg160 / bnlg1371	50,21	28,79	<u>27,20</u>	2	-0,43	0,74	1,72	SD	RCL08-05	0,14	0,16

(continua)

Tabela 3. QTL, localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos aditivos e de dominância, graus de dominância (GD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável, proporções das variâncias fenotípicas ($R_F^2\%$) e genéticas ($R_G^2\%$) individual e total explicadas pelos QTL mapeados para peso de 500 grãos e grau médio de dominância (GMD)

(conclusão)													
QTL ^a	Localização			TRV		Ambientes ^d	Efeitos		Ação gênica		Direção ^f	R ² _F %	R ² _G %
	Bin	Intervalo	cM ^b	Conj.	Int ^c		a	d	GD	Tipo ^e			
<i>Qp5008a</i>	8.00	ph420701 / ph420701	14,87	31,42	<u>30,46</u>	2, 3, 4, 5, 6	0,57	0,89	1,56	SD	RCL14-04	2,36	2,73
<i>Qp5008b</i>	8.05	umc2378 / umc2378	129,61	24,25	<u>19,65</u>	4, 5, 6	0,73	1,52	2,09	SD	RCL14-04	0,14	0,17
<i>Qp5009a</i>	9.02	dupssr06 / bnlg1401	33,56	26,31	17,19	-	1,82	-1,58	0,87	DC	RCL14-04	2,58	2,98
<i>Qp5009b</i>	9.03 / 9.04	bnlg0430 / umc1107	65,53	28,35	<u>27,65</u>	3, 5, 6	1,25	-1,19	0,95	DC	RCL14-04	0,96	1,11
<i>Qp50010a</i>	10.02	mmc0501 / umc2069	67,46	23,51	17,56	-	0,75	-1,61	2,15	SD	RCL14-04	1,39	1,61
GMD									0,52	DP	Total	47,19	54,58

^a Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (peso de 500 grãos), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e da letra discriminando os QTL mapeados em um mesmo cromossomo; ^b Distância, em cM, do primeiro marcador do cromossomo até o QTL; ^c Valores sublinhados do TVR indicam efeito significativo da interação QTL x ambientes; ^d Ambientes em que o QTL foi detectado:- indica que o QTL não apresentou interação significativa com o ambiente ou, quando apresentou, indica que o QTL não foi detectado em nenhum ambiente, apenas na análise conjunta, 1, 2, 3, 4, 5 e 6 indica que o QTL foi detectado nas E.E. LGN (1999/2000), E.E. LGN (2000/2001) semeado em outubro, E.E. LGN (2000/2001) semeado em novembro, E.E. Areão (2000/2001), E.E. Cat. (2000/2001), E.E. LGN (2000/2001) semeado em janeiro, respectivamente; ^e A – Aditiva, DP – Dominância parcial, DC – Dominância completa, SD – Sobredominância; ^f Direção: indica a linhagem parental que contribuiu para o aumento do valor genético do caráter.

Tabela 4. QTL, localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos aditivos e de dominância, graus de dominância (GD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável, proporções das variâncias fenotípicas ($R_F^2\%$) e genéticas ($R_G^2\%$) individual e total explicadas pelos QTL mapeados para número médio de fileiras na espiga e grau médio de dominância (GMD)

(continua)													
QTL ^a	Localização			TRV		Ambientes ^d	Efeitos		Ação gênica		Direção ^f	$R_F^2\%$	$R_G^2\%$
	Bin	Intervalo	cM ^b	Conj.	Int. ^c		a	d	GD	Tipo ^e			
<i>Qnf1a</i>	1.00 / 1.02	bnlg1014 / bnlg1627	15,32	25,88	<u>24,76</u>	1, 3, 4	-0,75	-0,38	0,51	DP	RCL08-05	0,39	0,43
<i>Qnf1b</i>	1.04	bnlg2238 / bnlg2238	90,15	91,79	<u>80,32</u>	3, 4, 5, 6	2,06	1,25	0,61	DP	RCL14-04	3,10	3,40
<i>Qnf1c</i>	1.05 / 1.06	umc1601 / bnlg1598	156,75	31,56	<u>25,29</u>	1, 2, 3	-1,68	-1,34	0,80	DP	RCL08-05	2,29	2,51
<i>Qnf1d</i>	1.06	umc1035 / umc1035	184,61	110,60	<u>85,10</u>	2, 3, 4, 5, 6	-3,17	0,62	0,20	A	RCL08-05	6,30	6,89
<i>Qnf1e</i>	1.06 / 1.07	umc1278 / umc1128	212,64	28,75	<u>23,80</u>	2, 4, 5, 6	-0,83	0,28	0,34	DP	RCL08-05	0,45	0,49
<i>Qnf1f</i>	1.10 / 1.11	umc1431 / phi0120	282,19	41,48	<u>33,53</u>	1, 2, 6	-0,17	-0,71	4,19	SD	RCL08-05	0,18	0,19
<i>Qnf2a</i>	2.02	umc1934 / umc1934	28,08	34,23	<u>26,45</u>	4, 5	2,52	0,25	0,10	A	RCL14-04	3,95	4,32
<i>Qnf2b</i>	2.03 / 2.04	bnlg0381 / bnlg0166	83,18	101,61	<u>91,66</u>	1, 2, 5	-5,90	-2,80	0,47	DP	RCL08-05	23,90	26,14
<i>Qnf2c</i>	2.07 / 2.08	umc1560 / umc1464	194,41	32,11	<u>24,42</u>	1, 2, 3, 4, 5	-2,45	-0,60	0,24	DP	RCL08-05	3,83	4,18
<i>Qnf2d</i>	2.08	umc1633 / umc1230	208,70	25,90	17,62	-	-0,84	0,04	0,05	A	RCL08-05	0,43	0,47
<i>Qnf3a</i>	3.02	bnlg1144 / bnlg1144	32,96	38,95	<u>31,90</u>	6	-2,43	0,37	0,15	A	RCL08-05	3,67	4,02
<i>Qnf3b</i>	3.04 / 3.05	bnlg602 / bnlg0420	64,12	31,44	21,13	-	-0,87	-0,29	0,33	DP	RCL08-05	0,50	0,54
<i>Qnf3c</i>	3.05	mmc0022 / mmc0022	88,45	40,61	<u>40,14</u>	4, 5	-0,94	-0,53	0,57	DP	RCL08-05	0,63	0,69
<i>Qnf3d</i>	3.09	bnlg1754 / bnlg1754	190,87	39,20	<u>24,26</u>	1, 4, 6	2,42	-0,39	0,16	A	RCL14-04	3,68	4,02
<i>Qnf4a</i>	4.01	umc1276 / umc1276	7,01	32,40	15,17	-	-2,97	1,11	0,37	DP	RCL08-05	5,82	6,36
<i>Qnf4b</i>	4.03 / 4.04	umc2082 / umc1652	47,88	28,50	<u>26,00</u>	1	0,09	-1,00	11,35	SD	RCL14-04	0,31	0,34
<i>Qnf4c</i>	4.06 / 4.08	bnlg0252 / bnlg2244	88,84	26,02	<u>25,96</u>	3, 5	0,03	0,26	7,36	SD	RCL14-04	0,02	0,02
<i>Qnf4d</i>	4.10	bnlg0589 / umc1109	166,22	27,81	21,17	-	1,89	0,58	0,31	DP	RCL14-04	2,31	2,52
<i>Qnf5a</i>	5.03	bnlg1879 / umc1056	74,53	25,58	<u>23,14</u>	6	-0,78	-0,86	1,10	DC	RCL08-05	0,61	0,66
<i>Qnf5b</i>	5.04	dupssr10 / umc1221	137,88	30,37	19,54	-	-2,22	0,05	0,02	A	RCL08-05	3,04	3,32
<i>Qnf6a</i>	6.02	umc1257 / umc1257	87,41	27,05	<u>22,92</u>	1, 2, 4, 6	-0,70	1,13	1,60	SD	RCL08-05	0,70	0,76

Tabela 4. QTL, localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos aditivos e de dominância, graus de dominância (GD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável, proporções das variâncias fenotípicas ($R_F^2\%$) e genéticas ($R_G^2\%$) individual e total explicadas pelos QTL mapeados para número médio de fileiras na espiga e grau médio de dominância (GMD)

(conclusão)													
QTL ^a	Localização			TRV		Ambientes ^d	Efeitos ^e		Ação gênica		Direção ^g	$R_F^2\%$	$R_G^2\%$
	Bin	Intervalo	cM ^b	Conj.	Int. ^c		a	d	GD	Tipo ^f			
<i>Qnf8a</i>	8.00 / 8.02	ph420701 / bnlg1352	16,87	29,51	<u>23,93</u>	2, 3, 4, 5, 6	-1,97	0,19	0,10	A	RCL08-05	2,40	2,63
<i>Qnf8b</i>	8.03 / 8.05	bnlg 1832 / bnlg1176	90,04	29,22	10,43	-	-3,61	0,38	0,10	A	RCL08-05	8,08	8,84
<i>Qnf8c</i>	8.07 / 8.08	bnlg1823 / umc1005	165,94	36,06	<u>34,74</u>	1, 2	-0,47	0,41	0,87	DC	RCL08-05	0,19	0,20
<i>Qnf9a</i>	9.02	umc1170 / dupssr06	28,56	26,06	18,39	-	-1,53	-0,25	0,16	A	RCL08-05	1,47	1,61
<i>Qnf10a</i>	10.2 / 10.03	umc2069 / bnlg0640	88,74	42,95	10,44	-	-3,59	1,24	0,34	DP	RCL08-05	8,44	9,23
<i>Qnf10b</i>	10.04	bnlg1526 / bnlg1526	107,82	37,47	18,37	-	-5,42	0,01	0,00	A	RCL08-05	18,14	19,84
GMD									0,78	DP	Total	38,43	42,04

^a Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (número de fileiras na espiga), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e da letra discriminando os QTL mapeados em um mesmo cromossomo; ^b Distância, em cM, do primeiro marcador do cromossomo até o QTL; ^c Valores sublinhados do TVR indicam efeito significativo da interação QTL x ambientes; ^d Ambientes em que o QTL foi detectado:- indica que o QTL não apresentou interação significativa com o ambiente ou, quando apresentou, indica que o QTL não foi detectado em nenhum ambiente, apenas na análise conjunta, 1, 2, 3, 4, 5 e 6 indica que o QTL foi detectado nas E.E. LGN (1999/2000), E.E. LGN (2000/2001) semeado em outubro, E.E. LGN (2000/2001) semeado em novembro, E.E. Areão (2000/2001), E.E. Cat. (2000/2001), E.E. LGN (2000/2001) semeado em janeiro, respectivamente; ^e efeitos multiplicados por 10; ^f A – Aditiva, DP – Dominância parcial, DC – Dominância completa, SD – Sobredominância; ^g Direção: indica a linhagem parental que contribuiu para o aumento do valor genético do caráter.

Tabela 5. QTL, localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos aditivos e de dominância, graus de dominância (GD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável, proporções das variâncias fenotípicas ($R_F^2\%$) e genéticas ($R_G^2\%$) individual e total explicadas pelos QTL mapeados para número de grãos na fileira e grau médio de dominância (GMD)

QTL ^a	Localização			TRV		Ambientes ^d	Efeitos		Ação gênica		Direção ^f	R ² _F %	R ² _G %
	Bin	Intervalo	cM ^b	Conj.	Int. ^c		a	d	GD	Tipo ^e			
<i>Qngf1a</i>	1.01	umc 1106 / umc 1106	28,32	85,10	<u>82,83</u>	1, 3, 6	-0,37	0,38	1,03	DC	RCL08-05	2,26	3,04
<i>Qngf1b</i>	1.02 / 1.03	bnlg1627 / umc1073	52,35	34,74	<u>33,13</u>	5, 6	-0,28	0,38	1,34	SD	RCL08-05	1,60	2,14
<i>Qngf1c</i>	1.04	bnlg2238 / bnlg2238	94,15	116,50	<u>98,76</u>	5, 6	0,10	0,45	4,60	SD	RCL14-04	1,16	1,56
<i>Qngf1d</i>	1.05	umc1601 / umc1601	124,96	92,17	<u>83,56</u>	2, 5, 6	0,18	0,42	2,29	SD	RCL14-04	1,30	1,75
<i>Qngf1e</i>	1.06	umc1508 / bnlg1598	160,35	59,36	<u>42,37</u>	1, 2, 3, 5, 6	0,46	0,47	1,02	DC	RCL14-04	3,47	4,67
<i>Qngf1f</i>	1.06 / 1.07	umc1035 / bnlg0615	195,71	43,64	<u>36,77</u>	2	-0,20	0,35	1,78	SD	RCL08-05	1,09	1,46
<i>Qngf1g</i>	1.08	phi0037 / phi0037	235,68	44,32	<u>36,87</u>	1, 2	-0,30	0,35	1,17	DC	RCL08-05	1,60	2,15
<i>Qngf1h</i>	1.09 / 1.11	umc1431 / umc1630	282,19	42,24	<u>24,69</u>	1, 3, 4, 5	-0,63	0,28	0,45	DP	RCL08-05	4,72	6,35
<i>Qngf2a</i>	2.03	bnlg2277 / dupssr27	40,14	36,90	<u>30,28</u>	1, 2, 5	0,27	0,57	2,10	SD	RCL14-04	2,50	3,36
<i>Qngf2b</i>	2.03	bnlg0381 / bnlg0381	73,17	98,94	<u>94,47</u>	1, 2, 3	-0,21	0,18	0,85	DC	RCL08-05	0,66	0,89
<i>Qngf2c</i>	2.05	dupssr21 / dupssr21	103,60	32,72	<u>27,65</u>	2, 3, 6	-0,44	0,05	0,11	A	RCL08-05	2,07	2,79
<i>Qngf2d</i>	2.06	bnlg1036 / bnlg1396	126,16	27,47	17,79	-	-0,37	-0,20	0,54	DP	RCL08-05	1,66	2,23
<i>Qngf2e</i>	2.07 / 2.08	umc2129 / umc1464	192,51	31,97	<u>30,04</u>	2, 5	-0,01	0,19	17,05	SD	RCL08-05	0,20	0,27
<i>Qngf3a</i>	3.02	bnlg1144 / bnlg1144	27,96	35,46	17,16	-	-0,53	0,28	0,52	DP	RCL08-05	3,45	4,63
<i>Qngf3b</i>	3.04 / 3.05	bnlg602 / bnlg0420	61,12	35,21	<u>30,16</u>	4	-0,24	0,34	1,42	SD	RCL08-05	1,26	1,69
<i>Qngf3c</i>	3.06 / 3.07	bnlg1798 / umc1659	135,78	32,38	13,35	-	-0,03	0,14	4,17	SD	RCL08-05	0,12	0,16
<i>Qngf3d</i>	3.08 / 3.09	umc1320 / bnlg1536	165,02	27,84	<u>24,86</u>	2, 4, 5	0,16	0,16	0,98	DC	RCL14-04	0,43	0,58
<i>Qngf4a</i>	4.01	umc1276 / umc1757	9,01	39,21	<u>38,71</u>	2, 4	0,21	0,21	1,01	DC	RCL14-04	0,70	0,95
<i>Qngf4b</i>	4.08	bnlg2244 / bnlg2162	117,72	39,01	<u>38,23</u>	2, 4	0,10	0,12	1,20	DC	RCL14-04	0,18	0,25
<i>Qngf4c</i>	4.10	umc1051 / umc1532	148,77	26,17	18,55	-	-0,01	0,03	3,53	SD	RCL08-05	0,01	0,01
<i>Qngf4d</i>	4.11	bnlg0589 / umc1109	166,93	26,66	<u>24,33</u>	3	-0,21	-0,05	0,24	DP	RCL08-05	0,50	0,68
<i>Qngf5a</i>	5.00 / 5.02	umc1325 / umc1587	43,60	28,32	<u>25,20</u>	1, 2	0,34	0,13	0,37	DP	RCL14-04	1,34	1,80
<i>Qngf5b</i>	5.03	umc1056 / bnlg1902	105,59	38,55	<u>23,00</u>	2, 3, 6	0,35	0,44	1,25	SD	RCL14-04	2,33	3,13
<i>Qngf5c</i>	5.06 / 5.07	umc1524 / bnlg2305	204,01	39,22	<u>24,35</u>	2, 4, 6	-0,44	0,10	0,22	DP	RCL08-05	2,15	2,88

(continua)

Tabela 5. QTL, localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos aditivos e de dominância, graus de dominância (GD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável, proporções das variâncias fenotípicas ($R_F^2\%$) e genéticas ($R_G^2\%$) individual e total explicadas pelos QTL mapeados para número de grãos na fileira e grau médio de dominância (GMD)

(conclusão)													
QTL ^a	Localização			TRV		Ambientes ^d	Efeitos		Ação gênica		Direção ^f	$R_F^2\%$	$R_G^2\%$
	Bin	Intervalo	cM ^b	Conj.	Int ^c		a	d	GD	Tipo ^e			
<i>Qngf6a</i>	6.00	umc1023 / umc1023	0,01	27,26	<u>22,96</u>	1, 2, 3, 5, 6	-0,09	0,42	4,41	SD	RCL08-05	1,02	1,38
<i>Qngf6b</i>	6.02	umc1006 / umc1257	76,41	41,25	<u>22,77</u>	2, 3, 4, 5, 6	0,19	0,43	2,23	SD	RCL14-04	1,41	1,90
<i>Qngf8a</i>	8.05	umc2378 / umc2378	128,60	27,96	15,01	-	-0,76	0,05	0,06	A	RCL08-05	6,24	8,38
<i>Qngf9a</i>	9.00	umc2393 / umc2393	0,01	35,83	<u>32,02</u>	2, 3, 4, 5	0,38	0,10	0,26	DP	RCL14-04	1,57	2,11
<i>Qngf10a</i>	10.05 / 10.07	umc1506 / umc1569	149,79	39,17	7,53	-	0,64	0,92	1,43	SD	RCL14-04	8,92	11,99
GMD									1,13	DC	Total	42,01	56,43

^a Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (número de grãos na fileira), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e da letra discriminando os QTL mapeados em um mesmo cromossomo; ^b Distância, em cM, do primeiro marcador do cromossomo até o QTL; ^c Valores sublinhados do TVR indicam efeito significativo da interação QTL x ambientes; ^d Ambientes em que o QTL foi detectado:- indica que o QTL não apresentou interação significativa com o ambiente ou, quando apresentou, indica que o QTL não foi detectado em nenhum ambiente, apenas na análise conjunta, 1, 2, 3, 4, 5 e 6 indica que o QTL foi detectado nas E.E. LGN (1999/2000), E.E. LGN (2000/2001) semeado em outubro, E.E. LGN (2000/2001) semeado em novembro, E.E. Areão (2000/2001), E.E. Cat. (2000/2001), E.E. LGN (2000/2001) semeado em janeiro, respectivamente; ^e A – Aditiva, DP – Dominância parcial, DC – Dominância completa, SD – Sobredominância; ^f Direção: indica a linhagem parental que contribuiu para o aumento do valor genético do caráter.

2.3.4.3. Caracteres de estatura de planta e florescimento

Foram mapeados 24 QTL para altura de planta (AP) e 24 QTL para altura de espiga (AE), distribuídos em todos os dez cromossomos do milho, com exceção dos cromossomos 6, 8 e 9 para o caráter AE (Tabelas 6 e 7). Para ambos os caracteres foi observada maior concentração de QTL no cromossomo 1, com sete QTL mapeados para cada caráter, correspondendo a cerca de 29% do total de QTL mapeados. Para os caracteres relacionados ao florescimento, florescimento feminino (FF) e florescimento masculino (FM), foram mapeados 20 e 21 QTL, respectivamente, distribuídos em todos os cromossomos, com exceção do cromossomo 8 para FF e do cromossomo 4 para FM (Tabelas 8 e 9). Não foram observadas regiões de concentração de QTL, estando esses, portanto, distribuídos aleatoriamente no genoma.

As proporções da variância fenotípica total explicada pelos QTL foram de 44,84% para AP, 37,27% para AE, 45,68% para FF e de 43,36% para FM. Já as proporções da variância genética total explicada foram de 50,83% para AP, 43,60% para AE, 50,55% para FF e de 48,89% para FM (Tabelas 6 a 9). Considerando cada QTL individualmente, a proporção da variância genética explicada por cada QTL variou de 0,18% a 14,26% para AP, de 0,11% a 17,97% para AE, de 0,36% a 13,13% para FF e de 0,25% a 13,00% para FM. Houve predomínio de QTL de pequena magnitude, sendo que 72 dos 89 QTL mapeados para caracteres de estatura de planta e florescimento explicaram, cada um, menos de 5% da variância fenotípica. Contudo, assim como para os componentes de produção, observou-se alguns QTL de maior magnitude. O elevado número de QTL mapeados e seu padrão das magnitudes de efeitos sugerem que a variabilidade genética de estatura e florescimento no milho não é causada apenas por poucos QTL de efeitos de grande magnitude, mas sim por vários QTL de efeitos menores (Beavis et al. 1991; Buckler et al. 2009; Steinhoff et al. 2012).

Com exceção dos QTL mapeados para o caráter AE, em que 70,83% (17) dos QTL apresentaram interação significativa com ambientes, a maioria dos QTL mapeados (69%) para os demais caracteres não apresentaram interação QTL x E, isto é, foram estáveis nos diversos ambientes (Tabelas 6 a 9). Outros estudos também reportaram maior estabilidade dos QTL para caracteres de florescimento e estrutura de planta em relação aos QTL mapeados para produção de grãos (Lima et al. 2006; Peng et al. 2011). A baixa interação QTL x E observada para AP, FF e FM facilita a aplicação da SAM pois permite utilização das informações dos QTL em diversos ambientes. Os QTL estáveis nos ambientes e que explicaram maior proporção da variância genotípica foram o *Qap7a* (14,26%) para AP, o *Qae7b* (17,97%) e *Qae10c* (8,43%) para AE, o *Qff9a* (12,24%), *Qff9b* (13,13%) e *Qff10b* (11,71%) para FF e o *Qfm9a* (11,01%) e *Qfm10a* (12,56%) para

FM. Tais QTL podem ser aproveitados em programas de melhoramento que utilizem SAM. Contudo, apesar da maior estabilidade dos QTL mapeados, a interação com ambientes ainda é significativa e pôde ser observada pelas análises do delineamento III, que indicaram interação entre progênes x ambientes altamente significativa para todos os caracteres.

Os efeitos aditivos (a) variaram de 0,24 cm pl^{-1} a 5,92 cm pl^{-1} para AP, de 0,05 cm pl^{-1} a 3,98 cm pl^{-1} para AE, de 0,02 dias a 0,90 dias para FF e de 0,11 dias a 0,77 dias para FM. Os sinais dos efeitos aditivos dos QTL mapeados indicaram que ambas as linhagens genitoras contribuíram de forma semelhante com alelos favoráveis em relação à diminuição da expressão dos caracteres analisados, visto que os programas de melhoramento visam reduzir o porte da planta e aumentar sua precocidade. Contudo, as médias dos experimentos mostraram que as progênes RCL-08-5F apresentaram maiores médias de FF e FM do que as progênes RCL-14-04B, enquanto as progênes RCL-14-04B apresentaram maiores médias de AP do que as progênes RCL-08-5F (ANEXOS F e G), sugerindo maior contribuição da linhagem L-08-5F para o aumento da expressão dos caracteres FF e FM, e da L-14-04B para o aumento da AP. Portanto, mesmo as linhagens que contribuíram com mais alelos para aumento de altura e florescimento tardio, possuem potencial para, em cruzamento, obtenção de genótipos de menor porte e mais precoces.

Os efeitos de dominância (d) variaram de 0,06 cm a 3,29 cm para AP, de 0,21 cm a 2,35 cm para AE, de 0,01 dias a 0,80 dias para FF e de 0,01 dias a 0,48 dias para FM. A maior parte dos QTL apresentaram sinais positivos do d para os caracteres AP (87,50%) e AE (70,83%) (Tabelas 6 a 9), sugerindo que os efeitos de dominância possuem tendência unidirecional positiva, como também observado por outros autores (Frascaroli et al. 2007; Larièpe et al. 2012). Para os caracteres FF e FM, foram observados valores de d com sinais positivos e negativos em quantidades próximas, em torno 60% e 40%, respectivamente, mostrando que para estes caracteres os efeitos de dominância não são unidirecionais.

Os QTL mapeados para caracteres de estatura de planta apresentaram todos os graus de dominância, contudo houve predomínio de QTL de efeitos de dominância parcial e de sobredominância para AP, e de sobredominância para AE (Tabelas 6 e 7). Para o caráter AP, Lu et al. (2003) e Frascaroli et al. (2007) relataram que, apesar da ocorrência de efeito de sobredominância, a maior parte dos QTL apresentaram efeitos de dominância parcial e completa. Já Larièpe et al. (2012) relataram predominância de efeitos aditivos, embora efeitos de dominância completa e sobredominância tenham sido observados em alguns QTL. Para AE, dominância parcial como principal grau de dominância foi reportada por Sibov et al. (2003) e Lima et al. (2006), enquanto Nikolić et al. (2011) relataram maior número de QTL de efeito de sobredominância para o caráter.

Assim como observado para AP e AE, os QTL mapeados para FF e FM apresentaram efeitos variando de aditivos a sobredominância, contudo a maioria dos QTL apresentaram dominância parcial para ambos os caracteres (Tabelas 8 e 9). Os resultados da literatura têm reportado tanto predomínio de efeitos aditivos e de dominância parcial em QTL mapeados para FF (Khairallah et al. 1998) quanto de efeitos de sobredominância para QTL mapeados para FF e FM (Veldboom et al. 1994). Como os QTL mapeados não identificam genes, mas sim regiões cromossômicas que podem incluir vários QTL, dada a ocorrência de múltiplos alelos, os graus de dominância podem variar de acordo com a combinação dos alelos e dos genes e, assim, essas variações podem explicar as divergências observadas na literatura quanto ao grau de dominância dos QTL (Steinhoff et al. 2012).

O grau médio de dominância, considerando todos os QTL mapeados, foi de 0,96 para AP, 3,50 para AE, 0,51 para FF e de 0,39 para FM, correspondendo à dominância completa para altura de planta, sobredominância para altura de espiga e dominância parcial para florescimento feminino e masculino (Tabelas 6 a 9). Apesar da ocorrência de dominância completa para AP e de sobredominância para AE terem sido reportadas por Nikolić et al. (2011), essas estimativas do GMD não são esperadas considerando que as análises do delineamento III indicaram dominância parcial e que os efeitos aditivos são geralmente mais importantes no controle genético desses caracteres (Hallauer et al. 2010). Assim como discutido para os componentes de produção, o desequilíbrio de ligação presente na população e o método de mapeamento empregado neste estudo podem incidir em vieses, pois o efeito observado pode ser resultado de vários QTL ligados resultando em uma pseudo-sobredominância (Lu et al. 2003; Lima et al. 2006).

Tabela 6. QTL, localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos aditivos e de dominância, graus de dominância (GD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável, proporções das variâncias fenotípicas ($R_F^2\%$) e genéticas ($R_G^2\%$) individual e total explicadas pelos QTL mapeados para altura de planta e grau médio de dominância (GMD)

(continua)

QTL ^a	Localização			TRV		Ambientes ^d	Efeitos		Ação gênica		Direção ^f	$R_F^2\%$	$R_G^2\%$
	Bin	Intervalo	cM ^b	Conj.	Int. ^c		a	d	GD	Tipo ^e			
<i>Qap1a</i>	1.02 / 1.03	bnlg1627 / umc1073	53,35	45,99	<u>42,76</u>	2, 3, 4, 5, 6	0,80	-0,17	0,21	DP	L14-04	0,28	0,32
<i>Qap1b</i>	1.03 / 1.04	umc1021 / bnlg2238	75,15	38,06	21,26	-	1,15	2,27	1,97	SD	L14-04	1,66	1,89
<i>Qap1c</i>	1.05	umc2025 / umc1601	118,96	31,84	16,19	-	2,78	0,87	0,31	DP	L14-04	3,45	3,91
<i>Qap1d</i>	1.05 / 1.06	umc1601 / bnlg2057	141,96	27,19	<u>22,74</u>	1, 3, 4	1,17	0,81	0,69	DP	L14-04	0,72	0,82
<i>Qap1e</i>	1.06	umc1508 / bnlg1598	160,35	26,93	18,51	-	0,38	2,29	6,06	SD	L14-04	1,17	1,33
<i>Qap1f</i>	1.08	phi0037 / phi0037	234,68	41,73	<u>22,21</u>	2, 3, 6	-2,32	2,24	0,97	DC	L08-05	3,36	3,81
<i>Qap1g</i>	1.10 / 1.11	umc1431 / phi0120	272,55	30,50	<u>29,90</u>	1, 3, 5, 6	-0,27	0,85	3,16	SD	L08-05	0,19	0,21
<i>Qap2a</i>	2.02	umc1265 / umc1934	26,08	29,34	16,01	-	1,12	-0,08	0,07	A	L14-04	0,54	0,61
<i>Qap2b</i>	2.05 / 2.06	dupssr21 / bnlg1036	107,70	43,24	<u>32,18</u>	3, 4, 6	-0,43	1,85	4,30	SD	L08-05	0,81	0,92
<i>Qap2c</i>	2.08	umc1230 / umc1230	214,06	35,53	<u>22,49</u>	1, 2, 3, 4, 6	-2,07	0,06	0,03	A	L08-05	1,82	2,07
<i>Qap3a</i>	3.07 / 3.09	umc1659 / bnlg1536	151,96	30,56	17,43	-	-1,58	1,70	1,08	DC	L08-05	1,68	1,90
<i>Qap4a</i>	4.04 / 4.05	umc1652 / umc1088	53,53	35,77	14,75	-	-1,57	2,86	1,82	SD	L08-05	2,79	3,16
<i>Qap4b</i>	4.08 / 4.09	umc1051 / umc1989	141,15	25,63	18,12	-	1,58	0,65	0,41	DP	L14-04	1,15	1,31
<i>Qap5a</i>	5.04	dupssr10 / umc1221	137,88	25,76	9,83	-	2,05	2,04	0,99	DC	L14-04	2,66	3,02
<i>Qap5c</i>	5.06	umc1019 / umc1524	193,01	41,73	20,43	-	2,52	1,82	0,72	DP	L14-04	3,40	3,85
<i>Qap6a</i>	6.01	bnlg1600 / bnlg1600	50,21	34,11	17,63	-	-3,16	0,76	0,24	DP	L08-05	4,36	4,94
<i>Qap6b</i>	6.01	umc1133 / phi0077	62,69	39,16	13,76	-	-2,68	2,17	0,81	DC	L08-05	4,06	4,60
<i>Qap6c</i>	6.05 / 6.06	nc0013 / umc1520	172,24	27,94	18,13	-	-1,28	1,96	1,52	SD	L08-05	1,51	1,72
<i>Qap7a</i>	7.01	umc1409 / umc1409	55,48	53,20	10,80	-	-4,92	3,29	0,67	DP	L08-05	12,58	14,26

Tabela 6. QTL, localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos aditivos e de dominância, graus de dominância (GD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável, proporções das variâncias fenotípicas ($R_F^2\%$) e genéticas ($R_G^2\%$) individual e total explicadas pelos QTL mapeados para altura de planta e grau médio de dominância (GMD)

(conclusão)													
QTL ^a	Localização			TRV		Ambientes ^d	Efeitos		Ação gênica		Direção ^f	$R_F^2\%$	$R_G^2\%$
	Bin	Intervalo	cM ^b	Conj.	Int. ^c		a	d	GD	Tipo ^e			
<i>Qap8a</i>	8.01 / 8.00	umc1139 / ph420701	12,01	29,73	<u>28,27</u>	1	1,34	-0,86	0,64	DP	L14-04	0,93	1,05
<i>Qap8b</i>	8.05	bnlg1176 / umc2378	105,68	26,62	11,12	-	-3,22	1,75	0,54	DP	L08-05	5,05	5,73
<i>Qap8c</i>	8.09	dupssr14 / dupssr14	192,24	28,45	<u>23,63</u>	2, 3, 4	0,24	0,80	3,40	SD	L14-04	0,16	0,18
<i>Qap9a</i>	9.04 / 9.05	umc1107/ bnlg1012	98,11	27,08	20,57	-	-1,39	2,12	1,53	SD	L08-05	1,78	2,02
<i>Qap10a</i>	10.04	umc2069 / bnlg1526	92,74	26,23	13,35	-	1,72	2,01	1,17	SD	L14-04	2,12	2,40
GMD									0,96	DC	Total	44,84	50,83

^a Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (altura de planta), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e da letra discriminando os QTL mapeados em um mesmo cromossomo; ^b Distância, em cM, do primeiro marcador do cromossomo até o QTL; ^c Valores sublinhados do TVR indicam efeito significativo da interação QTL x ambientes; ^d Ambientes em que o QTL foi detectado:- indica que o QTL não apresentou interação significativa com o ambiente ou, quando apresentou, indica que o QTL não foi detectado em nenhum ambiente, apenas na análise conjunta, 1, 2, 3, 4, 5 e 6 indica que o QTL foi detectado nas E.E. LGN (1999/2000), E.E. LGN (2000/2001) semeado em outubro, E.E. LGN (2000/2001) semeado em novembro, E.E. Areão (2000/2001), E.E. Cat. (2000/2001), E.E. LGN (2000/2001) semeado em janeiro, respectivamente; ^e A – Aditiva, DP – Dominância parcial, DC – Dominância completa, SD – Sobredominância; ^f Direção: indica a linhagem parental que contribuiu para o aumento do valor genético do caráter.

Tabela 7. QTL, localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos aditivos e de dominância, graus de dominância (GD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável, proporções das variâncias fenotípicas ($R_F^2\%$) e genéticas ($R_G^2\%$) individual e total explicadas pelos QTL mapeados para altura de espiga e grau médio de dominância (GMD)

(continua)

QTL ^a	Localização			TRV		Ambientes ^d	Efeitos		Ação gênica		Direção ^f	$R_F^2\%$	$R_G^2\%$
	Bin	Intervalo	cM ^b	Conj.	Int. ^c		a	d	GD	Tipo ^e			
<i>Qae1a</i>	1.00 / 1.02	umc1106 / bnlg1627	29,32	33,15	<u>31,30</u>	2, 6	-0,02	0,70	44,37	SD	L08-05	0,20	0,24
<i>Qae1b</i>	1.03 / 1.04	umc1021 / bnlg2238	75,15	30,88	14,34	-	0,54	0,91	1,68	SD	L14-04	0,58	0,67
<i>Qae1c</i>	1.06	bnlg2057 / umc1508	153,74	25,36	20,97	-	0,19	1,64	8,64	SD	L14-04	1,13	1,32
<i>Qae1d</i>	1.07	umc1035 / umc1035	181,61	29,25	17,69	-	0,05	2,21	48,36	SD	L14-04	2,01	2,35
<i>Qae1e</i>	1.07	umc1035 / bnlg0615	192,72	26,51	<u>26,47</u>	1, 3, 5	-0,17	1,10	6,47	SD	L08-05	0,52	0,61
<i>Qae1f</i>	1.07	umc1278 / umc1278	210,64	39,74	<u>24,44</u>	2, 3, 6	-0,98	1,46	1,49	SD	L08-05	1,68	1,96
<i>Qae1g</i>	1.10 / 1.11	umc1431 / phi0120	271,55	35,63	<u>34,81</u>	1, 6	-0,13	0,57	4,27	SD	L08-05	0,15	0,17
<i>Qae2a</i>	2.02	bnlg2277 / bnlg0125	32,99	26,71	13,96	-	0,30	-0,24	0,81	DC	L14-04	0,10	0,11
<i>Qae2b</i>	2.03	bnlg0381 / bnlg0381	74,17	35,83	<u>34,98</u>	1	0,54	0,99	1,84	SD	L14-04	0,64	0,75
<i>Qae2c</i>	2.05 / 2.06	dupssr21 / bnlg1036	114,4	40,85	<u>40,38</u>	1, 3	-0,29	0,75	2,58	SD	L08-05	0,30	0,35
<i>Qae2d</i>	2.08 / 2.09	umc1633 / umc1230	211,06	26,57	<u>23,68</u>	1, 5	-0,59	0,21	0,36	DP	L08-05	0,31	0,36
<i>Qae3a</i>	3.06 / 3.07	bnlg1798 / umc1659	131,76	28,64	<u>26,50</u>	4	0,81	-0,34	0,42	DP	L14-04	0,58	0,68
<i>Qae4a</i>	4.01	umc1276 / umc1276	0,01	29,78	<u>25,10</u>	3, 4	0,47	1,16	2,46	SD	L14-04	0,73	0,86
<i>Qae4b</i>	4.01	umc1276 / umc2082	19,73	29,83	<u>25,90</u>	1, 4, 6	-0,10	1,77	17,22	SD	L08-05	1,30	1,52
<i>Qae4c</i>	4.07 / 4.08	dupssr34 / bnlg2244	113,04	30,17	<u>24,75</u>	5, 6	0,46	0,50	1,10	DC	L14-04	0,28	0,32
<i>Qae5a</i>	5.02 / 5.03	umc1587 / bnlg1879	56,12	33,62	<u>31,34</u>	1, 2, 3	-0,55	0,36	0,65	DP	L08-05	0,30	0,35
<i>Qae5b</i>	5.05	dupssr10 / umc1221	135,88	25,34	19,51	-	0,67	1,36	2,04	SD	L14-04	1,13	1,32
<i>Qae5c</i>	5.05 / 5.06	bnlg278 / umc2216	201,99	32,09	<u>26,83</u>	2, 4, 6	1,05	0,42	0,40	DP	L14-04	0,98	1,15

Tabela 7. QTL, localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos aditivos e de dominância, graus de dominância (GD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável, proporções das variâncias fenotípicas ($R_F^2\%$) e genéticas ($R_G^2\%$) individual e total explicadas pelos QTL mapeados para altura de espiga e grau médio de dominância (GMD)

(conclusão)													
QTL ^a	Localização			TRV		Ambientes ^d	Efeitos		Ação gênica		Direção ^f	$R_F^2\%$	$R_G^2\%$
	Bin	Intervalo	cM ^b	Conj.	Int. ^c		a	d	GD	Tipo ^e			
<i>Qae7a</i>	7.00 / 7.01	umc1426 / umc1632	32,22	52,32	<u>25,83</u>	1, 2, 3, 4, 6	-3,98	2,38	0,60	DP	L08-05	8,77	10,26
<i>Qae7b</i>	7.01	umc1409 / umc1409	57,48	61,67	12,12	-	-1,07	1,48	1,39	SD	L08-05	15,36	17,97
<i>Qae7c</i>	7.03	umc1275 / umc1865	106,23	25,90	<u>25,23</u>	6	-2,07	1,00	0,48	DP	L08-05	1,84	2,16
<i>Qae10a</i>	10.02	mmc0501 / umc2069	59,84	34,12	<u>22,99</u>	3, 5	0,80	0,98	1,22	SD	L14-04	3,95	4,62
<i>Qae10b</i>	10.03 / 10.04	bnlg0640 / bnlg1526	93,74	37,51	<u>30,06</u>	5	-2,45	2,35	0,96	DC	L08-05	0,92	1,08
<i>Qae10c</i>	10.05 / 10.07	umc1506 / umc1569	149,78	31,02	6,83	-	-1,16	-1,62	1,40	SD	L08-05	7,20	8,43
GMD									3,50	SD	Total	37,27	43,60

^a Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (altura de espiga), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e da letra discriminando os QTL mapeados em um mesmo cromossomo; ^b Distância, em cM, do primeiro marcador do cromossomo até o QTL; ^c Valores sublinhados do TVR indicam efeito significativo da interação QTL x ambientes; ^d Ambientes em que o QTL foi detectado:- indica que o QTL não apresentou interação significativa com o ambiente ou, quando apresentou, indica que o QTL não foi detectado em nenhum ambiente, apenas na análise conjunta, 1, 2, 3, 4, 5 e 6 indica que o QTL foi detectado nas E.E. LGN (1999/2000), E.E. LGN (2000/2001) semeado em outubro, E.E. LGN (2000/2001) semeado em novembro, E.E. Areão (2000/2001), E.E. Cat. (2000/2001), E.E. LGN (2000/2001) semeado em janeiro, respectivamente; ^e A – Aditiva, DP – Dominância parcial, DC – Dominância completa, SD – Sobredominância; ^f Direção: indica a linhagem parental que contribuiu para o aumento do valor genético do caráter.

Tabela 8. QTL, localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos aditivos e de dominância, graus de dominância (GD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável, proporções das variâncias fenotípicas ($R_F^2\%$) e genéticas ($R_G^2\%$) individual e total explicadas pelos QTL mapeados para florescimento feminino e grau médio de dominância (GMD)

QTL ^a	Localização			TVR		Ambientes ^d	Efeitos		Ação gênica		Direção ^f	$R_F^2\%$	$R_G^2\%$
	Bin	Intervalo	cM ^b	Conj.	Int. ^c		a	d	GD	Tipo ^e			
<i>Qff1a</i>	1.00 / 1.01	umc1177 / umc1106	14,14	24,28	6,12	-	-0,37	-0,23	0,63	DP	L08-05	2,36	2,61
<i>Qff1b</i>	1.03 / 1.04	umc1073 / bnlg2238	66,26	28,82	12,36	-	0,48	0,28	0,57	DP	L14-04	3,95	4,37
<i>Qff1c</i>	1.06 / 1.07	umc1035 / bnlg0615	192,71	30,56	7,30	-	-0,44	-0,23	0,51	DP	L08-05	3,23	3,58
<i>Qff1d</i>	1.10 / 1.11	umc1431 / phi0120	265,55	27,27	<u>24,64</u>	2	-0,12	-0,15	1,22	SD	L08-05	0,39	0,43
<i>Qff2a</i>	2.02	umc1934 / umc1934	27,08	33,59	<u>26,90</u>	3, 6	-0,15	-0,03	0,18	A	L08-05	0,32	0,36
<i>Qff2b</i>	2.07 / 2.08	umc2129 / umc1464	192,52	30,57	<u>28,36</u>	2, 3	0,29	0,20	0,69	DP	L14-04	1,56	1,72
<i>Qff3a</i>	3.01	umc1394 / umc1394	0,01	28,45	<u>27,15</u>	3, 4, 5	0,31	0,15	0,49	DP	L14-04	1,58	1,75
<i>Qff3b</i>	3.05	mmc0022 / mmc0022	84,35	36,57	10,61	-	0,75	0,07	0,10	A	L14-04	8,19	9,07
<i>Qff4a</i>	4.01	umc1276 / umc1276	2,01	23,54	10,23	-	0,26	0,36	1,37	SD	L14-04	1,96	2,17
<i>Qff4b</i>	4.06	bnlg0252 / bnlg0252	55,54	25,60	16,38	-	-0,35	-0,07	0,19	A	L08-05	1,82	2,02
<i>Qff5a</i>	5.03	umc1587 / bnlg1879	43,6	34,70	18,72	-	-0,37	-0,04	0,12	A	L08-05	2,04	2,26
<i>Qff6a</i>	6.01 / 6.02	umc1133 / umc1257	71,69	25,21	13,16	-	0,40	0,22	0,56	DP	L14-04	2,74	3,04
<i>Qff6b</i>	6.03 / 6.04	umc1887 / umc1614	101,09	35,38	<u>29,74</u>	2, 4	0,13	0,28	2,14	SD	L14-04	0,81	0,89
<i>Qff7a</i>	7.00	umc1426 / umc1426	12,01	24,77	10,90	-	-0,54	-0,20	0,37	DP	L08-05	4,46	4,93
<i>Qff7b</i>	7.03 / 7.04	bnlg0434 / dupssr13	132,73	25,06	14,25	-	-0,02	-0,22	12,00	SD	L08-05	0,37	0,41
<i>Qff7c</i>	7.04 / 7.05	dupssr13 / umc1407	180,68	24,89	14,18	-	0,42	0,22	0,52	DP	L14-04	2,87	3,18
<i>Qff9a</i>	9.02 / 9.03	umc1893 / bnlg0430	59,52	37,69	9,62	-	0,87	0,05	0,06	A	L14-04	11,06	12,24
<i>Qff9b</i>	9.03 / 9.05	bnlg0430 / bnlg1012	65,52	29,01	11,32	-	0,90	0,01	0,01	A	L14-04	11,87	13,13
<i>Qff10a</i>	10.04 / 10.05	bnlg1526 / umc1930	112,21	23,71	15,95	-	0,19	0,14	0,72	DP	L14-04	0,65	0,71
<i>Qff10b</i>	10.05 / 10.07	umc1506 / umc1569	146,89	45,21	11,76	-	0,64	0,80	1,24	SD	L14-04	10,58	11,71
							GMD		0,51	DP	Total	45,68	50,55

^a Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (florescimento feminino), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e da letra discriminando os QTL mapeados em um mesmo cromossomo; ^b Distância, em cM, do primeiro marcador do cromossomo até o QTL; ^c Valores sublinhados do TVR indicam efeito significativo da interação QTL x ambientes; ^d Ambientes em que o QTL foi detectado:- indica que o QTL não apresentou interação significativa com o ambiente ou, quando apresentou, indica que o QTL não foi detectado em nenhum ambiente, apenas na análise conjunta, 2, 3, 4, 5 e 6 indica que o QTL foi detectado na E.E. LGN (2000/2001) semeado em outubro, E.E. LGN (2000/2001) semeado em novembro, E.E. Areão (2000/2001), E.E. Cat. (2000/2001), E.E. LGN (2000/2001) semeado em janeiro, respectivamente; ^e A – Aditiva, DP – Dominância parcial, DC – Dominância completa, SD – Sobredominância; ^f Direção: indica a linhagem parental que contribuiu para o aumento do valor genético do caráter.

Tabela 9. QTL, localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos genéticos, graus de dominância (GD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável e proporções das variâncias fenotípicas ($R_F^2\%$) e genéticas ($R_G^2\%$) individual e total explicadas pelos QTL mapeados para florescimento masculino e grau médio de dominância (GMD)

QTL ^a	Localização			TRV		Ambientes ^d	Efeitos		Ação gênica		Direção ^f	$R_F^2\%$	$R_G^2\%$
	Bin	Intervalo	cM ^b	Conj.	Int ^c		a	d	GD	Tipo ^e			
<i>Qfm1a</i>	1.02 / 1.04	bnlg1083 / bnlg2238	62,26	27,42	9,90	-	0,50	0,22	0,45	DP	L14-04	5,30	5,98
<i>Qfm1b</i>	1.06	umc1508 / umc1508	160,35	25,32	18,71	-	0,34	0,08	0,23	DP	L14-04	2,30	2,60
<i>Qfm1c</i>	1.06 / 1.07	umc1035 / bnlg0615	195,71	30,79	12,32	-	-0,36	-0,32	0,88	DC	L08-05	3,51	3,95
<i>Qfm1d</i>	1.10 / 1.11	umc1431 / phi0120	279,18	29,41	<u>25,49</u>	2, 6	-0,16	-0,08	0,50	DP	L08-05	0,53	0,60
<i>Qfm2a</i>	2.05	dupssr21 / umc1080	116,41	23,73	15,70	-	-0,32	-0,15	0,46	DP	L08-05	2,17	2,45
<i>Qfm2b</i>	2.07	umc2023 / umc2129	164,74	35,15	<u>32,15</u>	3, 4	0,17	0,04	0,26	DP	L14-04	0,59	0,67
<i>Qfm2c</i>	2.07 / 2.08	umc2129 / umc1464	196,41	24,32	<u>19,59</u>	3, 4, 5	0,43	0,10	0,23	DP	L14-04	3,70	4,17
<i>Qfm3a</i>	3.04 / 3.05	bnlg602 / mmc0022	69,35	30,03	15,75	-	0,51	0,02	0,04	A	L14-04	5,09	5,74
<i>Qfm3b</i>	3.04 / 3.05	bnlg602 / mmc0022	83,35	26,97	14,30	-	0,64	0,04	0,07	A	L14-04	8,10	9,13
<i>Qfm5a</i>	5.05	mmc0081 / umc1853	166,57	33,96	7,82	-	-0,52	-0,20	0,38	DP	L08-05	5,62	6,33
<i>Qfm5b</i>	5.05 / 5.06	umc1853 / bnlg278	182,21	26,38	<u>22,34</u>	2, 4, 6	-0,36	-0,07	0,19	A	L08-05	2,60	2,93
<i>Qfm5c</i>	5.07	bnlg1306 / phi0128	241,44	26,30	<u>22,63</u>	6	-0,10	-0,14	1,34	SD	L08-05	0,38	0,43
<i>Qfm6a</i>	6.01 / 6.02	bnlg1600 / bnlg1371	46,88	25,97	<u>23,60</u>	5	0,11	0,01	0,12	A	L14-04	0,22	0,25
<i>Qfm6b</i>	6.01 / 6.02	phi0077 / umc1257	74,63	23,49	19,65	-	0,17	0,03	0,15	A	L14-04	0,54	0,61
<i>Qfm6c</i>	6.05	nc0013 / nc0013	152,13	34,56	<u>25,13</u>	4, 5	0,21	0,35	1,69	SD	L14-04	2,06	2,32
<i>Qfm6d</i>	6.07	bnlg1759 / umc1653	195,65	24,38	14,78	-	0,18	0,28	1,53	SD	L14-04	1,43	1,61
<i>Qfm7a</i>	7.00 / 7.01	umc1426 / umc2160	20,01	26,94	13,16	-	-0,45	-0,24	0,54	DP	L08-05	4,61	5,20
<i>Qfm7b</i>	7.04 / 7.05	dupssr13 / umc1154	180,68	25,23	13,62	-	0,42	0,12	0,29	DP	L14-04	3,64	4,11
<i>Qfm8a</i>	8.05	bnlg1176 / bnlg1176	122,68	51,66	<u>31,84</u>	3, 4, 5, 6	-0,77	-0,09	0,12	A	L08-05	11,53	13,00
<i>Qfm9a</i>	9.03	umc1893 / bnlg0430	63,53	31,99	13,35	-	0,70	0,18	0,25	DP	L14-04	9,76	11,01
<i>Qfm10a</i>	10.05 / 10.07	umc1506 / umc1569	144,89	43,04	10,17	-	0,67	0,48	0,71	DP	L14-04	11,14	12,56
GMD									0,39	DP	Total	43,36	48,89

^a Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (florescimento masculino), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e da letra discriminando os QTL mapeados em um mesmo cromossomo; ^b Distância, em cM, do primeiro marcador do cromossomo até o QTL; ^c Valores sublinhados do TVR indicam efeito significativo da interação QTL x ambientes; ^d Ambientes em que o QTL foi detectado:- indica que o QTL não apresentou interação significativa com o ambiente ou, quando apresentou, indica que o QTL não foi detectado em nenhum ambiente, apenas na análise conjunta, 1, 2, 3, 4, 5 e 6 indica que o QTL foi detectado nas E.E. LGN (1999/2000), E.E. LGN (2000/2001) semeado em outubro, E.E. LGN (2000/2001) semeado em novembro, E.E. Areão (2000/2001), E.E. Cat. (2000/2001), E.E. LGN (2000/2001) semeado em janeiro, respectivamente; ^e A – Aditiva, DP – Dominância parcial, DC – Dominância completa, SD – Sobredominância; ^f Direção: indica a linhagem parental que contribuiu para o aumento do valor genético do caráter.

2.3.4.4. Número de ramificações de pendão e *stay green*

Foram mapeados 20 e 11 QTL responsáveis pela expressão dos caracteres número de ramificações de pendão (RP) e *stay green* (SG), respectivamente. Enquanto os QTL mapeados para RP se encontraram distribuídos em todos os dez cromossomos do milho, os QTL mapeados para SG estiveram localizados nos cromossomos 1, 2, 4, 6, 8 e 9. Foi observada maior concentração de QTL nos cromossomos 1 e 3 para RP e nos cromossomos 1, 2 e 4 para SG, correspondendo a cerca de 35% e 55% dos QTL mapeados, respectivamente (Tabelas 10 e 11). De acordo com Campos et al. (2004), os QTL mapeados para caracteres relacionados com tolerância ao déficit hídrico, como RP e SG, costumam ocorrer agrupados, principalmente, nos cromossomos 1, 2 e 10. A partir da observação de seus resultados e de trabalhos anteriores, Belícuas et al. (2014) sugeriram que os QTL para *stay green* estão agrupados, principalmente, nos cromossomos 1, 2 e 5. Recentemente, Kante et al. (2016) confirmaram a hipótese proposta por Belícuas et al. (2014).

Foi observada interação significativa com ambientes para 30% dos QTL mapeados para RP (Tabela 10). A elevada proporção de QTL estáveis mapeados para RP, comparada com os demais caracteres mapeados no presente trabalho, corrobora com trabalho de Mickelson et al. (2002), que não observaram interação significativa com ambientes para todos os seis QTL mapeados para RP. Contudo, ao mapear duas populações em diferentes ambientes, Câmara (2006) verificou que a quantidade de QTL que interagiram com ambientes variou conforme a população e os ambientes avaliados, compreendendo 50% dos QTL em uma das populações e 80,77% na outra.

Para o caráter SG, foi observada uma elevada proporção de QTL que interagiram significativamente com ambientes, correspondendo a 73% (8) dos QTL mapeados (Tabela 11). Sendo esses resultados obtidos concordantes com a literatura. Belícuas et al. (2014) observaram interação de QTL x E significativa para nove dos dezessete QTL mapeados. Dentre os 48 QTL para SG mapeados por Câmara (2006) 79,18% apresentaram interação de QTL x E significativa.

É importante ressaltar que dos oito QTL para SG que apresentaram interação com ambiente significativa no presente trabalho, três foram mapeados exclusivamente no ambiente que dispunha de irrigação e outros quatro apenas nos ambientes que não dispunham de irrigação (Tabela 11). Nesse sentido, Campos et al. (2004), a partir da revisão de diversos artigos sobre mapeamento de QTL relacionados à tolerância a seca em milho, observaram que a maioria dos QTL foram mapeados apenas em ambientes sob estresse ou apenas em ambientes sob condições ótimas de cultivo.

As proporções das variâncias fenotípica e genotípica explicadas pelo conjunto dos QTL mapeados para RP foram de 52,8% e 57,60%, respectivamente. Para os QTL mapeados para SG, a proporção da variância fenotípica explicada foi de 23,13%, enquanto que a genotípica foi de 38,39%. Considerando cada QTL individualmente, a proporção da variância genotípica explicada variou de 0,01% a 16,86% para RP e de 0,54% a 12,20% para SG (Tabelas 10 e 11). Assim como para componentes de produção e caracteres de estatura e florescimento, com exceção de alguns QTL de efeitos de maior magnitude, houve predomínio de QTL de pequeno efeito para ambos os caracteres, sendo que 58,06% (18) dos QTL mapeado explicaram até 5% da variância fenotípica. Câmara (2006) relatou que 68,42% dos QTL mapeados para RP e 94,34% dos QTL mapeados para SG explicaram menos de 5% da variação fenotípica para os caracteres. Belícuas et al. (2014) mapearam 17 QTL para SG, dos quais 14 explicaram menos de 5% da variância fenotípica.

Os efeitos aditivos (a) variaram de 0,01 ramificações a 1,34 ramificações para RP e de 0,03 a 0,15 para SG. Quanto aos sinais desses efeitos, dos 20 QTL mapeados para RP, metade apresentou sinal positivo e metade apresentou sinal negativo, indicando que ambas as linhagens contribuíram para a expressão do caráter número de ramificações do pendão. Para SG, apesar da contribuição de ambas as linhagens para o aumento da expressão do caráter, a linhagem L-08-05F contribuiu com sete dos onze alelos desfavoráveis ao aumento da expressão da senescência retardada. Os efeitos de dominância (d) variaram de 0,02 ramificações a 0,32 ramificações para RP e de 0,04 a 0,14 para *stay green*. Os efeitos de dominância apresentaram sinais positivos e negativos para os dois caracteres, indicando que os efeitos de dominância não foram unidirecionais. Portanto, é provável que tanto a depressão por endogamia quanto a heterose apresentem baixas magnitudes, não sendo recomendada sua exploração em cruzamentos, como reportado por Belícuas et al. (2014).

Quanto aos graus de dominância, os QTL mapeados para RP apresentaram efeitos variando de aditivo a sobredominância, contudo houve predomínio de QTL de efeitos de dominância parcial. O grau médio de dominância considerando todos os QTL mapeados foi de 0,26, correspondendo a dominância parcial para RP (Tabela 10). Esses resultados corroboram com a análise do delineamento III, a qual também indicou dominância parcial ($\hat{d} = 0,47$) e maior importância da $\hat{\sigma}_A^2$ na expressão fenotípica do caráter. Em concordância com as estimativas obtidas, Nikolić et al. (2011) reportaram dominância parcial (0,37) para o conjunto de oito QTL mapeados, enquanto Berke e Rocheford (1999) estimaram efeitos aditivos e de dominância parcial para os QTL mapeados do caráter RP.

Para SG, os QTL apresentaram efeitos de dominância parcial, dominância completa e de sobredominância em proporções semelhantes (Tabela 11). A estimativa do grau médio de

dominância foi de 0,83 para SG, correspondendo à dominância completa. Apesar de Câmara (2006) ter reportado grau médio de dominância do tipo sobredominância, sugerindo maior importância dos efeitos de dominância, as análises do delineamento III indicaram dominância parcial ($\hat{d} = 0,61$) e maior importância da $\hat{\sigma}_A^2$ na expressão fenotípica do caráter. Ainda, a dominância completa não era esperada, pois os efeitos aditivos são, em geral, superiores aos efeitos de dominância (Beavis et al. 1994; Belícuas et al. 2014). Tais diferenças nas estimativas podem ser devidas ao desequilíbrio de ligação presente na população e ao método de mapeamento utilizado neste estudo, como previamente discutido para os componentes de produção, caracteres de estatura e de florescimento.

Os QTL mapeados para o caráter número de ramificações do pendão apresentaram maior importância dos efeitos aditivos em relação aos efeitos de dominância e efeitos de dominância não direcionais. Portanto, espera-se que a magnitude da heterose e da depressão por endogamia nesse caráter seja baixa e, desse modo, a seleção para RP pode ser conduzida no processo de obtenção de linhagens para ser aproveitada nos híbridos. Para o caráter *stay green*, apesar dos QTL mapeados terem apresentado grau médio de dominância correspondente à dominância completa, os demais resultados indicaram maior contribuição da $\hat{\sigma}_A^2$ na expressão fenotípica do caráter e efeitos de dominância não direcionais sugerindo que, assim como para RP, a seleção para SG pode ser feita nas linhagens.

Tabela 10. QTL, localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos aditivos e de dominância, graus de dominância (GD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável, proporções das variâncias fenotípicas ($R_F^2\%$) e genéticas ($R_G^2\%$) individual e total explicadas pelos QTL mapeados para número de ramificações do pendão e grau médio de dominância (GMD)

QTL ^a	Localização			TRV		Ambientes ^d	Efeitos		Ação gênica		Direção ^f	$R_F^2\%$	$R_G^2\%$
	Bin	Intervalo	cM ^b	Conj.	Int. ^c		a	d	GD	Tipo ^e			
<i>Qrp1a</i>	1.00 / 1.02	umc1106 / bnlg1083	44,48	25,93	<u>24,09</u>	2	0,23	0,02	0,11	A	RCL14-04	0,46	0,50
<i>Qrp1b</i>	1.06	umc1508 / umc1508	160,35	33,52	21,39	-	-0,38	0,20	0,51	DP	RCL08-05	1,44	1,57
<i>Qrp1c</i>	1.11	umc1630 / umc1630	311,69	35,55	14,98	-	0,55	0,17	0,31	DP	RCL14-04	2,78	3,03
<i>Qrp2a</i>	2.03	umc1776 / bnlg2248	45,92	59,75	16,08	-	1,34	0,05	0,04	A	RCL14-04	15,48	16,86
<i>Qrp2b</i>	2.06 / 2.07	umc2023 / umc2129	163,96	39,94	<u>35,48</u>	4, 5, 6	0,25	0,17	0,68	DP	RCL14-04	0,66	0,72
<i>Qrp3a</i>	3.01 / 3.03	umc1394 / bnlg1144	5,01	27,41	16,69	-	-0,38	0,07	0,19	A	RCL08-05	1,30	1,41
<i>Qrp3b</i>	3.04	bnlg1452 / bnlg602	54,07	27,29	<u>26,64</u>	6	-0,01	-0,02	1,26	SD	RCL08-05	0,01	0,01
<i>Qrp3c</i>	3.05	mmc0022 / mmc0022	82,35	27,94	<u>22,17</u>	1, 2, 3, 4	-0,44	0,14	0,31	DP	RCL08-05	1,77	1,93
<i>Qrp3d</i>	3.07	umc1690 / umc1659	136,66	26,30	21,56	-	-0,34	0,10	0,30	DP	RCL08-05	1,07	1,16
<i>Qrp4a</i>	4.08	bnlg2244 / umc1086	122,21	33,81	21,16	-	-0,64	-0,12	0,19	A	RCL08-05	3,62	3,94
<i>Qrp4b</i>	4.08 / 4.09	umc1051 / umc1989	138,38	25,40	9,51	-	-0,87	0,05	0,06	A	RCL08-05	6,53	7,11
<i>Qrp5a</i>	5.06	mmc0081 / mmc0081	170,56	34,77	14,83	-	-0,72	0,29	0,40	DP	RCL08-05	4,90	5,34
<i>Qrp6a</i>	6.00 / 6.02	phi0126 / bnlg1371	41,88	26,83	7,70	-	-0,36	-0,22	0,63	DP	RCL08-05	1,31	1,43
<i>Qrp7a</i>	7.01	umc1632 / umc1409	56,48	26,85	20,83	-	0,28	0,32	1,14	SD	RCL14-04	1,15	1,25
<i>Qrp8a</i>	8.00 / 8.01	umc1139 / ph420701	12,01	26,22	20,59	-	0,24	-0,42	1,77	SD	RCL14-04	1,25	1,37
<i>Qrp8b</i>	8.03	bnlg1863 / phi0115	83,03	30,69	18,55	-	0,71	0,13	0,19	A	RCL14-04	4,40	4,80
<i>Qrp8c</i>	8.09	dupssr14 / dupssr14	192,24	26,69	<u>21,71</u>	2, 4, 6	0,57	-0,02	0,04	A	RCL14-04	2,77	3,02
<i>Qrp9a</i>	9.02 / 9.03	umc1893 / bnlg0430	61,52	30,68	18,98	-	0,44	-0,27	0,62	DP	RCL14-04	2,00	2,18
<i>Qrp10a</i>	10.02 / 10.03	umc2069 / bnlg0640	90,74	30,16	<u>28,62</u>	2, 5	0,10	0,11	1,18	SD	RCL14-04	0,13	0,15
<i>Qrp10b</i>	10.05	umc1930 / umc1506	143,89	28,71	12,38	-	0,90	0,24	0,27	DP	RCL08-05	7,28	7,94
GMD									0,26	DP	Total	52,86	57,60

^a Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (número de ramificações do pendão), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e da letra discriminando os QTL mapeados em um mesmo cromossomo; ^b Distância, em cM, do primeiro marcador do cromossomo até o QTL; ^c Valores sublinhados do TVR indicam efeito significativo da interação QTL x ambientes; ^d Ambientes em que o QTL foi detectado: - indica que o QTL não apresentou interação significativa com o ambiente ou, quando apresentou, indica que o QTL não foi detectado em nenhum ambiente, apenas na análise conjunta, 1, 2, 3, 4, 5 e 6 indica que o QTL foi detectado nas E.E. LGN (1999/2000), E.E. LGN (2000/2001) semeado em outubro, E.E. LGN (2000/2001) semeado em novembro, E.E. Areão (2000/2001), E.E. Cat. (2000/2001), E.E. LGN (2000/2001) semeado em janeiro, respectivamente; ^e A – Aditiva, DP – Dominância parcial, DC – Dominância completa, SD – Sobredominância; ^f Direção: indica a linhagem parental que contribuiu para o aumento do valor genético do caráter.

Tabela 11. QTL, localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos genéticos, graus de dominância (GD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável, proporções das variâncias fenotípicas ($R_F^2\%$) e genéticas ($R_G^2\%$) individual e total explicadas pelos QTL mapeados para *stay green* e grau médio de dominância (GMD)

QTL ^a	Localização			TRV		Ambientes ^d	Efeitos		Ação gênica		Direção ^f	$R_F^2\%$	$R_G^2\%$
	Bin	Intervalo	cM ^b	Conj.	Int. ^c		a	d	GD	Tipo ^e			
<i>Qsg1a</i>	1.06	bnlg2057 / bnlg1598	151,74	25,73	12,19	-	0,15	0,12	0,81	DC	RCL14-04	6,50	10,79
<i>Qsg1b</i>	1.08 / 1.10	phi0037 / umc1431	258,55	19,28	<u>18,02</u>	4	-0,03	0,07	2,47	SD	RCL08-05	0,77	1,28
<i>Qsg2a</i>	2.02	umc1630 / umc1630	4,01	21,71	<u>19,41</u>	6	-0,03	-0,08	2,33	SD	RCL08-05	0,92	1,52
<i>Qsg2b</i>	2.02	umc1265 / umc1934	19,83	17,92	12,29	-	0,04	-0,05	1,50	SD	RCL14-04	0,63	1,05
<i>Qsg2c</i>	2.02 / 2.03	bnlg0125 / bnlg2248	40,14	20,99	<u>17,26</u>	4, 5	0,08	-0,08	1,01	DC	RCL14-04	2,25	3,73
<i>Qsg4a</i>	4.01	umc1276 / umc1276	0,01	36,31	<u>20,92</u>	5, 6	-0,01	-0,05	5,69	SD	RCL08-05	0,32	0,54
<i>Qsg4b</i>	4.04	umc1652 / umc1652	51,55	24,59	<u>16,99</u>	6	-0,10	-0,04	0,37	DP	RCL08-05	2,59	4,30
<i>Qsg6a</i>	6.02	bnlg1371 / umc1133	53,21	21,5	11,7	-	0,12	0,14	1,14	SD	RCL14-04	5,81	9,64
<i>Qsg7a</i>	7.04	dupssr13 / dupssr13	163,96	176,80	<u>174,05</u>	6	0,17	0,04	0,22	DP	RCL14-04	7,14	11,84
<i>Qsg8a</i>	8.02 / 8.03	phi0119 / umc1034	36,17	31,84	<u>16,19</u>	4, 5	0,14	0,15	1,08	DC	RCL14-04	7,35	12,20
<i>Qsg9a</i>	9.03 / 9.04	bnlg0430 / umc1107	67,52	38,04	<u>32,48</u>	4, 5	0,15	0,04	0,26	DP	RCL14-04	5,25	8,71
GMD									0,83	DC	Total	23,13	38,39

^a Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (*stay green*), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e da letra discriminando os QTL mapeados em um mesmo cromossomo;

^b Distância, em cM, do primeiro marcador do cromossomo até o QTL; ^c Valores sublinhados do TVR indicam efeito significativo da interação QTL x ambientes; ^d Ambientes em que o QTL foi detectado: - indica que o QTL não apresentou interação significativa com o ambiente ou, quando apresentou, indica que o QTL não foi detectado em nenhum ambiente, apenas na análise conjunta, 1, 2, 3, 4, 5 e 6 indica que o QTL foi detectado nas E.E. LGN (1999/2000), E.E. LGN (2000/2001) semeado em outubro, E.E. LGN (2000/2001) semeado em novembro, E.E. Areão (2000/2001), E.E. Cat. (2000/2001), E.E. LGN (2000/2001) semeado em janeiro, respectivamente; ^e A – Aditiva, DP – Dominância parcial, DC – Dominância completa, SD – Sobredominância; ^f Direção: indica a linhagem parental que contribuiu para o aumento do valor genético do caráter.

2.3.5. Comparações com QTL mapeados em outros estudos

Comparações de resultados do mapeamento QTL obtidos com diferentes estudos da literatura devem ser feitas com cautela, devido às diversas variáveis que envolvem os trabalhos de mapeamento. Diferenças nas fontes de germoplasma utilizadas podem identificar QTL distintos para um mesmo caráter. Os delineamentos e mapas genéticos, marcadores e modelos estatísticos diferem quanto ao poder de detecção e precisão das estimativas dos efeitos e posições dos QTL. Ainda, um mesmo QTL pode ser mapeado em posições diferentes nos cromossomos, devido à existência de segmentos duplicados nos cromossomos do milho e aos níveis de incerteza inerentes aos processos de mapeamento (Campos et al. 2004). Considerando esses aspectos, a correspondência entre QTL pode ser verificada de acordo com as respectivas posições nos cromossomos (*bins*), sendo a congruência entre *bins* apenas um indício de que se trata de um mesmo QTL.

Por ser um caráter muito explorado em estudos de mapeamento, todos os QTL mapeados para o caráter PG nesse estudo (Tabela 1) estão localizados em regiões genômicas similares a outros trabalhos (Sibov et al. 2003a; Câmara 2006; Lima et al. 2006; Schaeffer et al. 2006; Frascaroli et al. 2007; Garcia et al. 2008; Belicuas 2009; Messmer et al. 2009; Larièpe et al. 2012). Dentre os trabalhos que mais apresentaram correspondências com o presente estudo, estão os trabalhos desenvolvidos por Frascaroli et al. (2007), o qual mapearam QTL em regiões coincidentes a 12 QTL (*Qpg1d*, *Qpg1g*, *Qpg2c*, *Qpg2e*, *Qpg3c*, *Qpg4b*, *Qpg4c*, *Qpg4e*, *Qpg5d*, *Qpg6a*, *Qpg4c*, *Qpg8a*), e por Lima et al. (2006), o qual mapearam QTL localizados em oito *bins* coincidentes aos QTL mapeados nesse trabalho (*Qpg1e*, *Qpg1h*, *Qpg1i*, *Qpg2a*, *Qpg2b*, *Qpg3c*, *Qpg4e* e *Qpg5e*).

Diversos QTL relacionados aos componentes de produção já foram mapeados nos mesmos *bins* ou em regiões próximas aos QTL mapeados no presente estudo (Câmara 2006; Lima et al. 2006; Schaeffer et al. 2006; Sabadin et al. 2008; Belicuas 2009; Barrios 2010; Li et al. 2010; Yang et al. 2012; Huo et al. 2016; Liu et al. 2016) (Tabelas 2 a 5). Para o caráter PROL, os QTL *Qprol1a*, *Qprol1b*, *Qprol2a*, *Qprol3b*, *Qprol3c*, *Qprol6b*, *Qprol7a*, *Qprol7b*, *Qprol7c*, *Qprol8a* e *Qprol9a* estão localizados nos mesmos *bins* de QTL mapeados por outros estudos (Veldboom et al. 1994; Austin e Lee 1996; Veldboom e Lee 1996; Lima et al. 2006; Sabadin et al. 2008; Chaves 2013) (Tabela 2).

Para P500, apesar de não haver relatos específicos para esse caráter utilizando 500 grãos, os QTL mapeados no presente estudo foram também comparados com QTL mapeados para peso de 300 grãos e peso de 100 grãos, visto que essa diferença no número de grãos não deve ser significativa no mapeamento. A maior parte dos QTL mapeados no presente estudo já foi mapeada na mesma região genômica em outros trabalhos (Doebley et al. 1994; Austin e Lee 1998;

Schaeffer et al. 2006; Yang et al. 2012; Chaves 2013; Li et al. 2013), excetuando-se os QTL localizados nos *bins* 1.08, 4.01, 8.00, 8.05 e 9.03-9.04 (Tabela 3).

Para NF, 17 QTL dos 27 QTL mapeados no presente estudo já foram mapeados nas mesmas regiões genômicas em outros trabalhos (Sabadin et al. 2008; Belicuas 2009; Barrios 2010; Chaves 2013; Liu et al. 2016). Dentre esses, Liu et al. (2016) mapearam QTL em regiões coincidentes aos QTL *Qnf1a*, *Qnf8a* e *Qnf8b* para NF, dois deles explicando mais do que 15% da variação fenotípica (Tabela 4). Para o caráter NGF, Sabadin et al. (2008) mapearam QTL nos mesmos *bins* dos QTL *Qngf1b*, *Qngf1d* e *Qngf5b*, enquanto Huo et al. (2016) mapearam QTL nas mesmas regiões dos QTL *Qngf3d* e *Qngf10a* (Tabela 5).

A comparação dos QTL mapeados neste estudo para caracteres de estatura de planta e florescimento com de outros trabalhos deve considerar que maior parte dos estudos de mapeamento considerados para comparação utilizou caracteres derivados dos caracteres AP, AE, FF e FM, ou seja, o caráter posição relativa da espiga, dado pela divisão de AE por AP e o caráter intervalo de florescimento, obtido pela diferença entre FF e FM. Considerando tais aspectos, foram constatadas regiões coincidentes ao presente estudo para treze QTL mapeados para AP (Beavis et al. 1994; Veldboom et al. 1994; Melchinger et al. 1998; Lu et al. 2003; Lima et al. 2006; Frascaroli et al. 2007; Larièpe et al. 2012), correspondendo aos QTL *Qap1a*, *Qap1c*, *Qap1d*, *Qap1e*, *Qap1f*, *Qap1g*, *Qap2a*, *Qap2c*, *Qap5a*, *Qap6c*, *Qap8a*, *Qae8b* e *Qae10b*. Para altura de espiga, Lima et al. (2006) mapearam dois QTL em posições coincidentes aos QTL *Qae2a* e *Qae3a*. Dois dos cinco QTL detectados por Sibov et al. (2003) se encontram nas mesmas regiões dos QTL *Qae1d*, *Qae1e*, *Qae1f* e *Qae7b*. Já Veldboom et al. (1994) e Beavis et al. (1994) mapearam QTL nos mesmos *bins* dos QTL *Qae5c* e *Qae10b*, respectivamente.

Para o caráter florescimento feminino, Steinhoff et al. (2012) mapearam QTL nas regiões correspondentes aos QTL *Qff3b* e *Qff5a*, enquanto Câmara (2006) mapeou QTL nas regiões correspondentes aos QTL *Qff1a*, *Qff2a*, *Qff3b*, *Qff9b* e *Qff310a*. Quanto ao caráter florescimento masculino, houve coincidência para as posições de oito QTL relatados na literatura, sendo cinco nos mesmos *bins* dos QTL *Qfm1c*, *Qfm2a*, *Qfm3a*, *Qfm3b* e *Qfm8a* (Messmer et al. 2009), dois nos mesmos *bins* dos QTL *Qfm1b* e *Qfm2b* (Ribaut et al. 1996) e um no mesmo *bin* do QTL *Qfm9a* (Beavis et al. 1994). Considerando as regiões de coincidência, pode ser observado que vários dos QTL mapeados no presente estudo ainda não foram reportados em trabalhos anteriores.

Para o caráter RP, foram mapeados QTL em regiões correspondentes a nove QTL, *Qrp1a*, *Qrp1b*, *Qrp2a*, *Qrp3b*, *Qrp3c*, *Qrp4a*, *Qrp4b*, *Qrp8b* e *Qrp9a* (Mickelson et al. 2002; Câmara 2006). Devido ao número restrito de trabalhos de mapeamento para RP, o presente estudo contribuiu para elevar o número de QTL reportados para o caráter. Para o caráter *stay green*, foram constatadas

coincidências para a maioria dos QTL mapeados no presente estudo (Beavis et al. 1994; Câmara 2006; Zheng et al. 2009; Wang et al. 2012; Belícuas et al. 2014; Kante et al. 2016), com exceção dos QTL localizados nos *bins* 4.04 e 7.02. É interessante ressaltar que diversos desses trabalhos têm relatado QTL para SG no *bin* 1.06, onde está localizado o QTL *Qsg1a*, considerado estável e explicou uma proporção substancial da variância genotípica (10,79%) no presente trabalho.

2.4. Considerações Finais

A metodologia de mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes (mCIM), aliada ao delineamento III, propiciou o mapeamento de 260 QTL para os onze caracteres avaliados, distribuídos por todos os cromossomos do milho. A combinação dessas metodologias permitiu identificar um elevado número de QTL, possibilitando o mapeamento de QTL que, em condição de dominância completa, ficariam mascarados em determinada população de retrocruzamento, mas seriam detectados na outra população de retrocruzamento. Grande parte dos QTL mapeados no presente estudo foram previamente mapeados em outros estudos, demonstrando boa consistência dos resultados obtidos. Ainda, a metodologia permitiu detectar tanto QTL estáveis quanto QTL específicos para os diferentes ambientes avaliados propiciando, portanto, uma melhor compreensão da natureza da interação genótipo x ambientes em nível genômico.

Com relação aos efeitos genéticos dos QTL mapeados, os sinais dos efeitos aditivos indicaram que ambas as linhagens genitoras contribuíram com alelos favoráveis para o aumento da expressão da maior parte caracteres. Os efeitos de dominância mostraram tendência unidirecional positiva para os caracteres PG, PROL, P500, NGF, AP e AE e não unidirecional para os caracteres NF, FF, FM, RP e SG. Considerando que a tendência unidirecional dos efeitos de dominância indica maior depressão por endogamia e heterose, sugere-se que a seleção seja realizada nas linhagens para os caracteres NF, FF, FM, RP e SG e nos híbridos para os demais caracteres.

Os resultados do mapeamento de QTL indicaram sobredominância para PG e AE, dominância completa para NGF, AP e SG e dominância parcial para os demais caracteres. A ocorrência de sobredominância pode não refletir o real controle genético desses caracteres. Como os QTL mapeados não identificam genes isoladamente, mas sim regiões cromossômicas incluindo vários genes, e, assim, os graus de dominância podem variar de acordo com combinação dos alelos desses locos gênicos (Steinhoff et al. 2012). Ademais, a metodologia empregada no mapeamento considera apenas um QTL por intervalo de marcadores (Jiang e Zeng 1995). Portanto, num mesmo intervalo pode haver dois ou mais QTL dominância parcial ou completa apresentando um efeito total equivalente ao da sobredominância, o efeito de pseudo-sobredominância (Lu et al. 2003).

Ainda, a possível ocorrência de interações epistáticas, não avaliadas no presente trabalho, podem estar confundidas nas estimativas dos efeitos genéticos dos QTL mapeados. Portanto, na presença de epistasia as estimativas dos valores dos efeitos aditivos (a) e dominantes (d) dos QTL mapeados podem superestimados ou subestimados. Visto que o grau médio de dominância dos QTL é estimado a partir das estimativas de a e de d , este pode apresentar vieses.

O elevado número de QTL que apresentaram interação QTL x ambientes significativa, correspondendo à mais da metade dos QTL mapeados, enfatiza a complexidade dos caracteres avaliados e se constitui em um dos maiores desafios para aplicação da seleção assistida por marcadores em programas de melhoramento. O alto número de QTL que apresentaram interação com ambientes significativa exigem que experimentos sejam conduzidos em vários locais e anos a fim de identificar e selecionar QTL estáveis. Sabadin et al. (2008) indicaram que a grande variação das condições ambientais nas regiões tropicais e a consequente elevação da interação QTL x ambientes torna o mapeamento de QTL estáveis e com grande magnitude de seus efeitos um evento raro. Dessa forma, mesmo que a utilização do mCIM tenha possibilitado o mapeamento de QTL estáveis nos ambientes, em geral a magnitude dos seus efeitos foram consideradas baixas, dificultando sua utilização da SAM.

Com a finalidade de contornar a limitação de QTL estáveis e com elevada magnitude, além de explorar a interação QTL x ambientes de forma a desenvolver cultivares altamente adaptados a condições específicas, Lima et al. (2006) sugeriram a criação de subgrupos de ambientes, em que a interação genótipos por ambientes não seja expressiva. Dessa forma, os QTL que apresentassem interação com ambientes significativa no grupo de ambientes não seriam aproveitados no melhoramento, podendo ser capitalizados como QTL estáveis para o subgrupo e utilizados na SAM. Contudo, como apontado por Belícuas et al. (2014), a criação de subgrupos de ambientes similares é passível de ser realizada para produção de grãos, mas não para os demais caracteres. Assim, os autores sugeriram combinar a utilização de QTL mapeados para produção de grãos em cada subgrupo de ambientes com os QTL estáveis no conjunto dos subgrupos para as demais características, a fim de viabilizar a exploração da interação QTL x ambientes sem onerar demasiadamente os programas de SAM.

O presente estudo contribuiu para aumentar o conhecimento sobre a arquitetura genética de produção de grãos, dos componentes de produção, dos caracteres relacionados à estatura e florescimento de planta, número de ramificações do pendão e *stay green* em milho, especificamente em tropical, que possui particularidades no que tange seu *background* genético e seu cultivo sob diversas condições edafoclimáticas. Também, os QTL mapeados podem contribuir com programas

de melhoramento por meio da sua incorporação em modelos de seleção assistida por marcadores moleculares.

REFERÊNCIAS

- Andrade JAC, Miranda Filho JB (2008) Quantitative variation in the tropical maize population, Esalq-Pb1. *Sci Agric* 65:174–182. doi: 10.1590/S0103-90162008000200011
- Austin DF, Lee M (1998) Detection of quantitative trait loci for grain yield and yield components in maize across generations in stress and nonstress environments. *Crop Sci* 38:1296–1308. doi: 10.2135/cropsci1998.0011183X003800050029x
- Austin DF, Lee M (1996) Genetic resolution and verification of quantitative trait loci for flowering and plant height with recombinant inbred lines of maize. *Genome* 39:957–968. doi: 10.1139/g96-120
- Barrios SCL (2010) QTL by environment interaction for grain yield and its components in a tropical maize population. Thesis, “Luiz de Queiroz” College of Agriculture, University of São Paulo, 90p.
- Basten CJ, Weir BS, Zeng ZB (2003) QTL Cartographer: Version 1.17. 2003.
- Beavis WD, Grant D, Albertsen M, Fincher R (1991) Quantitative trait loci for plant height in four maize populations and their associations with qualitative genetic loci. *Theor Appl Genet* 83:141–145. doi: 10.1007/BF00226242
- Beavis WD, Smith OS, Grant D, Fincher R (1994) Identification of quantitative trait loci using a small sample of topcrossed and F4 progeny from maize. *Crop Sci* 34:882–896. doi: 10.2135/cropsci1994.0011183X003400040010x
- Beissinger TM, Wang L, Crosby K, et al (2016) Recent demography drives changes in linked selection across the maize genome. *Nat Plants* 2:1–27. doi: 10.1038/nplants.2016.84
- Belícuas PR (2009) Inheritance study of stay-green, yield and its components in maize using the design III and QTL mapping. Thesis. “Luiz de Queiroz” College of Agriculture, University of São Paulo, 97p.
- Belícuas PR, Aguiar AM, Bento DAV, et al (2014) Inheritance of the stay-green trait in tropical maize. *Euphytica* 198:163–173. doi: 10.1007/s10681-014-1106-4
- Berke TG, Rocheford TR (1999) Quantitative trait loci for tassel traits in maize. *Crop Sci* 39:1439–1443. doi: 10.2135/cropsci1999.3951439x
- Bernardo R (2010) Breeding for quantitative traits in plants, 2° edn. Stemma Press, Woodbury
- Boćanski J, Srećkov Z, Nastasić A, et al (2010) Mode of inheritance and combining abilities for kernel row number, kernel number per row and grain yield in maize (*Zea mays* L.). *Genetika* 42:169–176. doi: 10.2298/GENSR1001167B

- Bocianowski J (2013) Epistasis interaction of QTL effects as a genetic parameter influencing estimation of the genetic additive effect. *Genet Mol Biol* 36:93–100.
- Broman KW, Wu H, Sen S, Churchill GA (2003) R/qtl: QTL mapping in experimental crosses. *Bioinformatics* 19:89–90.
- Buckler ES, Holland JB, Bradbury PJ, et al (2009) The genetic architecture of maize flowering time. *Science* (80-) 325:714–718. doi: 10.1126/science.1174276
- Burdick RK, Graybill FA (1992) Confidence intervals on variance components. M. Dekker, New York, NY
- Câmara TMM (2006) Mapping QTLs of traits related to moisture stress tolerance in tropical maize traits. Thesis. “Luiz de Queiroz” College of Agriculture, University of São Paulo, 177p.
- Câmara TMM, Bento DAV, Alves GF, et al (2007) Parâmetros genéticos de caracteres relacionados à tolerância à deficiência hídrica em milho tropical. *Bragantia* 66:595–603. doi: 10.1590/S0006-87052007000400009
- Campos H, Cooper M, Habben JE, et al (2004) Improving drought tolerance in maize: A view from industry. *F Crop Res* 90:19–34. doi: 10.1016/j.fcr.2004.07.003
- Chaves LG (2013) Mapping QTL and congruence for oil content, grain yield and its components in maize. Thesis. “Luiz de Queiroz” College of Agriculture, University of São Paulo, 101p.
- Comstock RE, Robinson HF (1948) The components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. *Biometrics* 4:254–266. doi: 10.2307/3001412
- Comstock RE, Robinson HF (1952) Estimation of average dominance of genes. In: Gowen JW (org) *Heterosis*. Iowa State College Press, Ames, p 494–516
- Doebley J, Bacigalupo A, Stec A (1994) Inheritance of kernel weight in two maize-teosinte hybrid populations: implications for crop evolution. *J Hered* 85:191–195.
- Dudley JW (1994) Linkage disequilibrium in crosses between Illinois maize strains divergently selected for protein percentage. *Theor Appl Genet Int J Plant Breed Res* 87:1016–1020. doi: 10.1007/BF00225797
- El-Soda M, Malosetti M, Zwaan BJ, et al (2014) Genotype environment interaction QTL mapping in plants: lessons from *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci* 19:390–398. doi: 10.1016/j.tplants.2014.01.001
- Falconer DS, Mackay TF (1996) Introduction to quantitative genetics, 4^o edn. Longmans Green, Essex, UK

- Frascaroli E, Canè MA, Landi P, et al (2007) Classical genetic and quantitative trait loci analyses of heterosis in a maize hybrid between two elite inbred lines. *Genetics* 176:625–644. doi: 10.1534/genetics.106.064493
- Fritsche-Neto R, Vieira RA, Scapim CA, et al (2012) Atualização da proposta de classificação dos coeficientes de variação para a cultura do milho. *Acta Sci - Agron* 34:99–101. doi: 10.4025/actasciagron.v34i1.13115
- Garcia AAF, Wang S, Melchinger AE, Zeng Z-B (2008) Quantitative trait loci mapping and the genetic basis of heterosis in maize and rice. *Genetics* 180:1707–24. doi: 10.1534/genetics.107.082867
- Gardner CO (1963) Estimates of genetic parameters in cross-fertilizing plants and their implications in plant breeding. *Stat Genet plant Breed* 982:225–252.
- Gardner CO, Lonquist JH (1959) Linkage and the degree of dominance of genes controlling quantitative characters in maize. *Agron J* 51:524–528. doi: 10.2134/agronj1959.00021962005100090005x
- Guei RG, Wassom CE (1996) Genetic analysis of tassel size and leaf senescence and their relationships with yield in two tropical lowland maize populations. *African Crop Sci J* 4:275–281.
- Guo T, Yang N, Tong H, et al (2014) Genetic basis of grain yield heterosis in an immortalized F2 maize population. *Theor Appl Genet* 127:2149–2158. doi: 10.1007/s00122-014-2368-x
- Hallauer AR, Carena MJ, Miranda Filho JB (2010) *Quantitative genetics in maize breeding*, 3^o edn. Springer, New York, NY
- Huo D, Ning Q, Shen X, et al (2016) QTL mapping of kernel number-related traits and validation of one major QTL for ear length in maize. *PLoS One* 11:2–13. doi: 10.1371/journal.pone.0155506
- Jiang C, Zeng Z-B (1995) Multiple trait analysis of genetic mapping for quantitative trait loci. *Genetics* 140:1111–1127.
- Kante M, Revilla P, De La Fuente M, et al (2016) Stay-green QTLs in temperate elite maize. *Euphytica* 207:463–473. doi: 10.1007/s10681-015-1575-0
- Khairallah MM, Bohn M, Jiang C, et al (1998) Molecular mapping of QTL for southwestern corn borer resistance, plant height and flowering in tropical maize. *Plant Breed* 117:309–318.
- Knapp SJ, Stroup WW, Ross WM (1985) Exact confidence intervals for heritability on a progeny mean basis. *Crop Sci* 25:192–194.
- Knott SA, Haley CS (2000) Multitrait least squares for quantitative trait loci detection. *Genetics* 156:899–911.

- Kosambi DD (1943) The estimation of map distances from recombination values. *Ann Eugen* 12:172–175. doi: 10.1111/j.1469-1809.1943.tb02321.x
- Lander ES, Green P, Abrahamson J, et al (1987) MAPMAKER: An interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations. *Genomics* 1:174–181. doi: 10.1016/0888-7543(87)90010-3
- Lander S, Botstein D (1989) Mapping Mendelian Factors Underlying Quantitative Traits Using RFLP Linkage Maps. *Genetics* 121:185–199.
- Larièpe A, Mangin B, Jasson S, et al (2012) The genetic basis of heterosis: Multiparental quantitative trait loci mapping reveals contrasted levels of apparent overdominance among traits of agronomical interest in maize (*Zea mays* L.). *Genetics* 190:795–811. doi: 10.1534/genetics.111.133447
- Li C, Li Y, Sun B, et al (2013) Quantitative trait loci mapping for yield components and kernel-related traits in multiple connected RIL populations in maize. *Euphytica* 193:303–316. doi: 10.1007/s10681-013-0901-7
- Li M, Guo X, Zhang M, et al (2010) Mapping QTLs for grain yield and yield components under high and low phosphorus treatments in maize (*Zea mays* L.). *Plant Sci* 178:454–462. doi: 10.1016/j.plantsci.2010.02.019
- Lima M de LA, de Souza CL, Bento DAV, et al (2006) Mapping QTL for grain yield and plant traits in a tropical maize population. *Mol Breed* 17:227–239. doi: 10.1007/s11032-005-5679-4
- Lincoln SE, Daly MJ, Lander ES (1993) Constructing genetic linkage maps with MAPMAKER/EXP Version 3.0: A tutorial and reference manual, 3^o edn. Cambridge
- Liu C, Zhou Q, Dong L, et al (2016) Genetic architecture of the maize kernel row number revealed by combining QTL mapping using a high-density genetic map and bulked segregant RNA sequencing. *BMC Genomics* 17:1–10. doi: 10.1186/s12864-016-3240-y
- Liu PY, Zhu J, Yan L (2006) Impacts of QTL x environment interactions on genetic response to marker-assisted selection. *Acta Genet Sin* 33:63–71. doi: 10.1016/S0379-4172(06)60010-3
- Lu H, Romero-Severson J, Bernardo R (2003) Genetic basis of heterosis explored by simple sequence repeat markers in a random-mated maize population. *Theor Appl Genet* 107:494–502. doi: 10.1007/s00122-003-1271-7
- Lynch M, Walsh B (1998) *Genetics and analysis of quantitative traits*. Sinauer Sunderland, MA
- MacKay T (2014) Epistasis and Quantitative Traits: Using Model Organisms to Study Gene-Gene Interactions. *Nat Rev Genet* 15:22–33. doi: 10.1038/nrg3627.Epistasis

- Maphumulo SG, Derera J, Qwabe F, et al (2015) Heritability and genetic gain for grain yield and path coefficient analysis of some agronomic traits in early-maturing maize hybrids. *Euphytica* 206:225–244. doi: 10.1007/s10681-015-1505-1
- Melchinger AE, Friedrich Utz H, Schör CC (1998) Quantitative trait locus (QTL) mapping using different testers and independent population samples in maize reveals low power of QTL detection and large bias in estimates of QTL effects. *Genetics* 149:383–403. doi: 10.1007/s001220050198
- Melchinger AE, Utz HF, Piepho HP, et al (2007) The role of epistasis in the manifestation of heterosis: A systems-oriented approach. *Genetics* 177:1815–1825. doi: 10.1534/genetics.107.077537
- Melchinger AE, Utz HF, Schon CC (2008) Genetic Expectations of quantitative trait loci main and interaction effects obtained with the triple testcross design and their relevance for the analysis of heterosis. *Genetics* 178:2265–2274. doi: 10.1534/genetics.107.084871
- Messmer R, Fracheboud Y, Bänziger M, et al (2009) Drought stress and tropical maize: QTL-by-environment interactions and stability of QTLs across environments for yield components and secondary traits. *Theor Appl Genet* 119:913–930. doi: 10.1007/s00122-009-1099-x
- Mickelson SM, Stuber CS, Senior L, Kaeppler SM (2002) Quantitative trait loci controlling leaf and tassel traits in a B73 x Mo17 population of maize. *Crop Sci* 42:1902–1909.
- Moll R, Lindsey MF, Robinson HF (1964) Estimates of genetic variances and level of dominance in maize. *Genetics* 49:411–423.
- Moreau L, Charcosset A, Gallais A (2004) Experimental evaluation of several cycles of marker-assisted selection in maize. *Euphytica* 137:111–118. doi: 10.1023/B:EUPH.0000040508.01402.21
- Nikolić A, Andjelković V, Dodig D, Ignjatović-mićić D (2011) Quantitative trait loci for yield and morphological traits in maize under drought stress. *Genetika* 43:263–276. doi: 10.2298/GENSR1102263N
- Peng B, Li Y, Wang Y, et al (2011) QTL analysis for yield components and kernel-related traits in maize across multi-environments. *Theor Appl Genet* 122:1305–1320. doi: 10.1007/s00122-011-1532-9
- Pidgeon JD, Ober ES, Qi A, et al (2006) Using multi-environment sugar beet variety trials to screen for drought tolerance. *F Crop Res* 95:268–279. doi: 10.1016/j.fcr.2005.04.010
- Raihan MS, Liu J, Huang J, et al (2016) Multi-environment QTL analysis of grain morphology traits and fine mapping of a kernel-width QTL in Zheng58 x SK maize population. *Theor Appl Genet* 129:1465–1477. doi: 10.1007/s00122-016-2717-z

- Ribaut J-M, Hoisington DA, Deutsch JA, et al (1996) Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. 1. Flowering parameters and the anthesis-silking interval. *Theor Appl Genet* 92:905–914. doi: 10.1007/BF00221905
- Ribaut J-M, Jiang C, Gonzalez-de-Leon D, et al (1997) Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. 2. Yield components and marker-assisted selection strategies. *Theor Appl Genet* 94:887–896. doi: 10.1007/s001220050492
- RStudio Team (2015) RStudio: Integrated Development for R.
- Sabadin PK, Souza Junior CL de, Souza AP de, Garcia AAF (2008) QTL mapping for yield components in a tropical maize population using microsatellite markers. *Hereditas* 145:194–203. doi: 10.1111/j.2008.0018-0661.02065.x
- Salami AE, Adegoke SAO, Adegbite OA (2007) Genetic variability among maize cultivars grown in Ekiti-State, Nigeria. *Middle-East J Sci Res* 2:9–13.
- Santos MF, Moro GV, Aguiar AM, Souza Junior CL de (2005) Response to reciprocal recurrent selection and changes in genetic variability in IG-1 and IG-2 maize populations. *Genet Mol Biol* 28:781–788. doi: 10.1590/S1415-47572005000500021
- SAS Institute (2008) Statistical analysis software SAS 9.2.
- Satterthwaite FE (1946) An approximate distribution of estimates of variance components. *Biometrics Bull* 2:110–114.
- Schaeffer M, Byrne P, Coe EH (2006) Consensus quantitative trait maps in maize: A database strategy. *Maydica* 51:357–367.
- Schnable PS, Springer NM (2013) Progress Toward Understanding Heterosis in Crop Plants. *Annu Rev Plant Biol* 64:71–88. doi: 10.1146/annurev-arplant-042110-103827
- Searle SR, Casella G, McCulloch CE (1992) Variance components. John Wiley & Sons
- Sibov ST, Souza Junior CL de, Garcia AAF, et al (2003a) Molecular mapping in tropical maize (*Zea mays* L.) using microsatellite markers. 2. Quantitative trait loci (QTL) for grain yield, plant height, ear height and grain moisture. *Hereditas* 139:107–115. doi: 10.1111/j.1601-5223.2003.01667.x
- Sibov ST, Souza Junior CL de, Garcia AAF, et al (2003b) Molecular mapping in tropical maize (*Zea mays* L.) using microsatellite markers. 1. Map construction and localization of loci showing distorted segregation. *Hereditas* 139:96–106. doi: 10.1111/j.1601-5223.2003.01666.x
- Silva AR, Souza Junior CL, Aguiar AM, De Souza AP (2004) Estimates of genetic variance and level of dominance in a tropical maize population. I. Grain yield and plant traits. *Maydica* 49:65–71.

- Sofi PA (2007) Genetic analysis of tassel and ear characters in maize (*Zea mays* L.) Using triple test cross. *Asian J Plant Sci* 6:881–883. doi: 10.3923/ajps.2007.881.883
- Souza Júnior CL, Santos MX, Magnavaca R, Gama EEG (1993) Estimativas de parâmetros genéticos na interpopulação de milho BR-105 x BR-106 e suas implicações no melhoramento. *Pesqui Agropecuária Bras* 28:473–479.
- Srdic J, Pajic Z, Drinid-Mladenovic S, et al (2007) Inheritance of maize grain yield components. *Maydica* 52:261–264.
- Steinhoff J, Liu W, Reif JC, et al (2012) Detection of QTL for flowering time in multiple families of elite maize. *Theor Appl Genet* 125:1539–1551. doi: 10.1007/s00122-012-1933-4
- Stubber CW, Lincoln SE, Wolff DW, et al (1992) Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers. *Genet Res* 132:823–839.
- Toledo FHRB, Ramalho MAP, Abreu GB, de Souza JC (2011) Inheritance of kernel row number, a multicategorical threshold trait of maize ears. *Genet Mol Res* 10:2133–2139. doi: 10.4238/vol10-3gmr1114
- Veldboom LR, Lee M (1996) Genetic mapping of quantitative trait loci in maize in Stress and nonstress environments: I. Grain yield and yield components. *Crop Sci* 36:1310–1319. doi: 10.2135/cropsci1996.0011183X003600050040x
- Veldboom LR, Lee M, Woodman WL (1994) Molecular marker-facilitated studies in an elite maize population: I. Linkage analysis and determination of QTL for morphological traits. *Theor Appl Genet* 88:7–16. doi: 10.1007/BF00222387
- Vencovsky R, Barriga P (1992) Genética biométrica no fitomelhoramento. Sociedade Brasileira de Genética, Ribeirão Preto
- Vieira C, Pasyukova EG, Zeng Z-B, et al (2000) Genotype-environment interaction for quantitative trait loci affecting life span in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 154:213–227.
- Wallace JG, Larsson SJ, Buckler ES (2014) Entering the second century of maize quantitative genetics. *Heredity (Edinb)* 112:30–38. doi: 10.1038/hdy.2013.6
- Wang A, Li Y, Zhang C (2012) QTL mapping for stay-green in maize (*Zea mays*). *Can J Plant Sci* 92:249–256. doi: 10.4141/cjps2011-108
- Wang Y, Mette MF, Miedaner T, et al (2014) The accuracy of prediction of genomic selection in elite hybrid rye populations surpasses the accuracy of marker-assisted selection and is equally augmented by multiple field evaluation locations and test years. *BMC Genomics* 15:1–12. doi: 10.1186/1471-2164-15-556

- Wattoo FM, Saleem M, Ahsan M, et al (2009) Genetic analysis for yield potential and quality traits in maize (*Zea mays* L.). *Am J Agric Environ Sci* 6:723–729.
- Wolf DP, Peternelli LA, Hallauer AR (2000) Estimates of genetic variance in an F2 maize population. *J Hered* 91:384–391.
- Yang G, Li Y, Wang Q, et al (2012) Detection and integration of quantitative trait loci for grain yield components and oil content in two connected recombinant inbred line populations of high-oil maize. *Mol Breed* 29:313–333. doi: 10.1007/s11032-011-9548-z
- Zare M, Choukan R, Bihamta MR, et al (2011) Gene action for some agronomic traits in maize (*Zea may* L.). *Crop Breed J* 1:133–141.
- Zheng HJ, Wu AZ, Zheng CC, et al (2009) QTL mapping of maize (*Zea mays*) stay-green traits and their relationship to yield. *Plant Breed* 128:54–62. doi: 10.1111/j.1439-0523.2008.01529.x

3. MAPEAMENTO DE QTL PARA MÚLTIPLOS CARACTERES EM MILHO

Resumo

Os programas de melhoramento genético utilizam informações sobre as magnitudes das correlações para aumentar a eficiência da seleção simultânea de caracteres. Valores mais elevados de correlação sugerem tanto a presença de pleiotropia quanto a ocorrência de desequilíbrio de ligação, porém, apenas as correlações genéticas devido à pleiotropia são permanentes. Portanto, os efeitos pleiotrópicos são um componente crítico da arquitetura genética dos caracteres do milho, devendo ser considerados nos estudos de herança dos caracteres quantitativos a fim de facilitar o desenvolvimento de novas estratégias de seleção para múltiplos caracteres. Nesse contexto, o mapeamento de QTL pode ser utilizado identificar QTL pleiotrópicos. Diante do exposto, os objetivos do presente trabalho foram verificar a magnitude das correlações entre diversos caracteres quantitativos em uma população de milho tropical e mapear QTL pleiotrópicos para tais caracteres. Para tanto, 500 progênies obtidas conforme o delineamento III foram avaliadas em até seis ambientes. Foram obtidas estimativas de correlações genéticas entre pares de caracteres. O mapeamento de QTL foi realizado considerando um mapa genético com 177 marcadores microssatélite e o mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos caracteres. Os caracteres analisados foram: produção de grãos (PG), prolificidade (PROL), peso de 500 grãos (P500), número de fileiras (NF) e de grãos por fileira (NGF), altura de planta (AP) e espiga (AE), dias para o florescimento feminino (FF) e masculino (FM), número de ramificações do pendão (RP) e *stay green* (SG). Correlações genéticas mais elevadas foram observadas entre os caracteres PG, PROL, NGF, FF, FM, AP e AE, sugerindo ocorrência de pleiotropia entre tais caracteres. Foram mapeados 43 QTL com efeitos significativos para dois ou mais caracteres analisados, distribuídos em todos os cromossomos do milho. Houve predomínio de QTL de baixa magnitude para todos os caracteres. A quantidade de QTL pleiotrópicos para combinações entre pares de caracteres não foi consistente com as magnitudes das suas correlações genéticas. A maior parte dos QTL apresentou ação gênica de sobredominância, contudo sua ocorrência deve ser considerada com cautela devido ao desequilíbrio de ligação presente na população e ao método de mapeamento empregado neste estudo. Apesar do mapeamento ter identificado diversos QTL pleiotrópicos, suas magnitudes e efeitos distintos para cada caráter indicaram grande complexidade da natureza genética das correlações, constituindo-se em um desafio para uso das informações desses QTL para seleção assistida para múltiplos caracteres simultaneamente.

Palavras-chave: Correlação genética; Pleiotropia; Marcadores moleculares; *Zea mays* L.

Abstract

Breeding programs use information on correlations to improve related traits simultaneously. Significant values of genetic correlation suggest the presence of pleiotropy or occurrence of linkage disequilibrium, however, only genetic correlations due to pleiotropy are inheritable. Pleiotropic effects are a critical component of the genetic architecture of quantitative traits and should be considered in quantitative genetic studies in order to facilitate the development of selection strategies. In this context, QTL mapping may be used to identify genomic regions that affect multiple traits, that is, to identify pleiotropic QTL. The aims of this study were to verify the magnitude of the correlations between several quantitative traits in a tropical maize population and to map pleiotropic QTL. Five-hundred backcrossed progenies obtained according to design III were evaluated in up to six environments. The QTL mapping was performed considering a genetic map with 177 microsatellite markers and the multiple-trait composite interval mapping (mCIM). The evaluated traits were: grain yield (GY), prolificacy (PROL), 500 kernel weight (W500), kernel row number (KRN), number of kernel per row (NK), plant height (PH), ear height (EH), days to silk emergence (DS), days to anthesis (DA), number of tassel branches (NTB) and stay green (SG). Higher genetic correlations were observed among the GY, PROL, NK, DS, DA, PH and EH suggesting occurrence of pleiotropy. Forty-three QTL were mapped with significant effects for two or more traits, distributed on all chromosomes of maize. There was a predominance of low magnitude QTL for all traits. The amount of pleiotropic QTL for combinations of pairs of traits was not consistent with the magnitudes of the observed correlations. Most of the QTL exhibited overdominant gene action, however its occurrence should be considered with caution due to the linkage disequilibrium present in the population and to the mapping method employed in this study. Although several pleiotropic QTL have been mapped, their distinct magnitudes and effects on each trait indicated the great complexity of the genetic nature of the correlations, constituting a challenge in using QTL information for multiple trait selection.

Keywords: Genetic correlation; Pleiotropy; Molecular markers; *Zea mays* L.

3.1. Introdução

A associação entre caracteres é um importante aspecto a ser considerado em programas de melhoramento, visto que sob sua ocorrência a seleção em um caráter pode provocar alterações nas performances de outros caracteres (Vencovsky e Barriga 1992). Ainda, como os programas de melhoramento são baseados na seleção de um conjunto de caracteres, informações acerca das causas, magnitudes e direções dessas associações são de grande utilidade para aperfeiçoar a seleção simultânea de caracteres. (Hallauer et al. 2010).

Nesse contexto, a pleiotropia, fenômeno em que um único loco afeta a expressão fenotípica de dois ou mais caracteres, é a principal causa de correlações genéticas entre caracteres (Falconer e Mackay 1996b). Contudo, valores mais elevados de correlação sugerem tanto a presença de pleiotropia quanto a ocorrência de desequilíbrio de ligação, este caracterizado pela presença de genes situados em regiões próximas num mesmo cromossomo que tendem a ser transmitidos conjuntamente (Bernardo 2010).

Enquanto as correlações genéticas devido à pleiotropia são herdáveis, às devido ao desequilíbrio de ligação são perdidas ao longo dos ciclos de recombinação (Falconer e Mackay 1996b). Porém, a distinção entre esses dois efeitos ainda é um desafio. Segundo Wallace et al. (2014), embora o mapeamento de QTL possa auxiliar na diferenciação entre locos ligados ou pleiotrópicos, QTL de pequenos efeitos, como os usualmente encontrados para caracteres quantitativos, dificultam essa diferenciação. Ainda, a pleiotropia pode ocorrer mesmo na ausência de correlações genéticas significativas entre caracteres. Efeitos pleiotrópicos de diferentes genes que afetam pares de caracteres podem não se encontrar numa única direção para cada caráter e, portanto, não resultar em correlações genéticas significativas entre os caracteres (Mackay et al. 2009).

De acordo com Stearns (2010), em revisão sobre a pleiotropia, diversos trabalhos têm analisado a extensão da pleiotropia no genoma, se universal ou modular. Enquanto Wright (1968) e outros pesquisadores assumiram que a pleiotropia é universal, ou seja, que cada gene em qualquer loco tem o potencial de afetar direta ou indiretamente todos os caracteres de um indivíduo, estudos mais recentes tem suportado a teoria da pleiotropia modular, ou seja, que a pleiotropia é limitada a conjuntos de caracteres relacionados (Welch et al. 2003; Wagner e Zhang 2011; Balestre et al. 2012). Mackay et al. (2009) destacam, contudo, que a pleiotropia pode também ocorrer entre caracteres aparentemente não funcionalmente relacionados.

Embora Wallace et al. (2014) tenham sugerido que os efeitos pleiotrópicos sejam mínimos em milho, estando estes limitados apenas à caracteres muito correlacionados, como os caracteres relacionados ao florescimento ou ao metabolismo de carbono e nitrogênio, Balestre et al. (2012)

ressaltam que a pleiotropia deve ser considerada nos estudos de herança dos caracteres quantitativos a fim de superar algumas limitações do estudo dos caracteres isoladamente e facilitar o desenvolvimento de novas estratégias de seleção para múltiplos caracteres.

Estudos sobre a abrangência da pleiotropia são realizados tanto por métodos de genética quantitativa clássica, quanto com auxílio de técnicas moleculares. O mapeamento de QTL pode ser utilizado para identificar regiões genômicas que afetam múltiplos caracteres, ou seja, para identificar QTL pleiotrópicos. Com o objetivo de mapear QTL em diversos caracteres simultaneamente, Jiang e Zeng (1995) propuseram o mapeamento por intervalo composto para múltiplos caracteres (mCIM) que, ao considerar a estrutura correlacionada dos caracteres, aumenta o poder e a precisão do mapeamento em relação ao mapeamento para caracteres individuais, permitindo observar se as causas das correlações são resultado de QTL pleiotrópicos ou de diferentes QTL. Assim, esse método oferece a vantagem de permitir verificar diretamente se diferentes caracteres são afetados por um determinado QTL.

Diante do exposto, os objetivos do presente trabalho foram verificar a magnitude das correlações entre diversos caracteres de importância agrônômica em uma população de milho tropical e mapear QTL pleiotrópicos para tais caracteres.

3.2. Material e Métodos

3.2.1. Material genético

O presente estudo utilizou progênies obtidas a partir do cruzamento das linhagens endogâmicas L-14-04B e L-08-05F, ambas desenvolvidas pelo Programa de Melhoramento de Milho do Departamento de Genética da ESALQ/USP e provenientes de germoplasma tropical. A linhagem L-14-04B, de grãos amarelos dentados, foi obtida da população BR-106 (Souza Júnior et al. 1993), e a linhagem L-08-05F, de grãos duros alaranjados, foi extraída da população IG-1 (Santos et al. 2005). De acordo com Souza Júnior et al. (1993), as populações BR-106 e IG-1 pertencem a grupos heteróticos distintos e apresentam elevada capacidade específica de combinação quando em cruzamento.

As linhagens L-14-04B e L-08-05F foram cruzadas e a geração F_1 foi autofecundada, obtendo-se a geração F_2 . Duzentas e cinquenta plantas F_2 foram autofecundadas, gerando 250 progênies $F_{2.3}$. Estas progênies foram então retrocruzadas para as duas linhagens genitoras, seguindo o delineamento III. A autofecundação das plantas F_2 para geração de progênies $F_{2.3}$ foi feita para obter sementes suficientes para avaliação em diversos ambientes e em experimentos com

repetições. A constituição gamética de cada progênie $F_{2.3}$ é a mesma da planta F_2 que lhe deu origem e, assim, cada progênie $F_{2.3}$ retrocruzada com uma das linhagens é geneticamente igual a planta F_2 que lhe deu origem retrocruzada com esta linhagem. Desse modo, foram obtidas 500 progênes de retrocruzamento, sendo 250 RCL-14-04B (RC_1) e 250 RCL-08-05F (RC_2).

3.2.2. Procedimentos experimentais

As 500 progênes foram distribuídas em cinco experimentos do tipo látice 10 x 10, com duas repetições. Em cada látice foram alocadas 50 progênes RC_1 e 50 progênes RC_2 . O conjunto dos cinco experimentos foi avaliado nos anos agrícolas 1999/2000 e 2000/2001, em diferentes épocas de semeadura, nas Estações Experimentais do Departamento de Genética (E. E. LGN), Areão (E. E. Areão) e Caterpillar (E. E. Cat.), situadas em diferentes tipos de solos no município de Piracicaba, SP. Cada combinação de local, ano agrícola e época de semeadura foi considerada como um ambiente distinto, totalizando seis ambientes de avaliação (ANEXO A). Em todos os ambientes, os experimentos e suas repetições foram aleatorizados dentro dos locais em que foram instalados. Cada parcela foi constituída por uma linha de 4,00 m, com espaçamento de 0,80 m entre linhas e 0,20 m entre plantas, com estande de 20 plantas após desbaste, correspondendo a uma população de 62.500 plantas ha^{-1} . As práticas culturais seguiram as recomendações técnicas de cada ambiente.

Foram avaliados os caracteres: estande (ST), correspondendo ao número de plantas por parcela no momento da colheita; umidade de grãos, em %, mensuradas de amostras retiradas de cada parcela; número de espigas (NE), correspondendo ao número de espigas colhidas na parcela, em que, espigas pequenas ou mal formadas foram reunidas em grupos de duas ou mais até formarem uma espiga média da parcela e, então, contadas como uma única espiga; produção de grãos (PG), em g $parcela^{-1}$, obtido do peso total de grãos da parcela; altura de planta (AP) e altura de espiga (AE), em cm, obtidas após o florescimento, a partir da distância média de cinco plantas do solo à inserção da folha bandeira e do solo à inserção da primeira espiga, respectivamente; florescimento feminino (FF) e masculino (FM), em dias, obtidos pelo número de dias transcorridos entre a semeadura e o período em que 50% das plantas da parcela apresentassem estilos-estigmas visíveis e antese, respectivamente; peso de 500 grãos (P500), em g; número de ramificações do pendão (RP), correspondendo ao número médio de ramificações do pendão de cinco plantas competitivas da parcela, em que as ramificações primárias foram contabilizadas individualmente e as secundárias foram reunidas em grupos de duas ou mais e contabilizadas como uma ramificação primária; número de fileiras por espiga (NF) e número de grãos por fileira na espiga (NGF), obtidos

a partir da média de uma amostra de cinco espigas representativas de cada parcela; *stay green* (SG), correspondendo a avaliação de dez plantas competitivas, por dois avaliadores, cada um avaliando cinco plantas, quanto ao grau de senescência das folhas, por meio de uma escala de notas de 1 a 5. Atribuiu-se nota 1 para plantas em que todas as folhas acima da espiga e ao menos duas folhas abaixo da espiga estivessem verdes; 2 às plantas em que todas as folhas acima da espiga e estivessem verdes; 3 às plantas com todas as folhas abaixo da espiga e duas folhas acima da espiga secas e as demais verdes; 4 às plantas com apenas duas folhas no ápice da planta verdes e nota 5 às plantas com todas as folhas secas.

Os caracteres analisados foram: PG, em $t\ ha^{-1}$, corrigido pela umidade padrão de 15% e ajustado para o estande médio, via análise de covariância; prolificidade (PROL), em espiga planta⁻¹, obtida a partir da divisão do número de espigas pelo estande (NE / ST) e ajustado para estande médio; AP; AE, FF; FM; P500; RP; NGF; NF e SG ajustado para FF visando corrigir diferenças de maturação. Com exceção do caráter SG, que foi avaliado em três ambientes e dos caracteres FF, FM e P500, que foram avaliados em cinco ambientes, os demais caracteres foram avaliados nos seis ambientes.

3.2.3. Análises de variância

As análises foram realizadas de acordo com o modelo genético-estatístico do delineamento III (Comstock e Robinson 1948, 1952) utilizando o procedimento estatístico PROC GLM do programa SAS versão 9.2 (SAS Institute 2008). As análises de variâncias conjuntas agrupadas foram realizadas após a verificação da homogeneidade das variâncias dos resíduos das análises por ambiente através do teste de F máximo ou Hartley (Hartley 1950). Todas as fontes de variação, exceto as linhagens genitoras, foram consideradas aleatórias.

As análises de variâncias individuais foram realizadas para cada experimento, conforme o modelo matemático da eq. (1) apresentada no capítulo 2. A seguir foram realizadas análises agrupadas para cada ambiente, considerando os cinco experimentos, a fim de se obter as médias ajustadas das progênies em cada ambiente de avaliação, seguindo o modelo matemático da eq. (2), apresentada no capítulo 2. Por fim, foram utilizadas as médias ajustadas das progênies de retrocruzamento e os quadrados médios dos erros obtidos de cada ambiente para análises de variâncias conjuntas agrupadas (ANEXO B), reunindo-se todos os ambientes avaliados, para cada caráter, conforme o modelo matemático da eq. (3), apresentada no capítulo 2.

A análise de variância conjunta agrupada foi utilizada para estimar os componentes de variância usando o método dos momentos (Searle et al. 1992). Foram estimados os seguintes

componentes de variância: variância genética de progênies ($\hat{\sigma}_P^2$), variância da interação entre progênies e ambientes ($\hat{\sigma}_{PE}^2$), variância da interação entre progênies e linhagens genitoras ($\hat{\sigma}_{PG}^2$), variância da interação entre progênies, linhagens genitoras e ambientes (σ_{PGE}^2) e variância do erro ($\hat{\sigma}_E^2$), de acordo com as eq. (4) a (8), apresentadas no capítulo 2.

A partir das estimativas dos componentes de variância, foram obtidas as estimativas da variância genética ($\hat{\sigma}_G^2$) e de seus componentes: variância genética aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$) e dominante ($\hat{\sigma}_D^2$). Também foram estimadas as variâncias das interações entre os efeitos genéticos com ambientes ($\hat{\sigma}_{GE}^2$) e de seus componentes: variância da interação dos efeitos aditivos com ambientes ($\hat{\sigma}_{AE}^2$) e dos efeitos de dominância com ambientes ($\hat{\sigma}_{DE}^2$), além do grau médio de dominância ($\hat{d}$). Tais estimativas foram obtidas segundo Comstock e Robinson (1952), por meio das eq. (9) a (15), apresentadas no capítulo 2.

As variâncias fenotípicas em nível de médias de meios-irmãos ($\hat{\sigma}_{FMI}^2$) e em nível de parcelas ($\hat{\sigma}_{FP}^2$) foram estimadas conforme as eq. (16) e (17) apresentadas no capítulo 2. Os coeficientes de herdabilidade em nível de médias de progênies de meios-irmãos (h_x^2) e em nível de parcelas no sentido amplo (h_a^2) e restrito (h_r^2) foram estimados por meio das eq. (18) a (20), apresentadas no capítulo 2.

Os intervalos de confiança das estimativas dos componentes de variância e do grau médio de dominância foram obtidos seguindo a metodologia de Burdick e Graybill (1992). O intervalo de confiança das estimativas dos coeficientes de herdabilidade entre médias de progênies de meios-irmãos foi obtido seguindo os procedimentos reportados por Knapp et al. (1985), enquanto para as estimativas dos coeficientes de herdabilidade em nível de parcelas no sentido amplo ($\hat{h}_a^2$) e restrito ($\hat{h}_r^2$) foram seguidos os procedimentos reportados por Falconer e Mackay (1996).

Os intervalos de confiança foram utilizados na comparação das estimativas dos componentes de variância e dos coeficientes de herdabilidade, sendo que duas estimativas foram consideradas diferentes entre si ($p \leq 0,05$) quando uma não esteve contida no intervalo de confiança da outra. Os números de graus de liberdade associados aos componentes de variância foram obtidos utilizando a expressão de Satterthwaite (1946).

3.2.4. Análises de covariância e correlação entre caracteres

A fim de verificar associações entre os caracteres analisados, coeficientes de correlações genéticas e fenotípicas foram estimados entre pares de caracteres. Inicialmente, as médias ajustadas das análises de variância conjuntas foram somadas para cada par de caracteres e, a partir dessas,

foram realizadas análises de variância conjuntas agrupadas conforme o modelo matemático da eq. (3) apresentada no capítulo 2. A seguir, foram realizadas análises de covariância conjuntas agrupadas, sendo os produtos médios (PM) calculados de acordo com Vencovsky e Barriga (1992), eq. (34):

$$PM_{(xy)} = (QM_{(z)} - QM_x - QM_y)/2 \quad (34)$$

em que, QM_x , QM_y e $QM_{(z)}$ se referem aos quadrados médios da fonte de variação equivalente das variáveis x , y e z respectivamente, sendo $z = x + y$.

A partir das esperanças matemáticas dos produtos médios das análises de covariância (ANEXO F), os componentes de covariância foram estimados seguindo o mesmo procedimento das análises de variância. Foram estimadas as covariâncias aditivas (Cov_A), as covariâncias de dominância (Cov_D), as covariâncias genéticas (Cov_G) e as covariâncias fenotípicas (Cov_F), pelas seguintes equações (eq. 35 a 38):

$$Cov_A = 4Cov_P = 4(PM_P - PM_{PE})/2RE \quad (35)$$

$$Cov_D = Cov_{PG} = (PM_{PG} - PM_{PGE})/RE \quad (36)$$

$$Cov_G = Cov_A + Cov_D \quad (37)$$

$$Cov_F = PM_P/2RE \quad (38)$$

em que PM se refere a produtos médios e os sub-índices P , PE , PG e PGE se referem às fontes de covariação de progênies, interação progênies por ambientes, progênies por linhagens genitoras e progênies por linhagens genitoras por ambientes, respectivamente; E ao número de ambientes; R ao número de repetições.

A partir das estimativas dos componentes de covariâncias foram estimadas as correlações fenotípicas (r_F), genéticas (r_G), aditivas (r_A) e de dominância (r_D) e entre os caracteres x e y , pelas seguintes expressões, eq. (39) a (42):

$$\hat{r}_{\bar{F}} = \text{CÔV}_{\bar{F}} / \sqrt{\hat{\sigma}_{\bar{F}x}^2 \hat{\sigma}_{\bar{F}y}^2} \quad (39)$$

$$\hat{r}_G = \text{CÔV}_G / \sqrt{\hat{\sigma}_{Gx}^2 \hat{\sigma}_{Gy}^2} \quad (40)$$

$$\hat{r}_A = \text{CÔV}_A / \sqrt{\hat{\sigma}_{Ax}^2 \hat{\sigma}_{Ay}^2} \quad (41)$$

$$\hat{r}_D = \text{CÔV}_D / \sqrt{\hat{\sigma}_{Dx}^2 \hat{\sigma}_{Dy}^2} \quad (42)$$

em que, $\hat{\sigma}_{\bar{F}x}^2$, $\hat{\sigma}_{\bar{F}y}^2$, $\hat{\sigma}_{Gx}^2$, $\hat{\sigma}_{Gy}^2$, $\hat{\sigma}_{Ax}^2$, $\hat{\sigma}_{Ay}^2$, $\hat{\sigma}_{Dx}^2$ e $\hat{\sigma}_{Dy}^2$ são as estimativas das variâncias fenotípicas, genéticas, aditivas e de dominância dos caracteres x e y , respectivamente.

As significâncias das estimativas dos coeficientes de correlações fenotípicas, genéticas, aditivas e de dominância foram testadas pelo teste t , calculado pela expressão, eq. (43):

$$t = \hat{r}_{xy} / \hat{\sigma}_{\hat{r}_{xy}} \quad (43)$$

em que, $\hat{\sigma}_{\hat{r}_{xy}}$ é a estimativa do desvio padrão associado ao coeficiente de correlação ($\hat{r}_{xy}$). As estimativas de $\sigma_{\hat{r}_{xy}}$ para a $\hat{\sigma}_{\hat{G}_{xy}}$, $\hat{\sigma}_{\hat{A}_{xy}}$ e $\hat{\sigma}_{\hat{D}_{xy}}$ foram obtidas segundo Vencovsky e Barriga (1992).

Posteriormente, com as matrizes de correlações $\hat{r}_{\bar{F}}^2$, $\hat{r}_G^2$, $\hat{r}_A^2$ e $\hat{r}_D^2$, foram obtidas redes ponderadas de correlação, utilizando o pacote *qgraph* (Epskamp et al. 2017) através do programa computacional RStudio versão 1.0.143 (RStudio Team 2015). Nos gráficos, correlações positivas apresentam linhas na coloração verde, enquanto as negativas na coloração vermelha. A espessura das linhas representa a magnitudes das correlações e a proximidade dos nós indica a formação de agrupamentos.

3.2.5. Mapa genético

O mapa de ligação adotado foi obtido por Sibov et al. (2003), com a adição de 60 novos marcadores microssatélites, totalizando 177 marcadores distribuídos ao longo dos dez grupos de ligação, equivalentes aos dez cromossomos do milho. Cada grupo de ligação agrupou de 11 a 26 marcadores. O mapa genético foi construído utilizando o programa Mapmaker v.30 (Lander et al. 1987; Lincoln et al. 1993), com LOD igual a três e distância máxima de 50,0 cM para formar grupos de ligação. A função de mapeamento Kosambi (Kosambi 1943) foi utilizada para converter as

frações de recombinação em distâncias no mapa. O mapa genético cobriu 2.052 cM do genoma do milho, com distância média de 11,6 cM entre marcas adjacentes.

3.2.6. Mapeamento de QTL

Para o conjunto dos caracteres avaliados, foi realizado o mapeamento de QTL para múltiplos caracteres utilizando o programa *QTL Cartographer* versão 1.17 (Basten et al. 2003), módulo *Jzmapqtl*, a partir das médias ajustadas dos caracteres em todos os ambientes de avaliação, para cada retrocruzamento. Foi empregado o método de mapeamento por intervalo composto (CIM, expandido para múltiplos caracteres (mCIM), proposto por Jiang e Zeng (1995), cujo modelo matemático é apresentado na eq. (43):

$$Y_{jn} = b_{0n} + a_n^* x_j^* + d_n^* z_j^* + \sum_l^t (a_{ln} x_{jl} + d_{ln} z_{jl}) + e_{jk} \quad (44)$$

em que, Y_{jn} é o valor fenotípico da progênie j para o caráter n ; b_{0n} é o efeito médio do modelo para o caráter n ; a_n^* e d_n^* são os efeitos aditivo e de dominância, respectivamente, do possível QTL referente ao caráter n ; x_j^* e z_j^* são variáveis identificadoras do genótipo do possível QTL, assumindo valores de 0, 1 e 2, respectivamente, para os genótipos qq , Qq e QQ , segundo probabilidades que dependem da fração de recombinação entre o marcador i e o QTL, condicionais aos genótipos dos marcadores flanqueadores i e $i + 1$; x_{jl} e z_{jl} são variáveis identificadoras associadas ao cofator l , assumindo t marcadores selecionados como cofatores para controle da variação residual; a_{ln} e d_{ln} são os coeficientes da regressão parcial entre os valores fenotípicos e os valores atribuídos a x_{jl} e z_{jl} ; e_{jk} é o efeito residual associado à progênie j .

Os cofatores foram selecionados para cada ambiente empregando-se o método de regressão *stepwise (forward/backward)*, com $\alpha = 0,05$ de probabilidade para inclusão ou não de marcadores ao modelo, com *walking speed* de 1 cM e *window size* de 10 cM. Após a obtenção dos cofatores, foi realizada uma nova seleção dentre os cofatores selecionados para evitar superparametrização do modelo, o que pode resultar em vieses nas estimativas obtidas (Basten et al. 2003). Foram selecionados os cinco cofatores mais informativos para cada caráter.

O programa *QTL Cartographer* utiliza teste de razão de verossimilhança (TRV) para testar a significância dos efeitos dos QTL na análise conjunta e nos diversos caracteres considerando a

hipótese $H_0: a_1 = \dots = a_k = 0$ e $d_1 = \dots = d = 0$. Devido à ocorrência de uma pequena correlação entre coeficientes de regressões parciais associados à marcadores adjacentes, o valor do limite crítico (*threshold*) do TVR, ou seja, o valor mínimo para declarar presença de um QTL pleiotrópico na análise de mapeamento conjunta, foi ajustado para o número de testes independentes (N_i) em todo o genoma, seguindo os procedimentos descritos por Vieira et al. (2000), conforme a eq. (26) apresentada no capítulo 2.

Foram considerados independentes os testes realizados a cada 32 cM (10+12+10), perfazendo um total de 75 testes. Assim, a probabilidade do erro tipo I considerada para todo genoma foi de $\alpha = 0,05$, e $\alpha = (0,05/75) = 0,00067$ para cada teste independente. Como os TRVs apresentam distribuição χ^2 , com $n + 1$ graus de liberdade, sendo n o número de caracteres analisados, para a presença do QTL, o valor do limite crítico do TVR para declarar presença do QTL no mapeamento conjunto dos onze caracteres avaliados foi de 30,04. Foram construídos intervalos de confiança para as posições dos QTL mapeados de acordo com o *one LOD support interval* (Lander e Botstein 1989). A sobreposição entre intervalos de confiança para as posições dos QTL mapeados indicou tratar-se do mesmo QTL.

Para as análises por caráter foi considerado o limite crítico de 5,99, considerando $\alpha = 0,05$ e 2 graus de liberdade. O estabelecimento do limite crítico para presença de um QTL nas análises por caráter não requer ajustes para múltiplos testes ao longo do genoma, pois a posição do QTL é fixada à priori, ao se declarar presença do QTL na análise conjunta. A ocorrência de pleiotropia ou ligação foi indicada quando dois ou mais caracteres apresentaram QTL na mesma posição.

Como o mapeamento de QTL foi realizado nos retrocruzamentos com cada genitor separadamente, os efeitos aditivos e de dominância estimados para cada QTL não foram prontamente obtidos. Desse modo, esses efeitos foram estimados por meio de contrastes entre os efeitos aditivos dos QTL mapeados nos dois retrocruzamentos, conforme proposto por Lu et al. (2003) e apresentado no capítulo 2 (eq. 27 a 30). As estimativas da proporção da variância genética explicada por cada QTL em cada caráter foram obtidas de acordo com a eq. (33), apresentada no capítulo 2.

A ação gênica foi determinada pelo grau médio de dominância ($\widehat{GD}$) para cada QTL mapeado, obtido por: $\widehat{GD} = |\hat{d}|/|\hat{a}|$. Sua classificação seguiu o critério proposto por Stuber et al. (1987): aditiva (A) para $0,00 \leq \widehat{GD} \leq 0,20$, de dominância parcial (DP) para $0,21 \leq \widehat{GD} \leq 0,80$, de dominância completa (DC) para $0,81 \leq \widehat{GD} \leq 1,20$ e de sobredominância (SD) para $\widehat{GD} > 1,20$.

Para a identificação do alelo favorável na expressão do caráter utilizou-se o sinal do efeito aditivo, sendo que o sinal positivo indica que o alelo se originou da linhagem genitora mais vigorosa (L-14-04B) e o sinal negativo, da linhagem genitora menos vigorosa (L-08-05F).

3.3. Resultados e discussão

3.3.1. Análises de variância

As análises de variância conjuntas agrupadas detectaram diferenças significativas ($P \leq 0,05$) ou altamente significativas ($P \leq 0,01$) entre progênies, para interação progênies e linhagens genitoras e para interação progênies e ambientes para todos os caracteres analisados. (ANEXOS F e G). Já para interação tripla progênies x ambientes x linhagens genitoras, a maioria dos caracteres apresentou diferenças significativas ou altamente significativas, com exceção dos caracteres florescimento feminino (FF), florescimento masculino (FM), número de ramificações do pendão (RP) e *stay green* (SG) (ANEXOS F e G). Esses resultados indicaram a presença de variabilidade genética para todos os caracteres analisados, performance diferencial das progênies conforme a linhagem genitora a qual as progênies F_{2,3} foram retrocruzadas e nos diversos ambientes em que foram avaliadas e que a magnitude da interação progênies x linhagens genitoras variou nos diversos ambientes.

Os coeficientes de variação experimentais (CV%) obtidos das análises de variância conjuntas agrupadas apresentaram baixas magnitudes, sendo similares aos reportados na literatura, indicando que os experimentos foram conduzidos com boa precisão experimental (ANEXOS F e G) (Silva et al. 2004; Lima et al. 2006; Sabadin et al. 2008; Fritsche-Neto et al. 2012; Belícuas et al. 2014).

As performances das progênies RCL-14-04B (RC₁) foram significativamente superiores às das progênies RCL-0805F (RC₂) para os caracteres PG, PROL, P500 e AP e significativamente inferiores para NF, FF, FM e RP (ANEXOS F e G), sugerindo que a linhagem L-14-04B apresenta maior concentração de alelos favoráveis para produção de grãos, peso de grãos, prolificidade, precocidade e número de ramificações do pendão quando comparada à linhagem L-08-05F.

3.3.2. Estimativas dos componentes de variância e parâmetros genéticos

Todas as estimativas dos componentes de variância para os caracteres avaliados diferiram de zero, com exceção das estimativas da variância da interação de dominância com ambientes ($\hat{\sigma}_{DE}^2$)

para os caracteres RP, FF, FM e SG. Para PG, as estimativas da variância aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$) e dominante ($\hat{\sigma}_D^2$) não apresentaram diferenças significativas sendo consideradas, portanto, de magnitude similar. Para os demais caracteres, as magnitudes das $\hat{\sigma}_A^2$'s foram superiores às das $\hat{\sigma}_D^2$'s (ANEXO H). Esses resultados são consistentes com diversos trabalhos (Gardner e Lonnquist 1959; Moll et al. 1964; Wolf et al. 2000; Silva et al. 2004; Hallauer et al. 2010; Belícuas et al. 2014) e ressaltam a importância da σ_A^2 e σ_D^2 na variação genotípica do caráter PG e a predominância da σ_A^2 na variação genotípica dos demais caracteres.

As $\hat{\sigma}_A^2$'s foram significativamente superiores às estimativas da variância aditiva com ambientes ($\hat{\sigma}_{AE}^2$) para os caracteres RP, NF, AP, AE, FF, FM e P500, indicando a menor importância da interação efeitos aditivos x ambientes sobre a variância aditiva para a maior parte dos caracteres analisados. As $\hat{\sigma}_D^2$'s foram significativamente superiores às $\hat{\sigma}_{DE}^2$'s para todos os caracteres analisados, com exceção de PROL e NF, para os quais as estimativas não diferiram entre si. As $\hat{\sigma}_{AE}^2$'s foram superiores às $\hat{\sigma}_{DE}^2$'s para todos os caracteres, indicando que os efeitos aditivos apresentam maior interação com ambientes do que os efeitos de dominância (ANEXO H). Resultados obtidos por Wolf et al. (2000) e Silva et al. (2004) também observaram que, para a maior parte dos caracteres, os efeitos aditivos apresentaram maior interação com ambientes do que os efeitos de dominância.

As estimativas do grau médio de dominância ($\hat{d}$) indicaram presença de dominância parcial para a maioria dos caracteres, com exceção de PG (1,30) e NGF (0,98), em que as estimativas indicaram sobredominância ($\hat{d} > 1,20$) e dominância completa ($0,81 \leq \hat{d} \leq 1,20$), respectivamente. Para os demais caracteres, foi detectada dominância parcial ($0,20 \leq \hat{d} \leq 0,80$), variando de 0,37 para NF a 0,79 para AP (ANEXO H).

O caráter produção de grãos (PG) apresentou o maior nível de dominância, indicando ocorrência de sobredominância ou pseudo-sobredominância. Apesar dos relatos de diversos autores sobre $\hat{d}$ superiores à 1,00 para PG em milho (Gardner e Lonnquist 1959; Gardner 1963; Moll et al. 1964; Wolf et al. 2000; Silva et al. 2004), a utilização de populações derivadas do cruzamento de linhagens endogâmicas para estimar os componentes de variância pode ter gerado vieses nas estimativas, devido ao desequilíbrio de ligação, ocasionando o efeito de pseudo-sobredominância.

Diversos trabalhos reportaram o decréscimo de estimativas do $\bar{d}$ com o aumento do número de gerações de recombinação (Gardner e Lonnquist 1959; Moll et al. 1964; Dudley 1994). Contudo, blocos de genes ligados ao redor dos centrômeros, regiões de baixa frequência de recombinação, podem ser responsáveis por parte da magnitude da heterose via pseudo-

sobredominância (Larièpe et al. 2012; Wallace et al. 2014), dificultando, mesmo após gerações de recombinação, a obtenção de estimativas não viesadas do grau médio de dominância (Lu et al. 2003).

Para o caráter NGF, a estimativa de $\bar{d}$ indicou dominância completa, enquanto para os demais caracteres os valores da $\hat{d}$ indicaram a presença de dominância parcial (ANEXO H). As estimativas obtidas corroboram com os resultados de diversos trabalhos que também detectaram dominância parcial para AP, AE e PROL (Gardner e Lonnquist 1959; Moll et al. 1964; Wolf et al. 2000; Hallauer et al. 2010), FF e FM (Wolf et al. 2000; Silva et al. 2004; Hallauer et al. 2010), NF e P500 (Srdic et al. 2007; Boćanski et al. 2010; Toledo et al. 2011), RP (Guei e Wassom 1996; Sofi 2007) e SG (Belícuas et al. 2014).

As estimativas dos coeficientes de herdabilidade em nível de parcelas no sentido restrito ($\hat{h}_r^2$) foram consideradas de baixa magnitude ($\hat{h}_r^2 < 0,40$) para PG. Para os demais caracteres, as estimativas foram consideradas de magnitude mediana ($0,40 \leq \hat{h}_r^2 \leq 0,70$) para RP, NF, AP, AE, FF, FM, P500 e de baixa magnitude PROL, NGF e SG (ANEXO H). Andrade e Miranda Filho (2008) reportaram estimativas de h_r^2 semelhantes ao presente trabalho para os caracteres analisados, com exceção de AP, que apresentou estimativa de maior magnitude.

As estimativas dos coeficientes de herdabilidade em nível de parcelas no sentido amplo ($\hat{h}_a^2$) foram consideradas de magnitudes medianas ($0,40 \leq \hat{h}_a^2 \leq 0,70$) para a maior parte dos caracteres, com exceção dos caracteres PROL e SG, em que foram consideradas de baixas magnitudes ($\hat{h}_a^2 < 0,40$) (ANEXO H). Salami et al. (2007) obtiveram estimativas de h_a^2 de menor magnitude para PG, caracteres de altura (AE e AP) e de florescimento (FF e FM).

Maiores valores das estimativas de h_a^2 em relação as h_r^2 são esperados devido a sua forma de estimação. Enquanto a estimativa de h_r^2 se refere à proporção da $\hat{\sigma}_{F_p}^2$ devida à $\hat{\sigma}_A^2$, a estimativa de h_a^2 se refere à proporção da $\hat{\sigma}_{F_p}^2$ a qual é devida à $\hat{\sigma}_G^2$, que é o somatório das $\hat{\sigma}_A^2$ e $\hat{\sigma}_D^2$. Nota-se que para PG, em que as estimativas de σ_A^2 e de σ_D^2 não foram diferentes entre si, o valor da $\hat{h}_a^2$ foi 81,5% maior que $\hat{h}_r^2$, enquanto para os demais caracteres, que apresentaram $\hat{\sigma}_A^2$'s superiores às $\hat{\sigma}_D^2$'s, essa superioridade variou de 6,7%, para NF, a 48,7%, para NGF. Portanto, quanto maior a contribuição da variância de dominância para variância genética, maior é a superioridade dos valores das estimativas da h_a^2 em relação às estimativas da h_r^2 .

As estimativas do coeficiente de herdabilidade em nível de médias de progênies de meios-irmãos ($\hat{h}_x^2$) foram elevadas ($\hat{h}_x^2 > 0,70$) para os caracteres PG, FF, FM, AP, AE, RP, P500 e NF e medianas ($0,40 \leq \hat{h}_x^2 \leq 0,70$) para os caracteres NGF, PROL e SG (ANEXO H). Wolf et al.

(2000), avaliando o mesmo tipo de progênie em quatro ambientes, obtiveram magnitude inferior da $\hat{h}_x^2$ para PG ($\hat{h}_x^2 = 0,44$) e superior para NGF ($\hat{h}_x^2 = 0,94$), comparadas com as do presente trabalho (0,71 e 0,70 respectivamente), enquanto que, para os demais caracteres analisados, estimativas com magnitudes similares foram observadas para ambos os trabalhos. Resultados obtidos por Silva et al. (2004) e Maphumulo et al. (2015) para caracteres de florescimento (FF e FM), altura (AP e AE) e PG também apresentaram estimativas de magnitudes similares às obtidas nesse estudo.

Embora as estimativas da σ_P^2 , utilizadas para obtenção das estimativas da h_x^2 , contenham apenas $\frac{1}{4}$ das estimativas de σ_A^2 , as $\hat{\sigma}_{FMI}^2$ são menores que as $\hat{\sigma}_{Fp}^2$, pois a variância fenotípica é dividida pelo número de ambientes (seis, cinco ou três) e pelo número de repetições por ambiente (duas), minimizando a contribuição da variância da interação progênie por ambientes e da variância do erro e, dessa forma, eleva a correspondência entre a variância fenotípica e a genética. Por esse motivo, para caracteres com $\hat{h}_r^2$ elevada pode-se praticar seleção em nível de plantas ou parcelas, enquanto para caracteres que apresentam elevada interação com ambientes, a seleção deve ser feita em nível de médias.

3.3.3. Coeficientes de correlação

As estimativas dos coeficientes de correlações fenotípicas ($\hat{r}_F$) e genéticas ($\hat{r}_G$) diferiram de zero para a maior parte das combinações entre caracteres. Contudo, um número substancial de combinações não diferiu de zero, perfazendo 36,36% (20) das estimativas de r_F e 41,81% (23) das estimativas de r_G , dentre as 55 combinações possíveis. De forma geral, as estimativas de r_F e r_G apresentaram valores próximos entre si, com predomínio de valores de baixa magnitude e proporções similares de valores negativos e positivos (Tabela 12).

Dentre as $\hat{r}_F$'s que diferiram de zero, 5,7% (2) apresentaram magnitudes altas ($\hat{r} > |0,70|$), 17,15% (6) apresentaram magnitudes medianas ($|0,40| \leq \hat{r} \leq |0,70|$) e 77,15% (27) apresentaram baixas magnitudes ($\hat{r} < |0,40|$). De forma semelhante, dentre as $\hat{r}_G$'s que diferiram de zero, 6,2% (2) apresentaram magnitudes altas, 34,4% (11) apresentaram magnitudes medianas e 59,4% (19) apresentaram baixas magnitudes (Tabela 12). As magnitudes mais elevadas tanto de $\hat{r}_F$ quanto de $\hat{r}_G$ foram observadas nas combinações entre os caracteres altura de planta (AP) e altura de espiga (AE), que apresentaram estimativas de 0,85 e 0,89, respectivamente, e entre os caracteres florescimento femininos (FF) e florescimento masculino (FM), que apresentaram estimativas de 0,90 e 0,95, respectivamente (Tabela 12). Em geral, altas correlações para essas combinações, assim

como as observadas no presente trabalho, têm sido reportadas por diversos autores (Austin e Lee 1996; Neto e Miranda Filho 2001; Lima et al. 2006; Hallauer et al. 2010), e indicam que a seleção para um dos caracteres gera mudanças na performance do outro caráter no mesmo sentido e na mesma magnitude.

As estimativas dos coeficientes de correlação fenotípica e genética entre o caráter PG e os demais caracteres foram altamente significativas ($P \leq 0,01$) para todas as combinações, com exceção das combinações com o caráter número de fileiras por espiga (NF), para $\hat{r}_{\bar{F}}$ e $\hat{r}_G$, e com número de ramificações do pendão (RP), para $\hat{r}_{\bar{F}}$. Foram constatadas magnitudes intermediárias da $\hat{r}_{\bar{F}}$ e da $\hat{r}_G$ do caráter PG com os caracteres PROL ($\hat{r}_{\bar{F}} = 0,61$ e $\hat{r}_G = 0,69$), NGF ($\hat{r}_{\bar{F}} = 0,40$ e $\hat{r}_G = 0,64$), AP ($\hat{r}_{\bar{F}} = 0,42$ e $\hat{r}_G = 0,58$), AE ($\hat{r}_{\bar{F}} = 0,40$ e $\hat{r}_G = 0,54$), FF ($\hat{r}_{\bar{F}} = -0,56$ e $\hat{r}_G = -0,64$) e FM ($\hat{r}_{\bar{F}} = -0,54$ e $\hat{r}_G = -0,61$) e de baixas magnitudes com os caracteres P500 ($\hat{r}_{\bar{F}} = 0,19$ e $\hat{r}_G = 0,31$), RP ($\hat{r}_{\bar{F}} = 0,09$ e $\hat{r}_G = 0,19$), SG ($\hat{r}_{\bar{F}} = -0,22$ e $\hat{r}_G = -0,26$). Portanto, os caracteres mais geneticamente correlacionados com PG foram PROL, NGF, AP, AE, FF e FM (Tabela 12). Estimativas de magnitudes similares foram reportadas para PG com NGF, AP, AE, FF e FM (Silva et al. 2004; Câmara et al. 2007; Sabadin et al. 2008) e de magnitude superior com PROL (Câmara et al. 2007; Sabadin et al. 2008).

As estimativas dos coeficientes de correlação fenotípica e genética para o caráter PROL com os demais caracteres foram significativas ($P \leq 0,05$) ou altamente significativas ($P \leq 0,01$) para a maior parte combinações, com exceção da combinação com o caráter P500, para $\hat{r}_{\bar{F}}$ e $\hat{r}_G$, e com os caracteres SG e RP, para $\hat{r}_G$. Foram constatados valores da $\hat{r}_G$ de magnitudes intermediárias entre PROL com os caracteres NGF (0,41), AP (0,41), AE (0,48), FF (-0,49) e FM (-0,41) e de baixa magnitude entre PROL e o caráter NF (-0,21) (Tabela 12). Dessa forma, os caracteres que foram geneticamente mais correlacionados com PROL foram NGF, AP, AE, FF e FM.

As estimativas dos coeficientes de correlações aditiva ($\hat{r}_A$) e de dominância ($\hat{r}_D$) diferiram de zero para maior parte das combinações entre caracteres. Contudo, assim como observado para $\hat{r}_{\bar{F}}$ e $\hat{r}_G$, uma proporção substancial das 55 combinações possíveis entre caracteres não diferiu de zero, perfazendo 33,27% (18) dos coeficientes de $\hat{r}_A$ e 40% (22) dos coeficientes de $\hat{r}_D$. Dentre as $\hat{r}_A$'s que diferiram de zero, 5,4% (2) apresentaram magnitudes altas ($\hat{r} > |0,70|$), 48,6% (18) apresentaram magnitudes medianas ($|0,40| \leq \hat{r} \leq |0,70|$) e 46% (17) apresentaram baixas magnitudes ($\hat{r} < |0,40|$). Já dentre as $\hat{r}_D$'s que diferiram de zero, 39,4% (13) apresentaram magnitudes altas, 51,5% (17) apresentaram magnitudes medianas e 9,1% (3) apresentaram baixas magnitudes (Tabela 13).

De forma geral, enquanto as $\hat{r}_A$'s apresentaram valores médios e baixos, as $\hat{r}_D$'s apresentaram valores altos e médios, sugerindo maior correlação genética de dominância para a maior parte das combinações entre caracteres, excetuando-se as combinações com P500 que apresentaram valores maiores da $\hat{r}_A$ em relação à $\hat{r}_D$ (Tabela 13). Liu et al. (2007) sugeriram que correlações aditivas mais elevadas permitem a seleção de caracteres correlacionados em linhagens, enquanto correlações de dominância mais elevadas devem ser exploradas para o melhoramento de caracteres correlacionados em híbridos.

As redes de correlações apresentaram ligações relativamente estáveis entre a maioria dos caracteres. A rede das $\hat{r}_G$'s apresentou padrão semelhante à rede das $\hat{r}_F$'s, contudo a espessura das linhas foram, em geral, maiores indicando maiores valores absolutos das estimativas. A rede das $\hat{r}_A$'s também apresentou comportamento semelhante à rede das $\hat{r}_D$'s, porém os caracteres foram posicionados mais distantes uns dos outros e com linhas de menor espessura, devido as menores magnitudes das $\hat{r}_A$'s em relação às $\hat{r}_D$'s. De modo geral, as associações mais fortes foram observadas entre os caracteres PG, PROL, NGF, AP, AE, FF e FM, enquanto os demais caracteres apresentaram fracas associações (Figura 1).

O conhecimento das correlações genéticas entre caracteres é de grande importância nos trabalhos de melhoramento, pois, com base em respostas correlacionadas, a seleção indireta pode levar a progressos mais rápidos que a seleção direta para o caráter desejado, principalmente se este apresentar dificuldades para medição e identificação ou baixa herdabilidade (Câmara et al. 2007). Apesar das $\hat{r}_F$'s e $\hat{r}_G$'s diferirem de zero para maior parte das combinações entre caracteres, o predomínio de estimativas baixa magnitude pode ser resultado do elevado número de ambientes e progênes avaliadas. Câmara et al. (2007) relataram que o elevado número de graus de liberdade da análise, devido ao grande número de ambientes (sete a nove) e de progênes avaliadas (256), permitiu detectar $\hat{r}_F$'s significativas e de baixa magnitude (até 0,13), devendo estas, portanto, ser interpretadas com cautela.

Valores elevados de correlação sugerem presença de pleiotropia, caracterizada pelo controle genético de vários caracteres por um mesmo loco, ou de desequilíbrio de ligação, caracterizado pela presença de genes situados em regiões próximas num mesmo cromossomo que tendem a ser transmitidos conjuntamente (Bernardo 2010). Falconer e Mackay (1996) ressaltam que as associações entre caracteres devido ao desequilíbrio de ligação são perdidas ao longo dos ciclos de cruzamento. Como as estimativas obtidas no presente trabalho são referentes a progênes derivadas do cruzamento entre linhagens endogâmicas, susceptíveis à presença de desequilíbrio de ligação, a seleção indireta para caracteres correlacionados pode não promover os ganhos com seleção esperados assumindo a pleiotropia como única causa das correlações observadas.

A obtenção de cultivares de milho de alta produtividade é uma das principais demandas dos programas de melhoramento genético e, devido à complexidade do caráter produção de grãos (Hallauer et al. 2010), a identificação de caracteres correlacionados e de elevada herdabilidade podem auxiliar programas de melhoramento a responder por essa demanda através de seleção indireta. Contudo, Hallauer et al. (2010) salientam que o método mais efetivo para seleção de caracteres complexos como PG continua sendo a seleção direta, embora o conhecimento das correlações seja importante para o desenvolvimento de genótipos fisiologicamente mais eficientes na expressão da produção.

No presente trabalho, o caráter PG apresentou as maiores correlações positivas com os caracteres PROL, NGF, AP, AE, e negativas com FF e FM. As correlações positivas entre PG com PROL e NGF indicam que a seleção para plantas prolíficas e com maior número de grãos por fileira afeta positivamente a produção de grãos (Li et al. 2010; Maphumulo et al. 2015). Da mesma forma, a correlação positiva entre PG e AP indica que a seleção de plantas mais altas contribui para o aumento do potencial produtivo da cultura. Contudo, a seleção de plantas altas pode acarretar em perdas de produtividade devido a maior susceptibilidade ao quebramento e ao acamamento (Maphumulo et al. 2015). Portanto, apesar da correlação significativa, a utilização dos caracteres AP e AE não seria a mais indicada para seleção de genótipos mais produtivos. De acordo com Barros et al. (2010), correlações negativas entre produção de grãos e dias para florescimento, assim como as observadas no presente trabalho, indicam que condições ambientais adversas levam ao aumento de dias para o florescimento e perda da produtividade. Sob outra perspectiva, Trachsel et al. (2017) sugerem que a correlação negativa entre PG e FM possibilita a seleção para produtividade e precocidade, características desejáveis em programas de melhoramento.

A prolificidade tem sido associada à maior tolerância a estresses hídricos e aos danos causados por insetos ou doenças e à maior eficiência fotossintética, uma vez que amplia o movimento dos fotoassimilados das áreas foliares para os órgãos de reserva (Lonnquist e Peterson 1967; Campos et al. 2006). De acordo com Souza Júnior et al. (2010), devido à elevada probabilidade de ocorrência de estresse hídrico durante o cultivo de milho em regiões tropicais, a prolificidade deve ser considerada um caráter importante nos programas de melhoramento para essas regiões.

Os resultados sugerem que, considerando maior facilidade de avaliação do caráter PROL, é possível aumentar a precocidade e manter ou reduzir o intervalo entre florescimentos, característica desejável para tolerância a estresses hídricos, por meio da seleção para prolificidade. Contudo a correlação positiva observada tanto do caráter PROL quanto do caráter PG com os

caracteres de estatura de planta (AE e AP) não são desejáveis, visto que aumentam a probabilidade de plantas mais altas acamarem ou quebrarem (Tabela 12).

Pavličev e Cheverud (2015) relataram que a interação entre locos pleiotrópicos e ambientes pode alterar os efeitos genéticos dos caracteres de acordo com o ambiente, resultando em diferenças nas covariâncias entre caracteres e consequente alterações nas correlações genéticas em diferentes ambientes. Nesse sentido, apesar dos caracteres PROL, NGF, AP, AE, FF e FM apresentarem elevadas estimativas de correlação com a PG, de dos caracteres NGF, AP, AE, FF e FM apresentarem elevadas estimativas de correlação com PROL, a interação progênie x ambientes se apresentou como um componente importante da variância fenotípica desses caracteres (ANEXOS F e G), evidenciando que para utilização desses caracteres na seleção indireta visando melhorar a produção de grãos, a escolha dos ambientes é um fator muito importante para maximizar os ganhos genéticos.

Tabela 12. Tabela 12 - Valores e significâncias das estimativas dos coeficientes de correlação genética ($\hat{r}_G$), acima da diagonal, e fenotípica ($\hat{r}_F$), abaixo da diagonal, entre os caracteres analisados

Caráter	PG	PROL	NF	NGF	P500	AP	AE	FF	FM	RP	SG
PG	-	0,69**	0,08 ^{ns}	0,64**	0,31**	0,58**	0,54**	-0,64**	-0,61**	0,19**	-0,26**
PROL	0,61**	-	-0,21**	0,41**	-0,02 ^{ns}	0,41**	0,45**	-0,49**	-0,41**	-0,11 ^{ns}	0,12 ^{ns}
NF	0,08 ^{ns}	-0,17**	-	-0,05 ^{ns}	-0,33**	0,06 ^{ns}	0,12 ^{ns}	0,02 ^{ns}	-0,04 ^{ns}	0,32**	-0,07 ^{ns}
NGF	0,40**	0,23**	-0,07 ^{ns}	-	0,19**	0,44**	0,48**	-0,31**	-0,36**	0,10 ^{ns}	-0,11 ^{ns}
P500	0,19**	-0,04 ^{ns}	-0,36**	-0,15*	-	0,07 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,09 ^{ns}	-0,09 ^{ns}	-0,05 ^{ns}	-0,51**
AP	0,42**	0,26**	0,04 ^{ns}	0,22**	0,17*	-	0,89**	-0,20**	-0,10 ^{ns}	0,02 ^{ns}	0,04 ^{ns}
AE	0,40**	0,30**	0,11 ^{ns}	0,28**	0,09 ^{ns}	0,85**	-	-0,17*	-0,09 ^{ns}	0,17**	-0,01 ^{ns}
FF	-0,56**	-0,38**	0,01 ^{ns}	-0,20**	-0,19**	-0,11 ^{ns}	-0,09 ^{ns}	-	0,95**	0,00 ^{ns}	-0,39**
FM	-0,54**	-0,31**	-0,04 ^{ns}	-0,25**	-0,18**	-0,03 ^{ns}	-0,01 ^{ns}	0,90**	-	-0,31**	-0,26**
RP	0,09 ^{ns}	-0,13*	0,33**	0,19**	-0,01 ^{ns}	0,07 ^{ns}	0,22**	-0,02 ^{ns}	-0,35**	-	-0,19*
SG	-0,22**	0,16*	-0,03 ^{ns}	-0,03 ^{ns}	-0,39**	0,09 ^{ns}	0,03 ^{ns}	-0,27**	-0,17**	-0,13*	-

^{ns}, * e ** não significativo a 5% e 1% de probabilidade pelo teste *t*, respectivamente. PG: produção de grãos (t ha⁻¹). PROL: prolificidade (espigas planta⁻¹); NF: número médio de fileiras por espiga; NGF: número médio de grãos por fileira na espiga; P500: peso de 500 grãos (gramas); AP: altura de planta (cm); AE: altura de espiga (cm); FF: florescimento feminino (dias); FM: florescimento masculino (dias); RP: número de ramificações do pendão; SG: *stay green* (notas).

Tabela 13. Valores e significâncias das estimativas dos coeficientes de correlação genética aditiva ($\hat{r}_A$), acima da diagonal, e de dominância ($\hat{r}_D$), abaixo da diagonal, entre os caracteres analisados

Caráter	PG	PROL	NF	NGF	P500	AP	AE	FF	FM	RP	SG
PG	-	0,65**	0,07 ^{ns}	0,49**	0,15*	0,48**	0,46**	-0,63**	-0,62**	0,09 ^{ns}	-0,15 ^{ns}
PROL	0,81**	-	-0,24**	0,32**	-0,06 ^{ns}	0,34**	0,40**	-0,48**	-0,39**	-0,20**	0,34**
NF	0,16 ^{ns}	0,01 ^{ns}	-	-0,09 ^{ns}	-0,46**	0,04 ^{ns}	0,12 ^{ns}	0,03 ^{ns}	-0,02 ^{ns}	0,11 ^{ns}	-0,08 ^{ns}
NGF	0,84**	0,69**	0,16 ^{ns}	-	-0,19**	0,28**	0,36**	-0,21**	-0,30**	0,60**	-0,04 ^{ns}
P500	0,78**	0,56**	-0,09 ^{ns}	0,55**	-	0,61**	0,63**	-0,70**	-0,65**	0,38**	-0,49**
AP	0,80**	0,69**	0,17 ^{ns}	0,86**	0,07 ^{ns}	-	0,87**	-0,11 ^{ns}	-0,02 ^{ns}	0,60**	0,14 ^{ns}
AE	0,78**	0,65**	0,14 ^{ns}	0,86**	-0,02 ^{ns}	0,96**	-	-0,09 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,57**	0,04 ^{ns}
FF	-0,88**	-0,59**	-0,12 ^{ns}	-0,73**	-0,11 ^{ns}	-0,62**	-0,63**	-	0,95**	-0,39**	-0,48**
FM	-0,76**	-0,51**	-0,18 ^{ns}	-0,63**	-0,10 ^{ns}	-0,51**	-0,53**	0,95**	-	-0,26**	-0,30**
RP	0,58**	0,44**	0,35**	0,10 ^{ns}	-0,07 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,17 ^{ns}	0,03 ^{ns}	-0,43**	-	-0,19*
SG	-0,61**	-0,81**	-0,05 ^{ns}	-0,34*	-0,69**	-0,36*	-0,28 ^{ns}	0,11 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,16 ^{ns}	-

^{ns}, * e ** não significativo a 5% e 1% de probabilidade pelo teste *t*, respectivamente. PG: produção de grãos (t ha⁻¹). PROL: prolificidade (espigas planta⁻¹); NF: número médio de fileiras por espiga; NGF: número médio de grãos por fileira na espiga; P500: peso de 500 grãos (gramas); AP: altura de planta (cm); AE: altura de espiga (cm); FF: florescimento feminino (dias); FM: florescimento masculino (dias); RP: número de ramificações do pendão; SG: *stay green* (notas).

Figural - Redes de correlações ponderadas dos coeficientes de correlação (a) fenotípica ($\hat{r}_F$), (b) genética ($\hat{r}_G$), (c) aditiva ($\hat{r}_A$) e (d) de dominância ($\hat{r}_D$), entre os caracteres produção de grãos (PG); componentes de produção: prolificidade (PRO), número de fileiras por espiga (NF), número de grãos por fileira (NGF) e peso de 500 grãos (P500); caracteres de estatura: altura de planta (AP), altura de espiga (AE); caracteres de florescimento: florescimento feminino (FF); florescimento masculino (FM); número de ramificações do pendão (RP) e *stay green* (SG)

3.3.4. Mapeamento de QTL para múltiplos caracteres

Assim como o trabalho desenvolvido por Hall et al. (2006), o presente trabalho considerou QTL pleiotrópicos como regiões genômicas associadas à expressão de dois ou mais caracteres. Essas regiões podem conter tanto genes específicos para cada caráter que, pela proximidade, tendem a ser transmitidos conjuntamente, quanto um único gene responsável pela expressão de mais de um caráter. Essa consideração é pertinente, visto que o mapeamento de QTL utilizando populações em desequilíbrio de ligação dificilmente possibilita a distinção entre genes fortemente ligados de um único gene afetando mais de um caráter, pois cada intervalo do mapa pode conter diversos genes (Mackay 2014).

Foram mapeados 43 QTL pleiotrópicos, todos com efeitos genéticos significativos para dois ou mais caracteres, distribuídos em todos os dez cromossomos do milho. O número de QTL pleiotrópicos identificados em cada cromossomo variou de um (cromossomo 9) a oito (cromossomo 1), com maior concentração de QTL pleiotrópicos nos cromossomos 1, 2 e 6, nos quais estão localizados 48,84% (21) dos QTL mapeados (Tabela 14). Como foram utilizadas as médias ajustadas dos caracteres considerando todos os ambientes de avaliação, supõe-se que todos os QTL pleiotrópicos identificados sejam estáveis entre os ambientes considerados. Para a mesma população utilizada no presente estudo, Belicuas (2009) observou a ocorrência de QTL para diversos caracteres em regiões coincidentes com a finalidade de fazer inferências sobre a existência de QTL pleiotrópicos. O autor relatou 58 regiões genômicas que apresentaram coincidência entre as posições dos QTL mapeados para os diferentes caracteres avaliados e, de modo semelhante ao aqui reportado, houve maior concentração de QTL coincidentes nos cromossomos 1, 2 e 3 e menor concentração no cromossomo 9.

Dentre os QTL pleiotrópicos mapeados, os que atuaram em um maior número de caracteres foram: *Qconj6f*, que está relacionado à nove caracteres e os *Qconj1c*, *Qconj1e*, *Qconj7b*, *Qconj7c*, *Qconj8c*, *Qconj9a* e *Qconj10d*, os quais controlam oito caracteres. Considerando os caracteres PG e seus componentes, todos os QTL envolvendo PG controlam também, ao menos, um componente de produção. A maior parte dos QTL foram pleiotrópicos para três caracteres e, apenas dois QTL, *Qconj6f* e *Qconj7b*, foram pleiotrópicos para todos os cinco caracteres.

Considerando cada caráter, foram mapeados 25 QTL para PG, 14 para PROL, 22 para P500, 16 para NF, 20 para NGF, 28 para AP, 21 para AE, 22 para FF, 20 para FM, 19 para RP e 10 para SG. A variância fenotípica explicada pelos QTL variou de 0,01% a 12,50%, com predomínio de QTL de baixa magnitude para todos os caracteres, sendo que 94% dos QTL mapeados explicaram menos de 2% da variação fenotípica (Tabela 14). De acordo com Sabadin

(2008), situações de elevada interação com ambientes, como a observada no presente trabalho (ANEXOS F e G), implicam na redução do número de QTL mapeados e QTL que explicam pouco da variação fenotípica. Ainda, como o modelo permite mapear apenas um QTL por intervalo, QTL num mesmo intervalo com efeitos genéticos de sinais opostos podem ter seus efeitos cancelados ou reduzidos e, dessa forma, não virem a ser mapeados ou ainda serem mapeados como um único QTL de pequeno efeito.

Para o caráter PG, dos 25 QTL mapeados, 13 apresentaram efeitos aditivos (*a*) positivos e 12 apresentaram efeitos aditivos negativos, indicando que ambas as linhagens genitoras contribuíram com alelos favoráveis para o aumento da expressão do caráter. Para os demais caracteres, os efeitos aditivos foram predominantemente positivos para PROL, P500, FM e SG, negativos para NF, NGF e FF, e tanto positivos quanto negativos para AP, AE e RP (Tabela 14). Tais resultados indicam que, enquanto a linhagem L-14-04B forneceu a maior parte dos alelos que contribuíram para o aumento da prolificidade, peso de grãos e dias para o florescimento masculino, a linhagem L-05-08F contribuiu com a maioria dos alelos responsáveis pelo aumento do número de fileiras, número de grãos por fileira e dias para o florescimento feminino e *stay green* e que ambas as linhagens genitoras contribuíram de forma semelhante com alelos favoráveis, em relação ao aumento da expressão dos caracteres AP, AE e RP. De forma geral, os sinais dos efeitos aditivos corroboram com as médias obtidas nos cruzamentos (ANEXOS F e G). Contudo, as progênes RCL-14-04B apresentaram maiores médias de PG em relação às progênes RCL-08-05F, enquanto as progênes RCL-08-5F apresentaram maiores médias de FM e RP.

Quanto aos sinais dos efeitos de dominância (*d*), houve predomínio de valores positivos (80,4%) para PG, evidenciando que esses efeitos são unidirecionais (Tabela 14). Para os demais caracteres foram observados efeitos de dominância com sinal positivo e negativo em proporções similares, mostrando que para esses caracteres estes efeitos não são unidirecionais. Enquanto os efeitos unidirecionais explicaram elevada heterose e depressão por endogamia para PG, a ausência de direção dos efeitos de dominância indicou depressão de endogamia e heterose de baixas magnitudes para os demais caracteres (Lima et al. 2006; Frascaroli et al. 2007; Larièpe et al. 2012; Belícuas et al. 2014).

Em relação aos graus de dominância, os QTL mapeados apresentaram todos os tipos de ação gênica, com predomínio de QTL de ação de sobredominância para a maior parte dos caracteres, com exceção do caráter PROL que apresentou maior número de QTL de dominância completa, e dos caracteres NGF e RP que apresentaram predominância de QTL de dominância parcial. A sobredominância como grau de dominância para a maioria dos QTL não era esperado,

visto que as estimativas da variância aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$) foram superiores às estimativas da variância dominante ($\hat{\sigma}_D^2$) para todos os caracteres, exceto para PG (ANEXO H).

De forma geral, a quantidade de QTL pleiotrópicos para combinações entre caracteres dois a dois (Tabela 15) não foi consistente com as magnitudes das correlações observadas (Tabelas 12 e 13). Considerando os caracteres que apresentaram correlações mais elevadas com PG, os caracteres PROL, NGF, AE e FM, o número de QTL mapeados simultaneamente para dois caracteres variou de 10 (PROL) a 21 (AP) (Tabela 15). Embora PG e PROL tenham apresentado a maior correlação genética ($\hat{r}_G = 0,69$), foram mapeados apenas 10 QTL pleiotrópicos, enquanto para combinações PG com AP e PG com AE, em que as magnitudes das correlações foram menores ($\hat{r}_G = 0,58$ e $\hat{r}_G = 0,54$, respectivamente), foram mapeados 21 e 19 QTL pleiotrópicos, respectivamente. Ainda, apesar de o caráter PG ter apresentado correlações baixas com os caracteres NF, P500, RP e SG, também foram mapeados diversos QTL pleiotrópicos, variando de nove (SG) a quinze (P500).

Para os caracteres que apresentaram correlações genéticas mais elevadas com PROL, os caracteres NGF, AP, AE, FF e FM, o número de QTL mapeados simultaneamente para dois caracteres variou de sete (FM) a dez (AP e NGF) (Tabela 15). Para as combinações de PROL com os demais caracteres, em que foram constatados valores da $\hat{r}_G$ de baixa magnitude ou não diferentes de zero, o número de QTL pleiotrópicos variou de um (SG) a sete (P500). Portanto, para as combinações entre PROL e os demais caracteres, houve concordância entre as magnitudes das correlações e o número de QTL pleiotrópicos mapeados.

Para as combinações entre os caracteres em que foram observados os maiores valores de correlações genéticas, entre AP e AE ($\hat{r}_G = 0,89$) e entre FF e FM ($\hat{r}_G = 0,95$), foram mapeados 19 e 16 QTL pleiotrópicos, respectivamente. Portanto, a maior parte dos QTL mapeados para cada caráter individualmente foi mapeada para ambos os caracteres correlacionados (Tabela 15). Os caracteres NF, P500, RP e SG, que apresentaram fracas associações entre si e com os demais caracteres (Figura 1), apresentaram, de forma geral, maior número de QTL pleiotrópicos com PG, variando de 9 QTL (PG e SG) à 15 QTL (PG e P500).

Embora o presente trabalho tenha mapeado 43 QTL, a maioria (51,17%) dos QTL foram pleiotrópicos para até cinco caracteres, não havendo QTL pleiotrópicos para todos os onze caracteres. Assim como diversos estudos recentes (Stearns 2010), tais resultados fornecem indícios da ocorrência de pleiotropia modular. Sob o modelo de pleiotropia modular, os efeitos pleiotrópicos são frequentemente restritos a conjuntos de caracteres relacionados, enquanto que sob o modelo de pleiotropia universal, a maioria dos locos são pleiotrópicos sobre uma variedade de caracteres (Welch et al. 2003).

Estimativas de GD indicando sobredominância para a maioria dos QTL mapeados não são esperadas, porém, são passíveis de ocorrer. Considerando o desequilíbrio de ligação presente na população, QTL com efeitos de sobredominância podem ser resultado de vários QTL ligados resultando em uma pseudo-sobredominância (Lima et al. 2006). Ainda, as estimativas obtidas pelo método de mapeamento empregado neste estudo (mCIM) pode apresentar vieses, visto que o método considera apenas um QTL por intervalo. Assim dois ou mais QTL ligados e presentes no mesmo intervalo, com dominância parcial ou completa, podem apresentar um efeito total equivalente ao da sobredominância (Lu et al. 2003). Nesse sentido, a elevação da saturação do mapa nas regiões onde QTL com efeitos de sobredominância estiveram presentes, poderia melhorar a estimativa do grau médio de dominância.

No melhoramento genético, a inferência acerca dos efeitos pleiotrópicos em estudos de QTL normalmente é realizada empregando-se uma análise subjetiva de coincidência de posição de QTL ou de intervalo de LOD (Balestre et al. 2012). Em trabalho de revisão, Gardner e Latta (2007) observaram que caracteres correlacionados compartilham uma proporção maior de QTL quando comparados com caracteres não correlacionados e, que a quantidade de QTL compartilhados se eleva com o aumento da correlação entre caracteres. No entanto, apesar de diversos trabalhos reportarem maior número de QTL congruentes entre caracteres que são altamente correlacionados, existem trabalhos na literatura evidenciando que, mesmo para caracteres que apresentam alta correlação entre si, o número de QTL congruentes apresenta grande variação (Belicuas 2009; Chaves 2013).

Embora elevadas estimativas de correlação genética sugiram a presença de pleiotropia, a ausência de correlação não implica em ausência de pleiotropia, uma vez que diferentes locos pleiotrópicos podem resultar em covariâncias positivas ou negativas entre caracteres, as quais podem se anular (Baatz e Wagner 1997; Pavlicev e Hansen 2011). Isso poderia explicar a ocorrência de elevada proporção de QTL pleiotrópicos entre caracteres como PG e P500, que apesar de apresentar baixa estimativa de correlação genética, compartilharam 15 QTL. Os resultados também contrariam Wallace et al. (2014), os quais reportaram que, em milho, os efeitos pleiotrópicos estariam confinados apenas caracteres muito correlacionados como caracteres de florescimento.

Ainda, a falta de correspondência entre os valores de correlação entre caracteres e o número de QTL pleiotrópicos pode ser devida ao método de mapeamento empregado, que permite mapear apenas um QTL por intervalo. Um QTL num mesmo intervalo com efeitos genéticos com sinais opostos podem ter seus efeitos cancelados ou reduzidos e, dessa forma, não virem a ser mapeados ou mesmo serem mapeados como um único QTL de pequeno efeito. Nesse sentido, a utilização de um mapa genético mais saturado, com adição de marcadores, poderia auxiliar a

distinção entre a verdadeira pleiotropia e locos ligados e, possivelmente, aumentar a correspondência entre os resultados observados pelas correlações e pelo mapeamento.

Em geral, os QTL pleiotrópicos apresentaram magnitudes diferentes e graus de dominância distintos, para cada caráter. Balestre et al. (2012), analisando a ocorrência de pleiotropia para produção de grãos e seus componentes em milho, reportaram grande número de QTL pleiotrópicos e que tais QTL tendem a ter efeitos genéticos distintos entre os caracteres, podendo apresentar efeitos pleiotrópicos aditivos para determinados caracteres e de dominância para outros. De acordo com os autores, a pleiotropia de QTL não necessariamente significaria pleiotropia das interações alélicas e, sendo assim, a ampla distribuição dos efeitos pleiotrópicos não restringiria os ganhos com o melhoramento genético, visto que a existência de QTL pleiotrópicos não implica que tais QTL tenham efeitos sempre na mesma direção e magnitude e, dessa forma, é possível praticar a seleção dos caracteres tanto na mesma direção quanto para direções opostas.

Apesar de diversos autores terem relatado a possibilidade de uso de informações sobre QTL pleiotrópicos em programas de seleção assistida por marcadores (SAM) (Li et al. 2007; Pushpendra et al. 2007; Sabadin 2008; Santos et al. 2013), as diferentes magnitudes e graus de dominância que os QTL apresentaram para cada caráter no presente trabalho sugerem que a implementação dessas informações na construção de índices de seleção para SAM é um desafio, pois cada QTL contribui de forma muito variada para performance de cada caráter.

Tabela 14. QTL, localização, valores do teste da razão de verossimilhança (TRV) o efeito do QTL na análise conjunta e respectivos efeitos genéticos aditivos (a) e de dominância (d), graus de dominância (GD), tipo de interação alélica e proporções das variâncias fenotípicas ($R_F^2\%$) explicadas pelos QTL utilizando o modelo mCIM para a combinação de todos os onze caracteres avaliados

QTL	Localização			TRV		a	d	GD	Tipo ^c	$R_F^2\%$
	Bin	Marcadores	Posição(cM) ^b							
<i>Qconj1a</i>	1.00/1.00	umc1177-umc1106	13,14	45,6	PG	0,11	0,16	1,4	SD	0,82
					PROL	0,03	0,03	1,03	DC	5,26
					NGF	-0,2	0,18	0,92	DC	0,69
					AP	-0,78	0,8	1,03	DC	0,39
					FF	0,09	-0,11	1,3	SD	0,21
					FM	0,1	-0,12	1,15	DC	0,34
<i>Qconj1b</i>	1.00/1.02	umc1106-bnlgl627	39,32	41,6	P500	-0,14	0,48	3,48	SD	0,04
					FF	0,01	-0,02	1,19	DC	0,00
					FM	0,01	-0,03	2,56	SD	0,01
					RP	0,11	-0,12	1,12	DC	0,17
<i>Qconj1c</i>	1.02/1.03	bnlg1083-umc1021	61,62	65,9	PG	0,05	0,02	0,47	DP	0,09
					NF	0,01	0,05	43,9	SD	0,08
					P500	0,22	-0,23	1,02	DC	0,02
					AP	-0,42	0,23	0,53	DP	0,09
					FF	0,01	-0,02	1,19	DC	0,00
					FM	0,04	-0,06	1,47	SD	0,07
					RP	0,17	0,17	1,03	SD	0,38
					SG	0,01	-0,01	1,32	SD	0,13
<i>Qconj1d</i>	1.05/1.05	umc1601-umc1601	127,96	39,0	NF	0,01	-0,06	35,6	SD	0,11
					AP	-0,5	0,39	0,79	DP	0,14
					AE	-0,36	0,28	0,77	DP	0,14
<i>Qconj1e</i>	1.06/1.06	bnlg1598-umc1035	174,61	102,2	PG	0,04	0,05	1,42	SD	0,09
					NGF	-0,08	0,08	0,97	DC	0,12
					P500	0,6	-0,7	1,17	DC	0,19
					AP	-0,79	0,47	0,59	DP	0,31
					AE	-0,63	0,58	0,92	DC	0,46
					FM	0,12	-0,06	0,5	DP	2,53
					RP	0,07	-0,05	0,7	DP	0,05
					SG	0,03	-0,04	1,46	SD	1,42
<i>Qconj1f</i>	1.06/1.07	umc1035-bnlgl0615	192,71	61,5	PG	0,1	0,09	0,84	DC	0,46
					NGF	-0,08	0,15	1,81	SD	0,22
					P500	0,26	-0,25	0,97	DC	0,03
					AP	-0,28	0,02	0,08	A	0,03
					AE	-0,36	0,36	1	DC	0,16
					FF	0,24	-0,19	0,8	DP	1,10
					FM	0,27	-0,18	0,64	DP	1,75

Tabela 14. QTL, localização, valores do teste da razão de verossimilhança (TRV) o efeito do QTL na análise conjunta e respectivos efeitos genéticos aditivos (a) e de dominância (d), graus de dominância (GD), tipo de interação alélica e proporções das variâncias fenotípicas ($R_F^2\%$) explicadas pelos QTL utilizando o modelo mCIM para a combinação de todos os onze caracteres avaliados

QTL	Localização			TRV		a	d	GD	Tipo ^c	$R_F^2\%$
	Bin	Marcadores	Posição(cM) ^b							
<i>Qconj1g</i>	1.08/1.09	phi0037-umc1431	258,55	56,2	PG	-0,05	0,02	0,42	DP	0,09
					NGF	0,06	-0,04	0,7	DP	0,05
					P500	0,66	-0,57	0,87	DC	0,19
					AP	0,2	-0,24	1,21	SD	0,03
					AE	0,12	-0,15	1,23	SD	0,02
<i>Qconj1b</i>	1.11/1.11	umc1630-umc1630	307,69	36,7	P500	-0,04	-0,36	9,73	SD	0,02
					RP	0,21	-0,30	1,44	SD	0,79
<i>Qconj2a</i>	2.02/2.02	umc1934-bnlg2277	29,08	40,1	NF	0,01	0,07	165	SD	0,15
					AP	-0,43	0,58	1,34	SD	0,15
					FM	0,14	-0,04	0,26	DP	0,40
<i>Qconj2b</i>	2.03/2.03	umc1776-bnlg2248	45,91	72,7	PROL	0,01	0,01	1,49	SD	0,19
					NF	-0,01	0,01	1,96	SD	0,01
					AP	-0,89	0,92	1,03	DC	0,52
					RP	0,38	-0,35	0,93	DC	1,83
<i>Qconj2c</i>	2.03/2.03	bnlg0381-bnlg0381	72,17	76,9	PG	-0,01	-0,01	1,27	SD	0,01
					RP	0,19	-0,16	0,86	DC	0,43
<i>Qconj2d</i>	2.05/2.06	dupssr21-bnlg1036	113,4	45,4	PG	-0,02	0,03	1,97	SD	0,03
					AP	0,15	-0,23	1,55	SD	0,02
					AE	-0,03	0,17	5,88	SD	0,01
					FF	0,09	-0,02	0,2	A	0,12
					FM	0,05	0,05	1,09	DC	0,07
<i>Qconj2e</i>	2.06/2.07	umc1080-umc2129	167,74	46,3	NGF	-0,22	0,23	1,05	DC	0,92
					P500	0,67	0,02	0,02	A	0,14
<i>Qconj2f</i>	2.07/2.08	umc1560-umc1464	193,51	52,8	NF	-0,05	0,05	0,97	DC	0,23
					P500	0,41	-0,14	0,35	DP	0,06
					AP	-0,31	0,43	1,41	SD	0,08
					FF	-0,1	0,16	1,65	SD	0,33
					FM	-0,09	0,11	1,28	SD	0,28
<i>Qconj3a</i>	3.02/3.02	bnlg1144-bnlg1144	25,96	59,8	PG	0,01	0,1	7,39	SD	0,17
					NF	-0,03	0,03	1,16	DC	0,08
					NGF	-0,22	0,23	1,05	DC	0,92
					AP	-0,47	0,7	1,5	SD	0,20
					AE	-0,31	0,54	1,71	SD	0,20
					SG	0,05	-0,05	0,99	DC	3,13

(continua)

Tabela 14. QTL, localização, valores do teste da razão de verossimilhança (TRV) o efeito do QTL na análise conjunta e respectivos efeitos genéticos aditivos (a) e de dominância (d), graus de dominância (GD), tipo de interação alélica e proporções das variâncias fenotípicas ($R_F^2\%$) explicadas pelos QTL utilizando o modelo mCIM para a combinação de todos os onze caracteres avaliados

QTL	Localização			TRV		a	d	GD	Tipo ^c	$R_F^2\%$
	Bin	Marcadores	Posição(cM) ^b							
<i>Qconj3b</i>	3.05/3.05	mmc0022-mmc0022	86,35	66,1	PG	0,05	0,01	0,3	DP	0,08
					P500	-0,11	-0,2	1,87	SD	0,01
					AP	-0,31	0,41	1,33	SD	0,08
					AE	-0,34	0,45	1,33	SD	0,18
					FF	-0,01	-0,03	2,8	SD	0,01
					FM	0	-0,05	32,12	SD	0,02
					RP	-0,07	0,07	0,97	DC	0,07
<i>Qconj3c</i>	3.07/3.07	umc1690-umc1690	137,6	73,7	PG	-0,09	-0,07	0,77	DP	0,35
					NF	0,08	-0,08	0,98	DC	0,59
					P500	-1,16	1,5	1,29	SD	0,77
					FF	-0,1	-0,02	0,24	DP	0,15
					SG	-0,03	0,02	0,68	DP	0,92
<i>Qconj4a</i>	4.01/4.03	umc1276-umc2082	21,73	40,1	PG	0,14	0,07	0,5	DP	0,73
					PROL	-0,03	-0,03	0,84	DC	5,26
					NGF	-0,17	0,08	0,46	DP	0,39
					P500	-0,5	0,77	1,54	SD	0,17
<i>Qconj4b</i>	4.03/4.05	umc2082-umc1088	48,88	40,3	P500	0,54	0,08	0,15	A	0,09
					AP	-0,09	0,16	1,75	SD	0,01
					FF	0,03	-0,05	1,56	SD	0,03
<i>Qconj4c</i>	4.05/4.06	bnlg0252-bnlg2291	88,83	35,2	SG	0,1	-0,07	0,71	DP	10,37
					RP	-0,15	0,12	0,8	DP	0,26
<i>Qconj4d</i>	4.08/4.08	umc1086-umc1051	132,38	52,5	P500	-0,03	-0,52	15,13	SD	0,04
					RP	-0,28	0,3	1,07	DC	1,09
<i>Qconj5a</i>	5.00/5.00	umc1325-umc1325	28,03	35,6	PROL	0,02	0,02	0,95	DC	2,34
					P500	-0,71	0,8	1,12	DC	0,26
					FF	-0,01	-0,01	0,81	DC	0,01
<i>Qconj5b</i>	5.02/5.02	bnlg1879-bnlg1879	63,12	55,4	PG	-0,09	-0,06	0,69	DP	0,33
					PROL	-0,01	0	0,58	DP	0,40
					NGF	0,08	0,1	1,22	SD	0,14
					AP	0,1	-0,3	2,88	SD	0,02
					AE	0,08	-0,06	0,78	DP	0,01
					FF	-0,03	0,05	1,75	SD	0,03

(continua)

Tabela 14. QTL, localização, valores do teste da razão de verossimilhança (TRV) o efeito do QTL na análise conjunta e respectivos efeitos genéticos aditivos (a) e de dominância (d), graus de dominância (GD), tipo de interação alélica e proporções das variâncias fenotípicas ($R_F^2\%$) explicadas pelos QTL utilizando o modelo mCIM para a combinação de todos os onze caracteres avaliados

QTL	Localização			TRV		a	d	GD	Tipo _c	$R_F^2\%$
	Bin	Marcadores	Posição(cM) ^b							
<i>Qconj3b</i>	3.05/3.05	mmc0022-mmc0022	86,35	66,1	PROL	0,03	0,02	0,91	DC	4,28
					NGF	0,05	0,01	0,21	DP	0,03
					P500	1,11	-1,26	1,13	DC	0,63
					AE	-0,14	0,45	3,29	SD	0,10
					FF	0,09	-0,02	0,2	A	0,12
<i>Qconj5d</i>	5.05/5.05	umc1853-umc1853	170,59	65,8	PG	0,05	0,14	2,96	SD	0,40
					PROL	0,07	0,08	1,05	DC	3,15
					AP	-0,4	0,48	1,2	DC	0,12
					FF	0,2	-0,28	1,37	SD	1,15
					FM	-0,37	0,22	1,01	DC	3,17
					RP	-0,16	0,09	0,59	DP	0,26
<i>Qconj6a</i>	6.00/6.00	umc1023-umc1023	0,01	41,7	NGF	-0,04	-0,15	3,58	SD	0,16
					AP	1,23	-1,15	0,93	DC	0,92
<i>Qconj6b</i>	6.00/6.00	phi0126-phi0126	27,66	43,5	AP	0,8	-0,72	0,9	DC	0,38
					RP	-0,24	0,24	0,24	DP	0,77
<i>Qconj6c</i>	6.01/6.02	bnlg1371-bnlg1600	50,21	37,1	PG	-0,07	-0,04	0,53	DP	0,19
					PROL	0,01	0,02	1,98	SD	1,17
					NGF	0,01	-0,12	169	SD	0,09
					AP	1,06	-0,9	0,85	DC	0,65
					AE	0,69	-0,4	0,58	DP	0,46
					RP	-0,22	0,3	0,3	DP	0,83
					SG	0,02	0,04	2,36	SD	1
<i>Qconj6d</i>	6.02/6.02	umc1006-umc1257	76,41	51,1	PG	-0,03	0,01	0,28	DP	0,03
					NGF	0,00	-0,11	102	SD	0,07
					P500	1,03	-1,19	1,16	DC	0,55
					AP	0,18	0,1	0,55	DP	0,02
					AE	0,07	0,22	3,33	SD	0,02
					FF	-0,13	-0,04	0,3	DP	0,26
					RP	-0,21	0,38	0,38	DP	1,03
<i>Qconj6e</i>	6.04/6.04	umc1614-umc1614	113,19	52,9	PROL	0,04	0,02	0,44	DP	7,01
					NF	0,04	-0,01	0,3	DP	0,10
					NGF	-0,04	0,05	1,14	DC	0,03
					P500	-1,03	1,13	1,09	DC	0,53
					AP	-0,28	0,36	1,31	SD	0,06
					RP	0,16	-0,19	1,24	SD	0,39

Tabela 15. QTL, localização, valores do teste da razão de verossimilhança (TRV) o efeito do QTL na análise conjunta e respectivos efeitos genéticos aditivos (a) e de dominância (d), graus de dominância (GD), tipo de interação alélica e proporções das variâncias fenotípicas ($R_F^2\%$) explicadas pelos QTL utilizando o modelo mCIM para a combinação de todos os onze caracteres avaliados

(continua)										
QTL	Localização			TRV		a	d	GD	Tipo ^c	$R_F^2\%$
	Bin	Marcadores	Posição(cM) ^b							
<i>Qconj6f</i>	6.05/6.06	nc0013-umc1520	153,13	51,3	PG	0,01	0,09	11,9	SD	0,14
					PROL	0,05	-0,03	0,59	DP	11,4
					NF	0,06	0,01	0,07	A	0,22
					NGF	-0,01	0,01	0,6	DP	0,01
					P500	-0,76	0,86	1,14	DC	0,30
					AP	0,2	-0,01	0,06	A	0,02
					AE	-0,04	0,09	2,38	SD	0,01
					FF	0,06	-0,07	1,15	DC	0,09
					FM	0,05	-0,05	0,98	DC	0,07
<i>Qconj7a</i>	7.01/7.01	umc2160-umc2160	31,22	51,9	PG	-0,03	-0,06	1,81	SD	0,09
					PROL	0,01	0,01	0,51	DP	0,58
					P500	0,32	-0,55	1,72	SD	0,08
					AP	0,38	-0,63	1,66	SD	0,14
					AE	0,25	-0,23	0,92	DC	0,07
					FF	0,04	0,02	0,43	DP	0,03
					FM	-0,02	-0,02	5,17	SD	0,01
<i>Qconj7b</i>	7.01/7.01	umc1409-umc1409	61,48	97,5	PG	-0,02	0,05	3,11	SD	0,05
					PROL	0,04	-0,03	0,65	DP	8,00
					NF	0,02	0,07	3,26	SD	0,18
					NGF	0,01	-0,10	7,47	SD	0,06
					P500	0,27	-0,39	1,47	SD	0,05
					AP	-0,03	-0,27	9,66	SD	0,02
					AE	0,09	-0,18	1,94	SD	0,02
					FM	0,03	0,03	0,33	DP	0,03
<i>Qconj7c</i>	7.03/7.03	umc1936-umc1936	126,73	59,3	PG	-0,05	-0,12	2,66	SD	0,32
					NF	0,01	0,05	3,64	SD	0,08
					P500	-0,35	-1,03	2,95	SD	0,20
					AP	-0,52	1,25	2,41	SD	0,45
					AE	0,01	0,45	66,4	SD	0,08
					FF	-0,04	0,07	1,89	SD	0,06
					FM	-0,06	-0,06	1,21	SD	0,11
					SG	0,1	0,1	1,02	DC	12,5

Tabela 14. QTL, localização, valores do teste da razão de verossimilhança (TRV) o efeito do QTL na análise conjunta e respectivos efeitos genéticos aditivos (a) e de dominância (d), graus de dominância (GD), tipo de interação alélica e proporções das variâncias fenotípicas ($R_F^2\%$) explicadas pelos QTL utilizando o modelo mCIM para a combinação de todos os onze caracteres avaliados

QTL	Localização			TRV		a	d	GD	Tipo ^c	$R_F^2\%$
	Bin	Marcadores	Posição(cM) ^b							
<i>Qconj8a</i>	8.02/8.02	phi0119-bnlg1352	32,17	48,0	PROL	0,01	-0,01	1,03	DC	0,58
					NF	-0,05	0,08	1,89	SD	0,35
					NGF	0,04	-0,01	0,2	A	0,02
					AE	-0,05	-0,51	9,48	SD	0,11
					FF	-0,08	0,01	0,01	A	0,09
					FM	-0,08	0,01	0,02	A	0,13
					RP	0,21	-0,11	0,5	DP	0,44
<i>Qconj8b</i>	8.03/8.03	bnlg1863-phi0115	77,32	54,8	PG	0,17	0,1	0,59	DP	1,11
					NF	-0,11	0,07	0,65	DP	0,90
					NGF	-0,15	-0,10	0,66	DP	0,34
					RP	0,24	-0,12	0,49	DP	0,57
<i>Qconj8c</i>	8.05/8.05	bnlg1176-umc2378	107,63	50,0	PG	0,04	0,09	2,54	SD	0,19
					NF	-0,06	0,1	1,72	SD	0,53
					P500	0,56	-0,47	0,84	DC	0,13
					AP	0,71	-0,24	0,33	DP	0,23
					AE	0,36	0,07	0,18	A	0,11
					FF	-0,01	-0,09	11,05	SD	0,06
					FM	0,09	-0,08	0,95	DC	0,22
					SG	0,01	-0,05	16,25	SD	1,04
<i>Qconj8d</i>	8.08/8.09	umc1005-upssr14	180,24	34,6	FF	-0,08	0,13	1,78	SD	0,22
					FM	0,01	0,07	18,49	SD	0,05
					RP	0,2	-0,25	1,27	SD	0,63
<i>Qconj9a</i>	9.02/9.03	umc1893-bnlg0430	59,52	65,6	PG	-0,07	-0,12	1,65	SD	0,40
					P500	0,29	0,38	1,31	SD	0,05
					AP	0,54	-0,4	0,74	DP	0,16
					AE	0,3	-0,21	0,72	DP	0,09
					FF	-0,23	0,21	0,9	DC	1,09
					FM	-0,2	0,24	1,22	SD	1,35
					RP	0,08	0,08	1,1	DC	0,08
					SG	0	-0,02	7,58	SD	0,17
<i>Qconj10a</i>	10.00/10.00	umc2399-umc 2399	0,01	37,2	NGF	-0,08	0,04	0,47	DP	0,08
					FF	-0,16	0,29	1,79	SD	0,99
					SG	-0,01	0	0,19	A	0,08

Tabela 14. QTL, localização, valores do teste da razão de verossimilhança (TRV) o efeito do QTL na análise conjunta e respectivos efeitos genéticos aditivos (a) e de dominância (d), graus de dominância (GD), tipo de interação alélica e proporções das variâncias fenotípicas ($R_F^2\%$) explicadas pelos QTL utilizando o modelo mCIM para a combinação de todos os onze caracteres avaliados

(conclusão)										
QTL ^a	Localização			TRV		a	d	GD	Tipo ^c	$R_F^2\%$
	Bin	Marcadores	Posição(cM) ^b							
<i>Qconj10b</i>	10.02/10.02	umc2069-umc2069	75,46	41,8	PG	0,01	0,02	1,3	SD	0,01
					NF	-0,09	0,08	0,93	DC	0,70
					AP	0,41	-0,67	1,65	SD	0,17
					AE	0,44	-0,64	1,45	SD	0,33
<i>Qconj10c</i>	10.05/10.05	umc1506-umc1506	132,21	55,3	PG	0,09	0,1	1,09	DC	0,43
					NF	-0,04	0,01	0,09	A	0,10
					AP	-0,25	0,59	2,4	SD	0,10
					AE	-0,38	0,7	1,83	SD	0,32
					RP	0,08	0,08	1,1	DC	0,08
<i>Qconj10d</i>	10.05/10.07	umc1506-umc1569	149,74	88,9	PG	0,09	0,1	1,09	DC	0,43
					PROL	-0,01	-0,01	1	DC	0,58
					NGF	-0,21	-0,15	0,72	DP	0,68
					AP	-0,59	0,63	1,01	DC	0,23
					AE	-0,25	0,32	1,24	SD	0,09
					FF	-0,04	0,09	2,04	SD	0,08
					FM	-0,04	0,11	2,59	SD	0,15
					RP	-0,15	0,07	0,46	DP	0,22

^a Nome do QTL mapeado na análise conjunta (conj), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e da letra discriminando os QTL mapeados em um mesmo cromossomo; ^b Distância, em cM, do primeiro marcador do cromossomo até o QTL; ^c A – Aditiva, DP – Dominância parcial, DC – Dominância completa, SD – Sobredominância. PG, PROL, NF, NGF, P500, AP, AE, FF, FM, RP e SG referem-se à produção de grãos, prolificidade, número de fileiras na espiga, número de grãos por fileira, altura de planta, altura de espiga, peso de 500 grãos, florescimento feminino, florescimento masculino, número de ramificações do pendão e *stay green*, respectivamente.

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

Caráter ^a	PG	PROL	NF	NGF	P500	AP	AE	FF	FM	RP	SG
PG	-	10	10	14	15	21	19	17	15	11	9
PROL		-	5	10	7	10	8	9	7	5	1
NF			-	6	7	12	9	7	8	6	5
NGF				-	10	13	11	9	7	6	4
P500					-	15	12	14	13	7	5
AP						-	19	16	16	12	7
AE							-	13	12	7	6
FF								-	16	9	4
FM									-	9	5
RP										-	5
SG											-

^aPG: produção de grãos (t ha⁻¹). PROL: prolificidade (espigas planta⁻¹); NF: número médio de fileiras por espiga; NGF: número médio de grãos por fileira na espiga; P500: peso de 500 grãos (gramas); AP: altura de planta (cm); AE: altura de espiga (cm); FF: florescimento feminino (dias); FM: florescimento masculino (dias); RP: número de ramificações do pendão; SG: *stay green* (notas).

3.4. Considerações finais

O mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos caracteres (mCIM) identificou 43 QTL pleiotrópicos para dois ou mais caracteres analisados, distribuídos em todos os cromossomos do milho, propiciando uma melhor compreensão das inter-relações entre caracteres em nível genômico. Contudo, de forma geral, esses QTL apresentaram baixa magnitude. Situações de elevada interação com ambientes, como a observada no presente trabalho, implicam no mapeamento de QTL que explicam pouco da variação fenotípica (Sabadin et al. 2008). Ainda, como o modelo permite mapear apenas um QTL por intervalo, QTL num mesmo intervalo com efeitos genéticos com sinais opostos podem ter seus efeitos cancelados ou reduzidos e, dessa forma, não virem a ser mapeados ou ainda serem mapeados como um único QTL de pequeno efeito.

Não foi observada correspondência entre os valores de correlação genéticas entre pares de caracteres e o número de QTL pleiotrópicos entre eles. Como já discutido, o método de mapeamento empregado pode deixar de mapear QTL presentes num mesmo intervalo. Ainda, a ausência de correlação não implica em ausência de pleiotropia, uma vez que diferentes locos pleiotrópicos podem resultar em covariâncias negativas entre caracteres, as quais podem se anular, restringindo a detecção de correlações significativas (Baatz e Wagner 1997; Pavlicev e Hansen 2011). Dessa forma, a falta de correspondência entre os valores de correlações genéticas e o número de QTL pleiotrópicos para pares de caracteres pode ser devido às limitações das análises de correlações e do método de mapeamento.

Embora não avalidas no presente estudo, as interações epistáticas podem afetar a expressão de múltiplos caracteres. Denominada epistasia pleiotrópica ou epistasia diferencial, epistasia entre locos pode influenciar nos efeitos pleiotrópicos de locos individuais, resultando no aumento ou redução da correlação entre ca. Esse efeito pode ser observada quando a interação entre pares de locos é diferente para os diferentes caracteres em que esses locos atuam de forma pleiotrópica (Balestre 2012). Consequentemente, as correlações genéticas estimadas entre pares de caracteres e os efeitos dos QTL pleiotrópicos também podem apresentar vieses devido aos efeitos epistáticos.

Em relação aos graus de dominância dos QTL, houve predomínio de QTL de ação de sobredominância. Ressalte-se que para cada caráter, um mesmo QTL apresentou magnitudes e graus de dominância variáveis. A pleiotropia de QTL não necessariamente significa pleiotropia das interações alélicas e sendo assim, os efeitos pleiotrópicos não restringem os ganhos com seleção (Balestre et al. 2012). Portanto os resultados sugeriram que a pleiotropia não limita a obtenção de genótipos amplamente adaptados devido às diferentes extensões de pleiotropia exercida pelas interações alélicas nos QTL. Ainda, as diferentes magnitudes e graus de dominância apresentadas pelos QTL para cada caráter dificulta o uso dessas informações na SAM, pois cada QTL contribui de forma muito variada para performance de cada caráter tornando a predição dos seus efeitos em diversos caracteres complexa.

Apesar das limitações inerentes à população e ao método de mapeamento, o presente estudo contribuiu para aumentar o conhecimento sobre a arquitetura genética de produção de grãos, dos componentes de produção, dos caracteres relacionados à estatura e florescimento de planta, número de ramificações do pendão e *stay green* em milho, permitindo melhor entendimento das causas da correlação entre esses caracteres.

REFERÊNCIAS

- Andrade JAC, Miranda Filho JB (2008) Quantitative variation in the tropical maize population, Esalq-Pb1. *Sci Agric* 65:174–182. doi: 10.1590/S0103-90162008000200011
- Austin DF, Lee M (1996) Genetic resolution and verification of quantitative trait loci for flowering and plant height with recombinant inbred lines of maize. *Genome* 39:957–968. doi: 10.1139/g96-120
- Baatz M, Wagner G. (1997) Adaptive inertia caused by hidden pleiotropic effects. *Theor Popul Biol* 51:49–66. doi: 10.1006/tpbi.1997.1294
- Balestre M (2012) Bayesian mapping of multiple traits: pleiotropic effects of inheritance study of the yield components in maize. Universidade Federal de Lavras
- Balestre M, Von Pinho RG, Souza Junior CL, Bueno Filho JS de S (2012) Bayesian mapping of multiple traits in maize: The importance of pleiotropic effects in studying the inheritance of quantitative traits. *Theor Appl Genet* 125:479–493. doi: 10.1007/s00122-012-1847-1
- Barros LB, Moreira RMP, Ferreira JM (2010) Phenotypic, additive genetic and environment correlations of maize landraces populations in family farm systems. *Sci Agric* 67:685–691. doi: 10.1590/S0103-90162010000600010
- Basten CJ, Weir BS, Zeng ZB (2003) QTL Cartographer: Version 1.17. 2003.
- Belícuas PR (2009) Inheritance study of stay-green, yield and its components in maize using the design III and QTL mapping. Thesis. “Luiz de Queiroz” College of Agriculture, University of São Paulo, 97p.
- Belícuas PR, Aguiar AM, Bento DAV, et al (2014) Inheritance of the stay-green trait in tropical maize. *Euphytica* 198:163–173. doi: 10.1007/s10681-014-1106-4
- Bernardo R (2010) Breeding for quantitative traits in plants, 2° edn. Stemma Press, Woodbury
- Boćanski J, Srećkov Z, Nastasić A, et al (2010) Mode of inheritance and combining abilities for kernel row number, kernel number per row and grain yield in maize (*Zea mays* L.). *Genetika* 42:169–176. doi: 10.2298/GENSR1001167B
- Burdick RK, Graybill FA (1992) Confidence intervals on variance components. M. Dekker, New York, NY
- Câmara TMM, Bento DAV, Alves GF, et al (2007) Parâmetros genéticos de caracteres relacionados à tolerância à deficiência hídrica em milho tropical. *Bragantia* 66:595–603. doi: 10.1590/S0006-87052007000400009
- Campos H, Cooper M, Edmeades GO, et al (2006) Changes in drought tolerance in maize associated with fifty years of breeding for yield in the US corn belt. *Maydica* 51:10–11.

- Chaves LG (2013) Mapping QTL and congruence for oil content, grain yield and its components in maize. Thesis. “Luiz de Queiroz” College of Agriculture, University of São Paulo, 101p.
- Comstock RE, Robinson HF (1948) The components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. *Biometrics* 4:254–266. doi: 10.2307/3001412
- Comstock RE, Robinson HF (1952) Estimation of average dominance of genes. In: Gowen JW (org) *Heterosis*. Iowa State College Press, Ames, p 494–516
- Dudley JW (1994) Linkage disequilibrium in crosses between Illinois maize strains divergently selected for protein percentage. *Theor Appl Genet Int J Plant Breed Res* 87:1016–1020. doi: 10.1007/BF00225797
- Epskamp AS, Costantini G, Haslbeck J, et al (2017) Package “qgraph”.
- Falconer DS, Mackay TFC (1996) *Introduction to quantitative genetics*, 4^o edn. Longmans Green, Harlow
- Frascaroli E, Canè MA, Landi P, et al (2007) Classical genetic and quantitative trait loci analyses of heterosis in a maize hybrid between two elite inbred lines. *Genetics* 176:625–644. doi: 10.1534/genetics.106.064493
- Fritsche-Neto R, Vieira RA, Scapim CA, et al (2012) Atualização da proposta de classificação dos coeficientes de variação para a cultura do milho. *Acta Sci - Agron* 34:99–101. doi: 10.4025/actasciagron.v34i1.13115
- Gardner CO (1963) Estimates of genetic parameters in cross-fertilizing plants and their implications in plant breeding. *Stat Genet plant Breed* 982:225–252.
- Gardner CO, Lonnquist JH (1959) Linkage and the degree of dominance of genes controlling quantitative characters in maize. *Agron J* 51:524–528. doi: 10.2134/agronj1959.00021962005100090005x
- Gardner KM, Latta RG (2007) Shared quantitative trait loci underlying the genetic correlation between continuous traits. *Mol Ecol* 16:4195–4209. doi: 10.1111/j.1365-294X.2007.03499.x
- Guei RG, Wassom CE (1996) Genetic analysis of tassel size and leaf senescence and their relationships with yield in two tropical lowland maize populations. *African Crop Sci J* 4:275–281.
- Hall MC, Basten CJ, Willis JH (2006) Pleiotropic quantitative trait loci contribute to population divergence in traits associated with life-history variation in *Mimulus guttatus*. *Genetics* 172:1829–1844. doi: 10.1534/genetics.105.051227
- Hallauer AR, Carena MJ, Miranda Filho JB (2010) *Quantitative genetics in maize breeding*, 3^o edn. Springer, New York, NY

- Jiang C, Zeng Z-B (1995) Multiple trait analysis of genetic mapping for quantitative trait loci. *Genetics* 140:1111–1127.
- Knapp SJ, Stroup WW, Ross WM (1985) Exact confidence intervals for heritability on a progeny mean basis. *Crop Sci* 25:192–194.
- Kosambi DD (1943) The estimation of map distances from recombination values. *Ann Eugen* 12:172–175. doi: 10.1111/j.1469-1809.1943.tb02321.x
- Lander ES, Green P, Abrahamson J, et al (1987) MAPMAKER: An interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations. *Genomics* 1:174–181. doi: 10.1016/0888-7543(87)90010-3
- Lander S, Botstein D (1989) Mapping mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. *Genetics* 121:185–199.
- Larièpe A, Mangin B, Jasson S, et al (2012) The genetic basis of heterosis: Multiparental quantitative trait loci mapping reveals contrasted levels of apparent overdominance among traits of agronomical interest in maize (*Zea mays* L.). *Genetics* 190:795–811. doi: 10.1534/genetics.111.133447
- Li M, Guo X, Zhang M, et al (2010) Mapping QTLs for grain yield and yield components under high and low phosphorus treatments in maize (*Zea mays* L.). *Plant Sci* 178:454–462. doi: 10.1016/j.plantsci.2010.02.019
- Li Y, Dong Y, Niu S, Cui D (2007) The genetic relationship among plant-height traits found using multiple-trait QTL mapping of a dent corn and popcorn cross. *Genome* 50:357–364. doi: 10.1139/G07-018
- Lima M de LA, de Souza CL, Bento DAV, et al (2006) Mapping QTL for grain yield and plant traits in a tropical maize population. *Mol Breed* 17:227–239. doi: 10.1007/s11032-005-5679-4
- Lincoln SE, Daly MJ, Lander ES (1993) Constructing genetic linkage maps with MAPMAKER/EXP Version 3.0: A tutorial and reference manual, 3^o edn. Cambridge
- Liu G, Zhou H, Hu H, et al (2007) Genetic analysis for brix weight per stool and its component traits in sugarcane (*Saccharum officinarum*). *J Zhejiang Univ Sci B* 8:860–866. doi: 10.1631/jzus.2007.B0860
- Lonnquist JH, Peterson CP (1967) Mass selection for prolificacy in maize. *Genet Breed Res* 37:185–188. doi: 10.1007/BF00329527
- Lu H, Romero-Severson J, Bernardo R (2003) Genetic basis of heterosis explored by simple sequence repeat markers in a random-mated maize population. *Theor Appl Genet* 107:494–502. doi: 10.1007/s00122-003-1271-7

- MacKay T (2014) Epistasis and quantitative traits: using model organisms to study gene-gene interactions. *Nat Rev Genet* 15:22–33. doi: 10.1038/nrg3627. Epistasis
- Mackay TFC, Stone EA, Ayroles JF (2009) The genetics of quantitative traits: challenges and prospects. *Nat Rev Genet* 10:565–77. doi: 10.1038/nrg2612
- Maphumulo SG, Derera J, Qwabe F, et al (2015) Heritability and genetic gain for grain yield and path coefficient analysis of some agronomic traits in early-maturing maize hybrids. *Euphytica* 206:225–244. doi: 10.1007/s10681-015-1505-1
- Moll R, Lindsey MF, Robinson HF (1964) Estimates of genetic variances and level of dominance in maize. *Genetics* 49:411–423.
- Neto ALF, Miranda Filho JB de (2001) Genetic correlation between traits in the ESALQ-PB1 maize population divergently selected for tassel size and ear height. *Sci Agric* 58:119–123.
- Pavličev M, Cheverud JM (2015) Constraints evolve: context dependency of gene effects allows evolution of pleiotropy. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 46:413–434. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-120213-091721
- Pavlicev M, Hansen TF (2011) Genotype-phenotype maps maximizing evolvability: modularity revisited. *Evol Biol* 38:371–389. doi: 10.1007/s11692-011-9136-5
- Pushpendra KG, Harindra SB, Pawan LK, et al (2007) QTL analysis for some quantitative traits in bread wheat. *J Zhejiang Univ Sci B* 8:807–14. doi: 10.1631/jzus.2007.B0807
- RStudio Team (2015) RStudio: Integrated Development for R.
- Sabadin PK (2008) QTL Mapping and the genetic basis of the correlation between traits in a tropical maize population. Thesis. “ Luiz de Queiroz ” College of Agriculture, University of São Paulo, 89p.
- Sabadin PK, Souza Junior CL de, Souza AP de, Garcia AAF (2008) QTL mapping for yield components in a tropical maize population using microsatellite markers. *Hereditas* 145:194–203. doi: 10.1111/j.2008.0018-0661.02065.x
- Salami AE, Adegoke SAO, Adegbite OA (2007) Genetic variability among maize cultivars grown in Ekiti-State, Nigeria. *Middle-East J Sci Res* 2:9–13.
- Santos MA, Geraldi IO, Garcia AAF, et al (2013) Mapping of QTLs associated with biological nitrogen fixation traits in soybean. *Hereditas* 150:17–25. doi: 10.1111/j.1601-5223.2013.02275.x
- Santos MF, Moro GV, Aguiar AM, Souza Junior CL de (2005) Response to reciprocal recurrent selection and changes in genetic variability in IG-1 and IG-2 maize populations. *Genet Mol Biol* 28:781–788. doi: 10.1590/S1415-47572005000500021
- SAS Institute (2008) Statistical analysis software SAS 9.2.

- Satterthwaite FE (1946) An approximate distribution of estimates of variance components. *Biometrics Bull* 2:110–114.
- Searle SR, Casella G, McCulloch CE (1992) *Variance components*. John Wiley & Sons
- Sibov ST, Souza Junior CL de, Garcia AAF, et al (2003) Molecular mapping in tropical maize (*Zea mays* L.) using microsatellite markers. 1. Map construction and localization of loci showing distorted segregation. *Hereditas* 139:96–106. doi: 10.1111/j.1601-5223.2003.01666.x
- Silva AR, Souza Junior CL, Aguiar AM, De Souza AP (2004) Estimates of genetic variance and level of dominance in a tropical maize population. I. Grain yield and plant traits. *Maydica* 49:65–71.
- Sofi PA (2007) Genetic analysis of tassel and ear characters in maize (*Zea mays* L.) using triple test cross. *Asian J Plant Sci* 6:881–883. doi: 10.3923/ajps.2007.881.883
- Souza Júnior CL, Barrios SCL, Moro G V (2010) Performance of maize single-crosses developed from populations improved by a modified reciprocal recurrent selection. *Sci Agric* 67:198–205. doi: 10.1590/S0103-90162010000200011
- Souza Júnior CL, Santos MX, Magnavaca R, Gama EEG (1993) Estimativas de parâmetros genéticos na interpopulação de milho BR-105 x BR-106 e suas implicações no melhoramento. *Pesqui Agropecuária Bras* 28:473–479.
- Srdic J, Pajic Z, Drinid-Mladenovic S, et al (2007) Inheritance of maize grain yield components. *Maydica* 52:261–264.
- Stearns FW (2010) One hundred years of pleiotropy: A retrospective. *Genetics* 186:767–773. doi: 10.1534/genetics.110.122549
- Stuber CW, Edwards MD, Wendel JF (1987) Molecular-marker-facilitated investigations of quantitative trait loci in maize. II. Factors influencing yield and its component traits. *Crop Sci* 27:639–648. doi: 10.2135/cropsci1987.0011183X002700040006x
- Toledo FHRB, Ramalho MAP, Abreu GB, de Souza JC (2011) Inheritance of kernel row number, a multicategorical threshold trait of maize ears. *Genet Mol Res* 10:2133–2139. doi: 10.4238/vol10-3gmr1114
- Trachsel S, Burgueno J, Suarez EA, et al (2017) Interrelations among early vigor, flowering time, physiological maturity, and grain yield in tropical maize (*Zea mays* L.) under multiple abiotic stresses. *Crop Sci* 57:229–242. doi: 10.2135/cropsci2016.06.0562
- Vencovsky R, Barriga P (1992) *Genética biométrica no fitomelhoramento*. Sociedade Brasileira de Genética, Ribeirão Preto
- Vieira C, Pasyukova EG, Zeng Z-B, et al (2000) Genotype-environment interaction for quantitative trait loci affecting life span in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 154:213–227.

- Wagner GP, Zhang J (2011) The pleiotropic structure of the genotype–phenotype map: the evolvability of complex organisms. *Nat Rev Genet* 12:204–213. doi: 10.1534/genetics.111.135681
- Wallace JG, Larsson SJ, Buckler ES (2014) Entering the second century of maize quantitative genetics. *Heredity* (Edinb) 112:30–38. doi: 10.1038/hdy.2013.6
- Welch JJ, Waxman D (2003) Modularity and the cost of complexity modularity and the cost of complexity. *Evolution* (N Y) 57:1723–1734.
- Wolf DP, Peternelli LA, Hallauer AR (2000) Estimates of genetic variance in an F2 maize population. *J Hered* 91:384–391.
- Wright S (1968) *Evolution and the genetics of populations*. Vol. 1. Genetic and biométrie foundations.

4. CONSIDERAÇÕES GERAIS

Os resultados obtidos a partir da análise do delineamento III confirmaram a presença de variabilidade genética na população originada do cruzamento L-14-04B x L-08-05F e que os ambientes influenciaram de forma diferencial a expressão fenotípica das progênes. Foram observadas maiores correlações genéticas entre os caracteres PG, PROL, NGF, caracteres de estatura e de florescimento de plantas, sugerindo maior ocorrência de pleiotropia entre tais caracteres. Contudo, devido ao desequilíbrio de ligação na população avaliada, as estimativas das correlações podem estar viesadas e, dessa forma, a sobredominância pode ser decorrente da proximidade de genes para diferentes caracteres.

A metodologia de mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes (mCIM), aliada ao delineamento III, permitiu o mapeamento de 260 QTL. As estimativas do grau médio de dominância indicaram sobredominância para PG e AE e dominância parcial ou completa para os demais caracteres. A maioria dos QTL mapeados apresentaram interação QTL x ambientes, enfatizando a complexidade dos caracteres avaliados. A grande variação das condições ambientais nas regiões tropicais e a consequente interação QTL x ambientes torna o mapeamento de QTL estáveis e de elevada magnitude um evento raro, que pode ser observada pelas baixas magnitudes dos efeitos genéticos da maior parte dos QTL mapeados que, em conjunto explicaram apenas parte da variância genética dos caracteres, variando de 38,39% para *stay green* (SG) a 58,60% para número de ramificações do pendão (RP).

O mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos caracteres (mCIM) identificou 43 QTL pleiotrópicos, distribuídos em todos os cromossomos do milho. De forma geral, esses QTL apresentaram baixa magnitude devido, possivelmente, à elevada interação com ambientes. Não foi observada correspondência entre os valores de correlação entre pares de caracteres e o número de QTL pleiotrópicos entre eles. Para cada caráter, um mesmo QTL apresentou magnitudes e graus de dominância variáveis, portanto a pleiotropia de QTL não necessariamente significa pleiotropia das interações alélicas.

As duas metodologias de mapeamento empregadas no presente trabalho, considerando múltiplos ambientes e múltiplos caracteres permitiram o mapeamento de diversos QTL. Contudo, foram mapeados quando foram considerados múltiplos ambientes foram mapeados um número maior de QTL e, em média, QTL de magnitude mais elevada. Essas diferenças podem ser devidas ao método de mapeamento, visto o mapeamento de QTL para múltiplos caracteres utiliza a média das performances nos ambientes de avaliação, possibilitando o mapeamento apenas dos QTL

estáveis, enquanto o mapeamento considerando múltiplos ambientes possibilita a identificação tanto de QTL que exibam efeitos consistentes através dos ambientes quanto de QTL que exibam efeitos específicos através dos ambientes. Dessa forma, em situações de elevada interação com ambientes, como a observada no presente trabalho, implicam no mapeamento de um número menor de QTL, quando considera-se a média entre ambientes. Ainda, considerando a teoria da pleiotropia modular, espera-se que apenas parte dos QTL que controlam os caracteres apresentem efeitos pleiotrópicos.

Ambas as metodologias auxiliaram na compreensão da arquitetura genética dos caracteres quantitativos em milho, permitindo observar a ocorrência da interação genótipo por ambiente e as interações entre caracteres em nível genômico. O elevado número de QTL que apresentaram interação com ambientes significativa exigem que experimentos sejam conduzidos em vários locais e anos a fim de identificar e selecionar QTL estáveis. Tais resultados enfatizam a complexidade desses caracteres e se constitui em um dos maiores desafios para aplicação da seleção assistida por marcadores (SAM) em programas de melhoramento. As diferentes magnitudes e graus de dominância apresentados pelos QTL para cada caráter dificulta o uso dessas informações na construção de índices para SAM, pois cada QTL contribui de forma muito variada para performance de cada caráter tornando a predição dos seus efeitos em diversos caracteres complexa.

Contudo, os resultados obtidos estão sujeitos às limitações inerentes população e ao método de mapeamento empregados. O desequilíbrio de ligação presente na população utilizada e a metodologia de mapeamento, que considera apenas um QTL por intervalo de marcadores, possibilitam o mapeamento dois ou mais QTL dominância parcial ou completa como um único QTL, apresentando um efeito total equivalente ao da sobredominância. Ainda, dois ou mais QTL num mesmo intervalo com efeitos genéticos com sinais opostos podem ter seus efeitos cancelados ou reduzidos e, dessa forma, não virem a ser mapeados. Portanto o grau médio de dominância dos QTL para PG e AE indicando sobredominância e a falta de correspondência entre as estimativas das correlações genéticas entre pares de caracteres e o número de QTL pleiotrópicos entre eles podem ser resultados das limitações da metodologia.

Não avaliados no presente trabalho, os efeitos epistáticos, se presentes, podem estar confundidos nas estimativas dos efeitos aditivos (a) e dominantes (d) dos QTL mapeados. Visto que o grau médio de dominância dos QTL é estimado a partir das estimativas de a e de d , este pode apresentar vieses. Ademais, as interações epistáticas podem afetar a expressão de múltiplos caracteres, resultando no aumento ou redução da correlação entre caracteres, e influenciar os efeitos pleiotrópicos. Consequentemente, as correlações genéticas estimadas entre pares de

caracteres e os efeitos dos QTL pleiotrópicos também podem apresentar vieses devido aos efeitos epistáticos.

Apesar das limitações inerentes à população e ao método de mapeamento, o presente estudo contribuiu para aumentar o conhecimento sobre a arquitetura genética de produção de grãos, dos componentes de produção, dos caracteres relacionados à estatura e florescimento de planta, número de ramificações do pendão e *stay green* em milho, permitindo melhor entendimento da interação genótipo por ambientes e das causas da correlação entre caracteres quantitativos em nível genômico.

ANEXO A. Caracterização dos ambientes avaliados de acordo com o local, ano agrícola e época de semeadura

Ambiente	Local	Ano agrícola	Época de semeadura
1	E. E. LGN	1999/2000	Dezembro de 1999
2	E. E. LGN	2000/2001	Outubro de 2000
3	E. E. LGN	2000/2001	Novembro de 2000
4	E. E. Areão	2000/2001	Dezembro de 2000
5	E. E. Cat.	2000/2001	Novembro de 2000
6	E. E. LGN	2000/2001	Janeiro de 2001

E. E. LGN = Estação Experimental do Departamento de Genética; E. E. Areão = Estação Experimental Fazenda Areão; E. E. Cat. = Estação Experimental Fazenda Caterpillar.

ANEXO B. Resumo da análise de variância, esperanças matemáticas dos quadrados médios das fontes de variação da análise conjunta agrupada utilizando o delineamento III, com os respectivos testes F

Fonte de variação	GL ¹	QM ²	E(QM)	F
Ambientes (E)	$N - 1$	-	-	-
Experimentos (Exp)	$M - 1$	-	-	-
Repetições (Rep) / Exp / E	$NM(R - 1)$	-	-	-
Blocos / E / Rep / Exp	$NML(K - 1)$	-	-	-
Linhagens genitoras (Lin) / Exp	$M(J - 1)$	-	-	-
Lin x E / Exp	$M[(N - 1)(J - 1)]$	-	-	-
Progênes (P) / Exp	$M(I - 1)$	QM_P	$\sigma^2 + 2r\sigma_{PE}^2 +$	QM_P/QM_{PE}
P x Lin / Exp	$M[(I - 1)(J - 1)]$	QM_{PG}	$\sigma^2 + 2r\sigma_{PGE}^2 +$	QM_{PG}/QM_{PGE}
P x E / Exp	$M[(I - 1)(N - 1)]$	QM_{PE}	$\sigma^2 + 2r\sigma_{PE}^2$	QM_{PE}/QM_R
P x Lin x E / Exp	$M[(I - 1)(J - 1)(N - 1)]$	QM_{PGE}	$\sigma^2 + r\sigma_{PGE}^2$	QM_{PGE}/QM_R
Erro efetivo	$NM(RIJ - IJ - RK + 1)$	QM_R	σ^2	-

¹N, M, R, K, J e I representam o número de ambientes, experimentos, repetições, blocos, genitores e pares de progênes retrocruzadas para cada linhagem genitora, respectivamente. ²QM refere-se aos quadrados médios das fontes de variação de progênes (QM_P), interação progênes por genitores (QM_{PG}), interação progênes por ambiente (QM_{PE}), progênes por genitores e ambientes (QM_{PGE}) e do resíduo (QM_R).

ANEXO C. Quadrados médios e respectivas significâncias, médias gerais e coeficientes de variação (CV%) das análises de variâncias agrupadas para cada ambiente, para os caracteres produção de grãos (PG), prolificidade (PROL), número de fileiras por espiga (NF) e número de grãos na fileira por espiga (NGF)

FV	GL	PG (t ha ⁻¹)							
		Ambientes ^a							
		1	2	3	4	5	6		
Exp	4	5,05 **	43,89 **	6,79 **	1,68 *	15,89 **	13,43 **		
Rep (Exp)	5	3,17 *	67,49 **	0,49 ns	2,98 **	10,59 **	21,47 **		
Bloco(Exp x Rep)	90	1,87 *	3,51 **	1,28 ns	1,03 **	2,50 **	2,06 **		
Prog (Exp)	245	2,15 **	2,80 **	2,40 **	1,47 **	1,83 **	1,43 **		
Lin (Exp)	5	8,17 **	66,92 **	76,25 **	47,47 **	13,55 **	75,27 **		
Prog x Lin (Exp)	245	2,73 **	2,96 **	3,49 **	2,11 **	2,17 **	1,84 **		
Resíduo	404	1,41	1,61	1,36	0,66	1,02	0,97		
Média		7,32	7,75	8,86	5,65	5,85	5,26		
CV%		15,80	15,54	13,23	13,93	16,33	17,84		

FV	GL	PROL (esp pl ⁻¹)							
		Ambientes ^a							
		1	2	3	4	5	6		
Exp	4	0,27 **	0,45 **	0,03 ns	0,90 **	0,29 **	0,30 **		
Rep (Exp)	5	0,01 ns	0,21 **	0,13 **	0,59 **	0,08 *	0,51 **		
Bloco (Exp x Rep)	90	0,02 ns	0,05 **	0,03 ns	0,02 ns	0,04 *	0,04 *		
Prog (Exp)	245	0,02 *	0,03 ns	0,03 **	0,04 **	0,03 ns	0,04 **		
Lin (Exp)	5	0,47 **	1,52 **	1,86 **	1,51 **	1,33 **	1,91 **		
Prog x Lin (Exp)	245	0,03 **	0,03 ns	0,03 **	0,03 ns	0,03 ns	0,03 ns		
Resíduo	404	0,02	0,03	0,02	0,02	0,03	0,03		
Média		1,01	1,13	1,14	1,06	1,12	1,07		
CV%		17,28	16,18	15,36	14,99	15,61	16,35		

FV	GL	NF ^a							
		Ambientes							
		1	2	3	4	5	6		
Exp	4	3,36 **	3,50 **	4,55 **	3,97 **	2,58 **	3,96 **		
Rep (Exp)	5	1,05 ns	0,74 ns	2,11 **	0,23 ns	1,52 **	0,71 ns		
Bloco(Exp x Rep)	90	0,43 ns	0,43 ns	0,42 *	0,41 ns	0,42 ns	0,56 **		
Prog (Exp)	245	1,03 **	1,06 **	1,11 **	1,10 **	0,91 **	1,13 **		
Lin (Exp)	5	219,91 **	260,85 **	261,84 **	187,65 **	147,11 **	236,43 **		
Prog x Lin (Exp)	245	0,60 *	0,49 **	0,47 **	0,56 **	0,44 ns	0,53 **		
Resíduo	405	0,48	0,36	0,32	0,37	0,41	0,39		
Média		11,86	12,15	12,13	11,82	11,70	11,75		
CV%		5,92	4,84	4,54	5,10	5,47	5,15		

FV	GL	NGF							
		Ambientes ^a							
		1	2	3	4	5	6		
Exp	4	26,95 **	142,53 **	2,11 ns	46,38 **	101,70 **	29,25 **		
Rep (Exp)	5	3,05 ns	57,93 **	15,71 **	10,74 *	21,95 **	60,93 **		
Bloco(Exp x Rep)	90	5,01 ns	3,68 ns	3,49 ns	6,55 **	3,27 ns	6,97 **		
Prog (Exp)	245	6,79 **	6,16 **	5,87 **	7,46 **	5,96 **	8,48 **		
Lin (Exp)	5	23,64 **	39,22 **	73,33 **	21,73 **	45,85 **	4,57 ns		
Prog x Lin (Exp)	245	8,09 **	4,86 **	5,35 **	8,78 **	4,82 **	7,41 **		
Resíduo	405	4,73	3,53	2,97	4,60	3,18	0,66		
Média		34,95	35,50	35,94	33,12	35,46	34,46		
CV%		6,19	5,27	6,28	5,02	6,22	7,90		

**Significativo a 1% de probabilidade pelo teste F. *Significativo a 5% de probabilidade pelo teste F. ns - não significativo. ^a Os ambientes 1, 2, 3, 4, 5 e 6 referem-se à E.E. LGN (1999/2000) com semeadura em dezembro, E.E. LGN (2000/2001) com semeadura em outubro, E.E. LGN (2000/2001) com semeadura em novembro, E.E. Areão (2000/2001) com semeadura em dezembro, E.E. Cat. (2000/2001) com semeadura em novembro, E.E. LGN (2000/2001) semeado em janeiro, respectivamente.

ANEXO D. Quadrados médios e respectivas significâncias, médias gerais e coeficientes de variação (CV%) das análises de variâncias agrupadas para cada ambiente, para os caracteres peso de 500 grãos (P500), altura de planta (AP) e altura de espiga (AE)

		P500 (gramas)							
FV	GL	Ambientes ^a							
		2		3		4		5	6
Exp	4	2216,99	**	657,94	**	584,21	**	1222,43	**
Rep (Exp)	5	730,14	**	566,73	**	1090,50	**	561,57	**
Bloco (Exp x Rep)	90	114,75	*	72,09	ns	108,22	ns	170,16	**
Prog (Exp)	245	175,55	**	156,08	**	255,09	**	251,56	**
Lin (Exp)	5	30374,43	**	26359,15	**	2440,44	**	5271,03	**
Prog x Lin (Exp)	245	115,10	**	97,84	**	159,01	**	174,05	*
Resíduo	405	88,86		68,97		97,96		99,60	
Média		169,63		172,80		161,52		138,23	
CV%		5,43		4,78		6,07		6,94	

		AP (cm pl ⁻¹)							
FV	GL	Ambientes ^a							
		1	2	3	4	5	6		
Exp	4	633,34	**	985,67	**	1513,57	**	7982,41	**
Rep (Exp)	5	336,92	**	1885,09	**	956,48	**	1491,91	**
Bloco (Exp x Rep)	90	138,16	**	350,16	**	120,71	**	133,17	**
Prog (Exp)	245	264,32	**	182,82	**	162,44	**	104,73	**
Lin (Exp)	5	101,33	ns	1189,08	**	752,34	**	138,38	*
Prog x Lin (Exp)	245	183,89	**	145,91	**	123,04	**	95,49	**
Resíduo	405	99,47		87,27		71,60		62,33	
Média		199,15		216,95		214,89		202,14	
CV%		4,87		4,03		3,79		3,72	

		AE (cm pl ⁻¹)							
FV	GL	Ambientes ^a							
		1	2	3	4	5	6		
Exp	4	826,41	**	286,45	**	2851,16	**	169,41	**
Rep (Exp)	5	191,19	**	1022,66	**	1727,48	**	2258,36	**
Bloco (Exp x Rep)	90	93,03	**	231,15	**	106,27	**	62,33	**
Prog (Exp)	245	142,35	**	114,06	**	111,05	**	56,42	**
Lin (Exp)	5	282,37	**	668,97	**	234,75	**	16,41	ns
Prog x Lin (Exp)	245	121,98	**	73,57	**	72,28	**	49,69	**
Resíduo	405	62,23		59,13		50,97		38,40	
Média		102,84		117,32		120,86		110,87	
CV%		10,74		7,31		7,03		6,36	

**Significativo a 1% de probabilidade pelo teste *F*. *Significativo a 5% de probabilidade pelo teste *F*. ns - não significativo. ^a Os ambientes 1, 2, 3, 4, 5 e 6 referem-se à E.E. LGN (1999/2000) com semeadura em dezembro, E.E. LGN (2000/2001) com semeadura em outubro, E.E. LGN (2000/2001) com semeadura em novembro, E.E. Areão (2000/2001) com semeadura em dezembro, E.E. Cat. (2000/2001) com semeadura em novembro, E.E. LGN (2000/2001) semeado em janeiro, respectivamente.

ANEXO E. Quadrados médios e respectivas significâncias, médias gerais e coeficientes de variação (CV%) das análises de variâncias agrupadas para cada ambiente, para os caracteres florescimento feminino (FF), florescimento masculino (FM), número de ramificações do pendão (RP) e *stay green* (SG)

FV	GL	FF (dias)					
		Ambientes ^a					
		2	3	4	5	6	
Exp	4	53,34 **	102,96 **	52,91 **	160,96 **	7,58 **	
Rep (Exp)	5	70,28 **	215,14 **	13,45 **	49,14 **	26,35 **	
Bloco (Exp x Rep)	90	15,89 **	2,44 ns	4,53 **	8,00 **	2,44 **	
Prog (Exp)	245	5,57 **	5,33 **	4,48 **	4,30 **	2,93 **	
Lin (Exp)	5	377,72 **	428,70 **	514,16 **	320,57 **	186,21 **	
Prog x Lin (Exp)	245	4,22 **	3,63 **	2,81 **	3,03 **	2,08 **	
Resíduo	405	3,18	2,55	2,37	2,63	1,63	
Média		68,65	68,25	64,77	67,01	61,32	
CV%		2,42	2,35	2,27	2,28	2,01	

FV	GL	FM (dias)					
		Ambientes ^a					
		2	3	4	5	6	
Exp	4	58,41 **	74,00 **	35,50 **	92,41 **	11,04 **	
Rep (Exp)	5	36,28 **	217,46 **	8,79 **	43,17 **	21,37 **	
Bloco (Exp x Rep)	90	10,53 **	1,78 *	3,24 **	5,22 **	1,51 ns	
Prog (Exp)	245	3,91 **	3,83 **	3,42 **	3,35 **	2,96 **	
Lin (Exp)	5	95,28 **	115,51 **	126,74 **	52,46 **	41,61 **	
Prog x Lin (Exp)	245	3,02 **	2,08 **	2,20 **	2,59 **	1,72 **	
Resíduo	405	2,47	1,30	1,64	2,05	1,30	
Média		67,48	67,06	63,76	66,70	61,41	
CV%		2,18	1,66	1,92	2,03	1,83	

FV	GL	RP					
		Ambientes ^a					
		1	2	3	4	5	6
Exp	4	15,90 **	44,73 **	49,32 **	49,41 **	88,36 **	59,85 **
Rep (Exp)	5	19,23 **	28,75 **	40,15 **	41,06 **	18,93 **	3,86 ns
Bloco (Exp x Rep)	90	2,99 ns	8,08 **	3,32 ns	3,15 *	4,86 **	2,47 ns
Prog (Exp)	245	6,21 **	10,79 **	9,26 **	6,56 **	7,32 **	5,88 **
Lin (Exp)	5	142,19 **	268,67 **	275,34 **	173,62 **	154,64 **	32,28 **
Prog x Lin (Exp)	245	3,64 *	4,69 **	4,31 **	3,67 **	3,95 **	3,22 ns
Resíduo	405	3,00	4,39	2,84	2,49	2,84	2,65
Média		16,69	18,01	18,47	15,63	15,82	14,41
CV%		10,38	10,34	8,99	9,89	10,24	11,40

FV	GL	SG					
		Ambientes ^a					
		4	5	6			
Exp	4	4,09 **	2,75 **	4,86 **			
Rep (Exp)	5	3,26 **	0,52 ns	7,24 **			
Bloco (Exp x Rep)	90	0,71 **	0,60 **	0,64 **			
Prog (Exp)	245	0,38 **	0,55 **	0,34 **			
Lin (Exp)	5	0,65 *	0,92 **	0,26 ns			
Prog x Lin (Exp)	245	0,35 *	0,38 **	0,23 ns			
Resíduo	404	0,32	0,31	0,26			
Média		2,71	2,89	3,05			
CV%		19,82	18,28	15,68			

**Significativo a 1% de probabilidade pelo teste F. *Significativo a 5% de probabilidade pelo teste F. ns - não significativo. ^a Os ambientes 1, 2, 3, 4, 5 e 6 referem-se à E.E. LGN (1999/2000) com semeadura em dezembro, E.E. LGN (2000/2001) com semeadura em outubro, E.E. LGN (2000/2001) com semeadura em novembro, E.E. Areão (2000/2001) com semeadura em dezembro, E.E. Cat. (2000/2001) com semeadura em novembro, E.E. LGN (2000/2001) semeado em janeiro, respectivamente.

ANEXO F. Quadrados médios e respectivas significâncias das análises de variâncias conjuntas agrupadas para os caracteres produção de grãos (PG), prolificidade (PROL), altura de planta (AP), altura de espiga (AE), número de fileiras na espiga (NF), número de grãos na fileira (NGF) e número de ramificações do pendão (RP); coeficientes de variação (CV%), médias gerais e dos retrocruzamento para cada genitor, intervalo de variação e diferença mínima significativa (DMS)

FV	GL	PG	PROL ^a	AP	AE	NF	NGF	RP
		(t ha ⁻¹)	(esp pl ⁻¹)	(cm pl ⁻¹)	(cm pl ⁻¹)			
Prog (Exp)	245	5,97 **	8,02 **	591,33 **	326,25 **	4,74 **	20,09 **	32,90 **
Prog x Lin (Exp)	245	8,63 **	5,22 **	390,79 **	184,37 **	1,02 **	18,03 **	9,50 **
Prog x Amb (Exp)	1.225	1,75 **	3,28 **	117,30 **	76,02 **	0,58 **	5,98 **	4,34 **
Prog x Lin x Amb (Exp)	1.225	1,48 **	2,93 **	94,32 **	60,68 **	0,46 **	4,61 **	3,10 ns
Resíduo	2.430	1,17	2,61	81,34	53,35	0,39	3,28	3,04
CV%		15,95	14,81	4,45	6,72	5,23	5,19	10,56
Média Geral		6,78	1,09	202,49	108,70	11,90	34,90	16,50
Média RCL-14-04B		7,41	1,21	204,58	109,92	10,43	34,57	15,26
Média RCL-08-05F		6,15	0,98	200,40	107,49	13,37	35,24	17,75
Intervalo de variação		1,55; 13,28	0,48; 1,73	156,60; 243,90	76,30; 145,00	8,02; 15,90	25,75; 43,12	9,39; 26,42
DMS _{0,05}		0,40	0,06	3,19	2,56	0,22	0,7	0,58

**Significativo a 1% de probabilidade pelo teste F. *Significativo a 5% de probabilidade pelo teste F; ns – não significativo. ^a Estimativas dos Quadrados médios multiplicadas por 10².

ANEXO G. Quadrados médios e respectivas significâncias das análises de variâncias conjuntas agrupadas para os caracteres florescimento feminino (FF), florescimento masculino (FM), peso de 500 grãos (P500) e *stay green* (SG); coeficientes de variação (CV%), médias gerais e dos retrocruzamento para cada genitor, intervalo de variação e diferença mínima significativa (DMS)

FV	GL ^a	GL ^b	FF ^b	FM ^b	P500 ^b	SG
			(dias)	(dias)	(gramas)	(notas)
Prog (Exp)	245	245	16,46 **	12,13 **	750,43 **	0,74 **
Prog x Lin (Exp)	245	245	6,46 **	4,83 **	318,77 **	0,43 *
Prog x Amb (Exp)	490	980	2,85 **	2,27 **	153,55 **	0,41 **
Prog x Lin x Amb (Exp)	490	980	2,56 ns	1,85 ns	108,31 *	0,31 ns
Resíduo	1.215	2.025	2,47	1,75	97,81	0,29
CV%			2,38	2,03	6,34	20,37
Média geral			66,00	65,28	155,93	2,66
Média RCL-14-04B			64,12	64,39	167,80	2,94
Média RCL-08-05F			67,88	66,17	144,06	2,83
Intervalo de variação			57,75;76,05	58,25;72,75	64,07;215,70	1,08;4,54
DMS _{0,05}			0,58	0,49	3,74	0,26

**Significativo a 1% de probabilidade pelo teste *F*. *Significativo a 5% de probabilidade pelo teste *F*; ns – não significativo. ^aSG foi avaliado em três ambientes. ^bFF, FM e P500 foram avaliados em cinco ambientes.

ANEXO H. Estimativas das variâncias genéticas ($\hat{\sigma}_G^2$), aditivas ($\hat{\sigma}_A^2$), dominantes ($\hat{\sigma}_D^2$), e respectivas interações com ambientes $\hat{\sigma}_{GE}^2$, $\hat{\sigma}_{AE}^2$, $\hat{\sigma}_{DE}^2$, fenotípicas em nível de médias de progênies de meios-irmãos ($\hat{\sigma}_{FM}^2$), coeficientes de herdabilidade em nível de médias de progênies de meios-irmãos (h_x^2) e em nível de parcelas no sentido amplo (h_a^2) e restrito (h_r^2), grau médio de dominância ($\hat{d}$) e intervalos de confiança dos caracteres avaliados

Caracteres	Parâmetros genéticos										
	$\hat{\sigma}_G^2$	$\hat{\sigma}_A^2$	$\hat{\sigma}_D^2$	$\hat{\sigma}_{GE}^2$	$\hat{\sigma}_{AE}^2$	$\hat{\sigma}_{DE}^2$	$\hat{\sigma}_{FM}^2$	h_x^2	h_a^2	h_r^2	$\hat{d}$
PG	1,30	0,70	0,60	0,74	0,58	0,16	0,25	0,71	0,49	0,27	1,30
(t ha ⁻¹)	[1,05; 1,67]	[0,56; 0,92]	[0,49; 0,75]	[0,6; 0,95]	[0,48; 0,73]	[0,12; 0,22]	[0,21; 0,30]	[0,64; 0,76]	[0,47; 0,52]	[0,25; 0,28]	[1,1; 1,53]
PROL ^c	98,17	79,09	19,08	82,71	66,81	15,90	33,42	0,59	0,32	0,25	0,69
	[73,98; 139,34]	[60,53; 109,66]	[13,45; 29,68]	[59,85; 126,79]	[50,11; 95,86]	[9,74; 30,92]	[28,22; 40,24]	[0,50; 0,66]	[0,30; 0,33]	[0,24; 0,27]	[0,55; 0,90]
P500	140,42	119,38	21,05	61,00	55,25	5,25	37,52	0,80	0,56	0,48	0,59
(gramas)	[113,70; 179,86]	[97,15; 151,63]	[2,46; 10,27]	[39,84; 70,07]	[45,50; 70,62]	[2,91; 12,75]	[31,67; 41,17]	[0,75; 0,83]	[0,53; 0,59]	[0,45; 0,56]	[0,50; 0,71]
NF ^b	74,06	69,40	4,67	22,31	18,93	3,39	19,75	0,88	0,64	0,60	0,37
	[60,95; 92,69]	[57,44; 86,07]	[3,51; 6,63]	[17,85; 29,32]	[15,52; 23,77]	[2,33; 5,55]	[16,67; 23,78]	[0,85; 0,90]	[0,61; 0,67]	[0,57; 0,63]	[0,31; 0,45]
NGF ^a	34,70	23,52	11,18	23,11	19,94	3,16	8,40	0,70	0,58	0,39	0,98
	[27,58; 45,17]	[18,61; 30,73]	[8,97; 14,43]	[19,50; 32,18]	[16,42; 24,99]	[2,14; 5,46]	[7,06; 10,07]	[0,64; 0,75]	[0,55; 0,61]	[0,37; 0,41]	[0,82; 1,16]
AP	103,71	79,00	24,71	42,45	35,96	6,49	24,64	0,80	0,55	0,42	0,79
(cm pl ⁻¹)	[84,32; 132,01]	[64,39; 100,23]	[19,93; 31,78]	[33,57; 56,88]	[29,24; 45,98]	[4,33; 10,90]	[20,80; 29,66]	[0,76; 0,84]	[0,52; 0,58]	[0,40; 0,44]	[0,67; 0,93]
AE	52,01	41,71	10,31	26,33	22,67	3,66	13,59	0,77	0,50	0,40	0,70
(cm pl ⁻¹)	[41,83; 67,25]	[33,72; 53,51]	[8,11; 13,73]	[20,68; 35,83]	[18,34; 29,16]	[2,34; 6,68]	[11,47; 16,36]	[0,72; 0,81]	[0,47; 0,52]	[0,38; 0,42]	[0,59; 0,84]
FF ^a	31,12	27,22	3,90	4,26	3,80	ns	8,23	0,83	0,65	0,57	0,54
(dias)	[25,33; 39,66]	[22,33; 34,29]	[3,01; 5,38]	[2,55; 27,41]	[2,41; 5,37]	-	[6,95; 9,91]	[0,79; 0,86]	[0,61; 0,69]	[0,54; 0,60]	[0,45; 0,64]
FM ^a	22,70	19,72	2,98	5,69	5,19	ns	6,07	0,81	0,61	0,53	0,55
(dias)	[18,38; 28,93]	[16,08; 24,85]	[2,31; 4,08]	[4,07; 12,50]	[3,85; 7,42]	-	[5,12; 7,30]	[0,77; 0,85]	[0,58; 0,66]	[0,50; 0,56]	[0,46; 0,66]
RP ^a	52,94	47,60	5,33	13,28	12,97	ns	13,71	0,87	0,65	0,58	0,47
(esp pl ⁻¹)	[43,48; 66,20]	[39,28; 58,11]	[4,19; 7,08]	[10,48; 16,64]	[10,48; 16,64]	-	[11,57; 16,50]	[0,84; 0,89]	[0,62; 0,68]	[0,55; 0,61]	[0,40; 0,93]
SG ^b	13,01	10,97	2,03	11,04	10,30	ns	6,17	0,44	0,34	0,28	0,61
	[9,15; 20,39]	[7,87; 16,50]	[1,28; 3,88]	[7,57; 20,03]	[7,31; 16,14]	-	[5,21; 7,43]	[0,31; 0,55]	[0,32; 0,35]	[0,27; 0,30]	[0,44; 0,87]

^a Estimativas multiplicadas por 10; ^b Estimativas multiplicadas por 10²; ^c Estimativas multiplicadas por 10⁴; ^d estimativas multiplicadas por 10⁵. Intervalos de confiança a 0,95 de probabilidade
PG: produção de grãos; PROL: prolificidade; NF: número médio de fileiras por espiga; NGF: número médio de grãos por fileira na espiga; P500: peso de 500 grãos; AP: altura de planta; AE: altura de espiga; FF: florescimento feminino; FM: florescimento masculino; RP: número de ramificações do pendão; SG: *stay green* (escala de notas, 1 a 5).

ANEXO I. Produtos médios e respectivas significâncias das análises de covariâncias conjuntas para as combinações do caráter *stay green* (SG) com os caracteres número de ramificações do pendão (RP), prolificidade (PROL), produção de grãos (PG)), peso de 500 grãos (P500), número médio de grãos por fileira na espiga (NGF), número de fileiras por espiga (NF), florescimento masculino (FM), florescimento feminino (FF), altura de planta (AP) e altura de espiga (AE)

FC	GL	Produtos médios (PM)									
		SGRP	SGPROL	SGPG	SGP500	SGNGF	SGNF	SGFM	SGFF	SGAP	SGAE
Prog (Exp)	245	-0,43**	0,03**	-0,36**	-8,57**	-0,08**	-0,04**	-0,40**	-0,71**	1,27**	0,36**
Lin (Exp)	5	-38,48**	5,33**	38,79**	332,35**	-2,88*	-54,14**	-33,34**	-72,38**	95,12**	63,45**
Prog x Lin (Exp)	245	-0,13**	-0,02**	-0,53**	-4,56**	-0,37**	-0,01**	-0,03**	0,01**	-1,29**	-0,67**
Amb x Prog (Exp)	490	-0,04**	0,00**	-0,23**	-2,41**	-0,02**	0,02**	0,01**	0,03**	0,09**	0,10**
Amb x Lin (Exp)	10	-6,26**	1,11**	-6,20**	-72,22**	-5,33**	5,55**	0,37**	-4,24**	-13,45**	-20,88**
Amb x Prog x Lin (Exp)	90	-0,02**	0,01**	-0,14**	-1,77**	-0,03**	0,01**	-0,03**	-0,05**	0,21**	0,04**
Erro efetivo	1.215	0,02**	0,00**	-0,11**	-1,44**	-0,03**	0,00**	-0,04**	-0,02**	0,20**	0,18**

ns, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste de *Pillai* adaptado por Silva (2015), respectivamente.

ANEXO J. Produtos médios e respectivas significâncias das análises de covariâncias conjuntas para as combinações do caráter peso de 500 grãos (P500) com os caracteres prolificidade (Prol), produção de grãos (PG), número médio de grãos por fileira na espiga (NGF), número de ramificações do pendão (NRP), número médio de fileiras por espiga (NF), florescimento feminino (FF) altura de planta (AP) e altura de espiga (AE)

FC	GL	Produtos médios (PM)							
		P500RP	P500PROL	P500PG	P500NGF	P500NF	P500FF	P500AP	P500AE
Prog (Exp)	245	-7,93**	-0,91**	11,20**	-17,62**	-23,43**	-10,52**	41,39**	-2,08**
Lin (Exp)	5	-15.036,33**	1494,66**	7.761,14**	-3.849,12**	-17.443,07**	-22.259,98**	31.544,06**	20.616,63**
Prog x Lin (Exp)	245	14,04**	1,24**	30,49**	27,65**	-1,71**	-20,52**	149,33**	98,85**
Amb x Prog (Exp)	980	0,39**	0,04**	4,71**	-0,63**	-0,99**	-0,63**	7,14**	5,93**
Amb x Lin (Exp)	20	-137,52**	6,84**	138,13**	-269,00**	-179,66**	92,35**	1.089,46**	1.126,54**
Amb x Prog x Lin (Exp)	980	-0,03**	-0,04**	2,27**	-0,27**	-0,62**	-0,48**	1,74**	1,77**
Erro efetivo	2.025	0,37**	0,01**	2,51**	0,74**	-0,69**	-0,56**	9,75**	5,79**

ns, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste de *Pillai* adaptado por Silva (2015), respectivamente.

ANEXO K. Produtos médios e respectivas significâncias das análises de covariâncias conjuntas para as combinações do caráter florescimento feminino (FF) com os caracteres número de ramificações do pendão (RP), prolificidade (PROL), produção de grãos (PG), número médio de grãos por fileira na espiga (NGF), número de fileiras por espiga (NF), florescimento masculino (FM), altura de planta (AP) e altura de espiga (AE)

FC	GL	Produtos médios (PM)							
		FFRP	FFPROL	FFPG	FFNGF	FFNF	FFFM	FFAP	FFAE
Prog (Exp)	245	-0,07**	-0,43**	-4,92**	-3,53**	0,08**	12,78**	-10,24**	-5,90**
Lin (Exp)	5	2.358,43**	-234,77**	-1.223,49**	608,22**	2.757,13**	1.690,14**	-4.941,98 ^{ns}	-3.264,98 ^{ns}
Prog x Lin (Exp)	245	-2,15**	-0,23**	-4,76**	-5,39**	-0,20**	4,76**	-22,06**	-14,22**
Amb x Prog (Exp)	980	-0,60**	-0,06**	-0,68**	-0,66**	-0,15**	1,77**	-1,78**	-1,10**
Amb x Lin (Exp)	20	26,75**	-0,02**	-1,81**	-1,49**	-0,58**	16,70**	78,55**	90,15**
Amb x Prog x Lin (Exp)	980	-0,22**	-0,04**	-0,47**	-0,38**	-0,01**	1,54**	-1,66**	-1,16**
Erro efetivo	2.025	-0,35**	-0,04**	-0,55**	0,02**	-0,08**	1,40**	-1,37**	-1,27**

^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste de *Pillai* adaptado por Silva (2015), respectivamente.

ANEXO L. Produtos médios e respectivas significâncias das análises de covariâncias conjuntas para as combinações do caráter florescimento masculino (FM) com os caracteres produção de grãos (PG), número médio de grãos por fileira na espiga (NGF), número médio de fileiras por espiga, altura de planta (AP), altura de espiga (AE), número de ramificações do pendão (RP) e peso de 500 grãos (P500)

FC	GL	Produtos médios (PM)							
		FMPROL	FMPG	FMNGF	FMNFI	FMAP	FMAE	FMRP	FMP500
Prog (Exp)	245	-0,30**	-4,04**	-3,82**	-0,28**	-2,43**	-0,58*	-6,09**	-8,17**
Lin (Exp)	5	-111,33**	-580,76 ^{ns}	286,11**	1.308,18**	-2.331,19**	-1.551,79 ^{ns}	-1.163,95 ^{ns}	-10.547,43**
Prog x Lin (Exp)	245	-0,16**	-3,63**	-4,07**	-0,26**	-16,18**	-10,72**	-1,33**	-16,75**
Amb x Prog (Exp)	980	-0,04**	-0,48**	-0,37**	-0,13**	-1,29**	-0,59**	-0,13**	-0,57**
Amb x Lin (Exp)	20	-0,14**	-4,06**	-1,26**	2,98**	29,97**	44,52**	-13,91**	-13,73**
Amb x Prog x Lin (Exp)	980	-0,02**	-0,36**	-0,31**	-0,01**	-1,67**	-1,02**	-0,27**	-0,54**
Erro efetivo	2025	-0,03**	-0,42**	0,18**	-0,06**	-1,26**	-0,85**	-0,24**	-1,17**

^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste de *Pillai* adaptado por Silva (2015), respectivamente.

ANEXO M. Produtos médios e respectivas significâncias das análises de covariâncias conjuntas para as combinações do caráter altura de espiga (AE) com os caracteres altura de planta (AP), número de fileiras por espiga (NF), número de grãos por fileira (NGF) e produção de grãos (PG) e para as combinações do caráter NF com os caracteres AP, NGF e PG

FC	GL	Produtos médios (PM)						
		AEAP	AENF	AENGf	AEPG	NFAP	NFNGF	NFPG
Prog (Exp)	245	372,75**	4,23*	22,55**	17,45**	2,33*	-0,66**	0,38**
Lin (Exp)	5	3.057,19**	-2.141,96 ^{ns}	-482,41**	792,19**	-3.692,10 ^{ns}	595,96**	-1.006,65*
Prog x Lin (Exp)	245	243,36**	1,43**	37,29**	25,41**	2,42**	0,48**	0,43**
Amb x Prog (Exp)	1.225	74,10**	0,50**	1,19**	2,57**	0,43**	0,03**	0,10**
Amb x Lin (Exp)	25	685,95**	-16,77**	-20,38**	64,03**	-20,63**	0,70**	-3,78**
Amb x Prog x Lin (Exp)	1225	59,15**	0,29**	2,28**	2,11**	0,21**	0,05**	0,10**
Erro efetivo médio	2.430	50,61**	0,07**	0,28**	1,32**	-0,03**	0,40**	-0,03**

^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste de *Pillai* adaptado por Silva (2015), respectivamente.

ANEXO N. Produtos médios e respectivas significâncias das análises de covariâncias conjuntas para as combinações do caráter número médio de grãos por fileira (NGF) com os caracteres produção de grãos (PG), prolificidade (PROL), número de ramificações do pendão (RP) e altura de planta (AP) e para as combinações do caráter PG com os caracteres PROL, RP e AP

FC	GL	Produtos médios (PM)						
		NGFPG	NGFPROL	NGFRP	NGFAP	PGPROL	PGRP	PGAP
Prog (Exp)	245	3,99**	0,29**	2,50**	24,34**	0,39**	1,15**	22,93**
Lin (Exp)	5	-230,09 ^{ns}	-45,92**	511,07**	-856,47**	79,86**	-853,54 ^{ns}	1.453,90**
Prog x Lin (Exp)	245	8,90**	0,41**	5,93**	56,93**	0,44**	4,28**	39,55**
Amb x Prog (Exp)	1.225	0,57**	0,02**	0,46**	1,52**	0,12**	0,28**	3,58**
Amb x Lin (Exp)	25	3,58**	0,13**	19,57**	-13,09**	1,49**	-2,79**	73,38**
Amb x Prog x Lin (Exp)	1225	0,69**	0,03**	0,39**	2,68**	0,11**	0,37**	2,72**
Erro efetivo médio	2.430	0,71**	0,03**	0,17**	1,12**	0,00**	0,11**	1,82**

^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste de *Pillai* adaptado por Silva (2015), respectivamente.

ANEXO O. Produtos médios e respectivas significâncias das análises de covariâncias conjuntas para as combinações do caráter prolificidade (PROL) com os caracteres número de fileiras por espiga (NF), número de ramificações do pendão (RP), altura de planta (AP), altura de espiga (AE), para as combinações do caráter RP com os caracteres AP e NF e para a combinação do caráter AE com o caráter RP

FC	GL	Produtos médios						
		PROLNF	PROLRP	PROLAP	PROLAE	RPAP	RPNF	AERP
Prog (Exp)	245	-0,10**	-0,21**	1,77**	1,51**	7,44**	3,95**	17,74*
Lin (Exp)	5	-202,97**	-172,63**	292,76**	169,70**	-3.167,39 ^{ns}	2.206,11**	-1.814,55 ^{ns}
Prog x Lin (Exp)	245	0,01**	0,19**	1,91**	1,19**	30,36**	0,28**	19,62**
Amb x Prog (Exp)	1.225	0,00**	0,03**	0,18**	0,14**	4,01**	0,18**	3,46**
Amb x Lin (Exp)	25	-0,15**	-0,20**	8,75**	7,67**	39,40**	3,29**	37,70**
Amb x Prog x Lin (Exp)	1.225	0,00**	0,02**	0,10**	0,09**	4,43**	0,08**	3,48**
Erro efetivo médio	2.430	0,00**	-0,02**	0,16**	0,13**	3,25**	0,04**	2,75**

^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste de *Pillai* adaptado por Silva (2015), respectivamente.

ANEXO P. Valores e significâncias das estimativas da covariância genética ($\widehat{COV}_{Gxy}$), acima da diagonal, e fenotípica ($\widehat{COV}_{Fxy}$), abaixo da diagonal, entre os caracteres avaliados

Caráter	PG	PROL	NF	NGF	P500	AP	AE	FF	FM	RP	SG
PG	-	0,07**	0,07 ^{ns}	1,25**	4,12**	6,30**	4,42**	-1,28**	-1,04**	0,47**	-0,11**
PROL	0,02**	-	-0,02**	0,08**	-0,06 ^{ns}	0,42**	0,32**	-0,09**	-0,07**	-0,03 ^{ns}	0,00 ^{ns}
NF	0,02 ^{ns}	0,00**	-	-0,08 ^{ns}	-4,60**	0,50 ^{ns}	0,72 ^{ns}	0,03 ^{ns}	-0,06 ^{ns}	0,16**	1,33 ^{ns}
NGF	0,17**	0,01**	-0,03 ^{ns}	-	-0,61**	8,32**	6,48**	-1,07**	-1,07**	0,10 ^{ns}	-0,08 ^{ns}
P500	0,56**	-0,05 ^{ns}	-1,17**	-0,88*	-	2,07**	-0,10 ^{ns}	-0,53 ^{ns}	0,41 ^{ns}	-0,40 ^{ns}	-2,52**
AP	0,96**	0,07**	0,10 ^{ns}	1,01**	21,61**	-	65,13**	-3,73**	-1,68 ^{ns}	0,31 ^{ns}	0,14 ^{ns}
AE	0,73**	0,06**	0,18 ^{ns}	0,94**	8,11 ^{ns}	15,53**	-	-2,27*	-0,97 ^{ns}	0,74**	-0,03 ^{ns}
FF	-0,25**	-0,02**	0,00 ^{ns}	-0,18**	-3,98**	-0,51 ^{ns}	-0,29 ^{ns}	-	2,53**	0,00 ^{ns}	-0,24**
FM	-0,20**	-0,01**	-0,01 ^{ns}	-0,19**	-3,14**	-0,12 ^{ns}	-0,03 ^{ns}	0,64**	-	-0,30**	-0,14**
RP	0,05 ^{ns}	-0,01*	0,65**	0,80**	-0,26	2,73 ^{ns}	3,73**	-0,09 ^{ns}	-1,30**	-	-0,15**
SG	-0,03**	0,00*	0,23 ^{ns}	-0,01 ^{ns}	-0,71**	0,11 ^{ns}	0,03 ^{ns}	-0,06**	-0,03**	-0,04*	-

**Significativo a 1% de probabilidade pelo teste *F*. *Significativo a 5% de probabilidade pelo teste *F*; ns – não significativo. PG: produção de grãos (t ha⁻¹). PROL: prolificidade (espigas planta⁻¹); NF: número médio de fileiras por espiga; NGF: número médio de grãos por fileira na espiga; P500: peso de 500 grãos (gramas); AP: altura de planta (cm); AE: altura de espiga (cm); FF: florescimento feminino (dias); FM: florescimento masculino (dias); RP: número de ramificações do pendão; SG: *stay green* (notas).

ANEXO Q.

Estimativas dos efeitos aditivos e de dominância dos QTL

As estimativas dos efeitos aditivos e de dominância dos QTL foram obtidas de acordo com Lu et al. (2003). Considerando um QTL Q atuando no controle genético do caráter e que possui o genótipo QQ na linhagem L14-04B e qq na linhagem L08-05F, os contrastes para população de retrocruzamento foram definidos conforme apresentados no capítulo 2 (eq. 26 e 27):

$$c_1 = \frac{(QQ - qq)}{2} = "a" = \frac{(a - d)}{2} \quad (26)$$

$$c_2 = \frac{(QQ - qq)}{2} = "a" = \frac{(a + d)}{2} \quad (27)$$

em que, c_1 é o contraste no RCL14-04B e c_2 é o contraste no RCL08-05F.

Esses dois contrastes correspondem aos valores que o *QTL Cartographer* fornece como o valor do efeito aditivo a para cada retrocruzamento e, como demonstrado, não correspondem apenas ao valor aditivo. Dessa forma, os valores dos efeitos aditivos e de dominância foram estimados para cada QTL, de acordo com as eq. (28) e (29), apresentadas no capítulo 2:

$$a = c_1 + c_2 \quad (28)$$

$$d = c_2 - c_1 \quad (29)$$

Contudo essas estimativas dos efeitos aditivos e de dominância não consideram as possíveis interações entre QTL ou seja, efeitos epistáticos.

Desse modo, com a finalidade de detectar interações epistáticas entre QTL, Melchinger et al. (2007, 2008) derivaram os efeitos dos QTL para o Delineamento III utilizando linhagens endogâmicas recombinantes (*recombinant inbred lines* - RILs) sob a métrica F_2

Como é bem conhecido, os valores genotípicos sob a métrica F_2 são, eq. (44, 45 e 46):

$$AA = BB = a - (d/2) \quad (44)$$

$$Aa = Bb = d/2 \quad (45)$$

$$aa = bb = -a - (d/2) \quad (46)$$

Considerando o cruzamento de duas linhagens contrastantes, L_1 (AABB) e L_2 (aabb), os valores genotípicos das progênes de retrocruzamento obtidas a partir de linhagens endogâmicas

recombinantes (RILs), provenientes do cruzamento de L_1 e L_2 , retrocruzadas com ambos parentais, de acordo com o delineamento III, podem ser observados nas tabelas 16 e 17:

Tabela 16. Genótipos das linhagens endogâmicas recombinantes (gen. RILs), frequência genotípica (Freq), genótipos das linhagens endogâmicas recombinantes retrocruzadas com a linhagem L_1 (Gen. RC_1) e respectivos valores genotípicos

Gen. RILs	Freq.	Gen. RC_1	Valores genotípicos (VG) ¹
AABB	1/4	AABB	$a_A - d_A/2 + a_B - d_B/2 + aa_{AB} - da_{AB}/2 - da_{BA}/2 + dd_{AB}/4$
AAbb	1/4	AAbb	$a_A - d_A/2 + d_B + da_{AB}/2 - dd_{AB}/4$
aaBB	1/4	AaBB	$d_A/2 + a_B - d_B/2 + da_{BA} - dd_{AB}/4$
aabb	1/4	AaBb	$d_A/2 + d_B/2 - dd_{AB}/4$

¹ aa, da e dd são referentes aos efeitos epistáticos aditivos por aditivos, dominantes por aditivos e de dominância por dominância, respectivamente.

Tabela 17. Genótipos das linhagens endogâmicas recombinantes (gen. RILs), frequência genotípica (Freq), genótipos das linhagens endogâmicas recombinantes retrocruzadas com a linhagem L_2 (Gen. RC_1) e respectivos valores genotípicos

Gen. RILs	Freq.	Gen. RC_1	Valores genotípicos (VG) ¹
AABB	1/4	AaBb	$d_A/2 - d_B/2 + dd_{AB}/4$
AAbb	1/4	Aabb	$d_A/2 + a_B - d_B/2 - da_{BA}/2 - dd_{AB}/4$
aaBB	1/4	aaBb	$-a_A - d_A/2 + d_B/2 - da_{AB}/2 - dd_{AB}/4$
aabb	1/4	aabb	$-a_A - d_A/2 - a_B - d_B/2 + aa_{AB} + da_{AB}/2 + da_{BA}/2 + dd_{AB}/4$

¹ aa, da e dd são referentes aos efeitos epistáticos aditivos por aditivos, dominantes por aditivos e de dominância por dominância, respectivamente.

Como o valor esperado do efeito aditivo de um QTL é a metade da diferença entre os homozigotos das RILs, assim como apresentado por (Lu et al. 2003), os contrastes obtidos para a população retrocruzada com a L_1 , (H_1), e para a população retrocruzada com a L_2 (H_2) são definidos conforme apresentado na eq. (47, 48, 49, 50, 51, 52 e 53):

$$H_1 = H_2 = \{(1/2)[VG(AABB) - VG(aabb)]\}/2 \quad (47)$$

$$H_1 = \left\{ (1/2) \left[(a_A - d_A/2 + d_B/2 + aa_{AB} - da_{AB}/2 - da_{BA}/2 + dd_{AB}/4) - (d_A/2 + d_B/2 + dd_{AB}/4) \right] \right\} / 2 \quad (48)$$

$$H_1 = \{(1/2)(2a - 2d + aa - da)\}/2 \quad (49)$$

$$H_1 = [a - d + (1/2)aa - (1/2)da]/2 \quad (50)$$

$$H_2 = \left\{ (1/2) \left[\left(d_A - d_B/2 + dd_{AB}/4 \right) - (a_A - d_A/2 - a_B - d_B/2 + aa_{AB}) \right] \right\} / 2 \quad (51)$$

$$+ da_{BA}/2 + dd_{AB}/4$$

$$H_2 = [(1/2)(2a + 2d - aa - da)]/2 \quad (52)$$

$$H_2 = [a + d - (1/2)aa - (1/2)da]/2 \quad (53)$$

Portanto os efeitos aditivos e de dominância obtidos da seguinte forma, eq. (54 e 55):

$$Z_1 = H_1 + H_2 = a - (1/2)da \quad (54)$$

$$Z_2 = H_2 - H_1 = d - (1/2)aa \quad (55)$$

Percebe-se que os contrastes H_1 e H_2 , obtidos por Melchinger et al. (2008) são similares aos c_1 e c_2 , obtidos por Lu et al. (2003). Na ausência de interações epistáticas, as estimativas obtidas pelos contrastes propostos por Lu et al. (2003) são as mesmas das obtidas por Melchinger et al. (2008), contudo na presença de interações epistáticas significativas, as estimativas dos efeitos aditivos e de dominância obtidos por Lu et al. (2003) são viesados.