

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

**Mapeamento de QTLs de caracteres relacionados à tolerância ao estresse
hídrico em milho tropical**

Tassiano Maxwell Marinho Câmara

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

**Piracicaba
2006**

Tassiano Maxwell Marinho Câmara
Engenheiro Agrônomo

Mapeamento de QTLs de caracteres relacionados à tolerância ao estresse hídrico em milho tropical

Orientador:
Prof. Dr. CLÁUDIO LOPES DE SOUZA JÚNIOR

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

Piracicaba
2006

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - ESALQ/USP**

Câmara, Tassiano Maxwell Marinho

Mapeamento de QTLs de caracteres relacionados à tolerância ao estresse hídrico em milho tropical / Tassiano Maxwell Marinho Câmara. - - Piracicaba, 2006.
177 p.

Tese (Doutorado) - - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 2006.
Bibliografia.

1. Estresse hídrico 2. Grão – Produção 3. Mapeamento genético 4. Melhoramento genético vegetal 5. Milho I. Título

CDD 633.15

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

Dedicatória

Este trabalho é dedicado a
José de Oliveira Câmara e Maria da Natividade Marinho Câmara

Agradecimentos

A Deus por tudo;

Ao CNPq, pela concessão da bolsa;

Ao Departamento de Genética da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, pelo suporte acadêmico e financeiro;

Ao professor Dr. Cláudio Lopes de Souza Jr., pelos ensinamentos e comprometimento com o presente trabalho, pelo exemplo profissional e pela amizade;

A meus pais, José de Oliveira Câmara e Maria da Natividade Marinho Câmara, pelo amor, exemplo de luta, pelas orações e pelo apoio financeiro e emocional e a meus irmãos, Cláudio Alysson Marinho Câmara, Marciano Marinho Câmara, Maykel Samuel Marinho Câmara e José de Oliveira Câmara Júnior, eles que sempre acreditaram em mim e me deram força;

A Giovana Viviani, pela ajuda na confecção da tese, pelo carinho e companheirismo;

Aos professores da ESALQ, Cláudio Lopes de Souza Jr., José Branco de Miranda Filho, Roland Vencovsky, Antônio Augusto Franco Garcia, Margarida Lopes R. de Aguiar Percin, Natal Antônio Vello, Marcio de Castro Silva Filho, Elizabeth Ann Veasey, Giancarlo Conde Xavier Oliveira, Luis Eduardo Aranha Camargo e Décio Barbin, pela formação acadêmica;

Aos colegas de laboratório Dyeme A. V. Bento, Emiliano F. Nassau, Geovani F. Alves, Gustavo V. Moro, José Ubirajara V. Moreira, Luciana A. Carlini Garcia, Mateus Figueiredo Santos, Milena de Luna Alves Lima, Pedro Radi Belicuas, Sanzio Carvalho Lima Barrios e Sydney Netto Parentoni, pelo auxílio nos trabalhos de campo e laboratório e pela amizade sincera;

Aos funcionários do Departamento de Genética, em especial a Ariberto Soares de Oliveira, pela competência e exemplo de comprometimento e amor pelo trabalho;

Aos amigos que contribuíram para o manuscrito desta com sugestões, pelo apoio nas horas difíceis e pelo companheirismo, em especial aos (as) colegas Ana Lúcia Bonna, Carolina Viana Morgante, Eder Jorge de Oliveira, Francisco José Correia Farias, Juliano Gomes Pádua, Karem Guimarães Xavier Meireles e Sybelle Barreira.

A Apodi - RN, e a seus filhos, Jair, Elson, Ronaldo, Ecílio, Zé, Moisés, Egilson, Sandro, Maroni, entre tantos outros. Minhas origens foram, são e serão minhas forças para suplantar todos os obstáculos.

Enfim, a todos que, direta ou indiretamente, contribuíram para o sucesso de minha estada em Piracicaba. Devo tudo isso a vocês, obrigado.

SUMÁRIO

RESUMO	8
ABSTRACT	9
1 INTRODUÇÃO.....	10
2 DESENVOLVIMENTO.....	13
2.1 Revisão Bibliográfica	13
2.1.1 Melhoramento genético de milho visando tolerância ao estresse hídrico	13
2.1.2 Caracteres relacionados à tolerância ao estresse hídrico em milho.....	16
2.1.2.1 Prolifricidade	16
2.1.2.2 Intervalo entre florescimentos	19
2.1.2.3 Número de ramificações do pendão	22
2.1.2.4 Stay-green.....	26
2.1.3 Mapeamento de QTLs para produção de grãos e para caracteres relacionados à tolerância ao estresse hídrico	30
2.1.3.1 Produção de grãos e prolifricidade	30
2.1.3.2 Caracteres relacionados ao florescimento	35
2.1.3.3 Número de ramificações do pendão	39
2.1.3.4 Stay-green.....	41
2.1.4 Consistência no mapeamento de QTLs	43
2.2 Material e Métodos.....	48
2.2.1 Material.....	48
2.2.2 Extração, amplificação e genotipagem do DNA	48
2.2.3 Mapa genético.....	49
2.2.4 Ambientes de avaliação e delineamento experimental.....	50
2.2.5 Caracteres avaliados	51
2.2.6 Análises de variâncias	52
2.2.7 Estimativas de parâmetros genéticos.....	53
2.2.7.1 Estimativas de variâncias e coeficiente de herdabilidade.....	53
2.2.7.2 Estimativas de covariâncias e correlações.....	55
2.2.8 Mapeamento de QTLs	56
2.2.9 Análise da interação QTL x ambientes.....	60

2.2.10 Obtenção do limite crítico ou “threshold”	61
2.2.11 Proporção da variação explicada pelos QTLs	62
2.2.12 Grau de dominância e identificação da origem dos alelos	63
2.2.13 Coincidência de QTLs mapeados entre os caracteres	64
2.3 Resultados e Discussão.....	66
2.3.1 Mapa genético.....	66
2.3.2 Análises de variâncias	67
2.3.3 Estimativas de parâmetros genéticos.....	68
2.3.3.1 Estimativas de variâncias	68
2.3.3.2 Estimativas de herdabilidades	70
2.3.3.3 Coeficientes de correlações	72
2.3.4 Mapeamento de QTLs	75
2.3.4.1 Mapeamento de QTLs para produção de grãos.....	75
2.3.4.2 Mapeamento de QTLs para prolificidade.....	80
2.3.4.3 Mapeamento de QTLs para florescimento	83
2.3.4.4 Mapeamento de QTLs para número de ramificações do pendão	89
2.3.4.5 Mapeamento de QTLs para stay-green.....	92
2.3.4.6 Coincidência de QTLs mapeados para os diferentes caracteres.....	95
2.3.4.7 Concordância de QTLs mapeados em diferentes populações	99
2.3.5 Considerações gerais	103
3 CONCLUSÕES	109
REFERÊNCIAS	110
ANEXOS.....	133

RESUMO

Mapeamento de QTLs de caracteres relacionados à tolerância ao estresse hídrico em milho tropical

Caracteres relacionados à tolerância ao estresse hídrico e correlacionados à produção de grãos têm sido considerados em programas de melhoramento de milho em função dos insucessos obtidos na seleção direta para produção de grãos sob estresse hídrico. O objetivo deste trabalho foi mapear QTLs de caracteres relacionados à tolerância ao estresse hídrico, estimar seus efeitos genéticos, e estudar a interação QTL por ambientes em duas populações de milho tropical. Duzentas e cinquenta e seis progênies $F_{2:3}$ de cada uma das duas populações, denominadas posteriormente U e D, foram avaliadas no delineamento em látice simples 16 x 16 em nove ou sete ambientes. As parcelas foram uma fileira de 4,0 m de comprimento, espaçadas entre si por 0,8 m, e 0,2 m entre plantas (62.500 plantas ha^{-1}). Os caracteres avaliados foram produção de grãos com 15% de umidade dos grãos (PG), prolificidade (PROL), florescimento feminino (FF), florescimento masculino (FM), intervalo entre florescimentos (IF), número de ramificações do pendão (NRP) e stay-green (SG). Para o mapeamento de QTLs foi utilizado o mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes. Em ambas populações foi detectada variância genética para todos os caracteres. Produção de grãos apresentou correlação genética significativa nas populações D e U com PROL (0,88 e 0,79), e FF (-0,44 e -0,76); PG também foi geneticamente correlacionado com FM (-0,74) na população U, e com SG (-0,50) na população D. Vinte e quatro, 19, 16, 14, 15, 12 e 20 QTLs foram mapeados na população D, e 17, 22, 34, 28, 17, 26 e 33 QTLs foram mapeados na população U para PG, PROL, IF, FF, FM, NRP e SG, respectivamente. Os QTLs foram distribuídos por todos os 10 cromossomos, mas um menor número de QTLs foi mapeado nos cromossomos 6, 7, 9 e 10 em ambas populações. QTLs para diferentes caracteres foram mapeados em posições coincidentes para várias regiões genômicas em ambas populações. Cerca de 90% dos QTLs mapeados apresentaram pequenos efeitos genéticos, cada um explicando menos de 5% da variância fenotípica dos caracteres. A variância fenotípica total explicada pelos QTLs variou de 32,17% (FF) a 64,55% (FM) na população D, e de 41,70% (PG) a 69,30% (IF) na população U. O grau médio de dominância variou de dominância parcial a sobredominância na população D, enquanto na população U a sobredominância foi o grau médio de dominância para a maioria dos caracteres. Para todos os caracteres a maioria dos QTLs interagiu significativamente com os ambientes em ambas populações. Os QTLs com efeitos mais pronunciados foram, em geral, mais estáveis entre ambientes. Esses QTLs estáveis foram previamente relatados em outras populações sugerindo que eles também poderiam ser mais estáveis entre germoplasmas. QTLs estáveis poderiam ser úteis em estratégias de seleção assistida por marcadores para desenvolver híbridos de milho com alta produtividade e com baixa redução na produção de grãos sob estresse hídrico.

Palavras-chave: QTLs; milho; estresse hídrico; stay-green; intervalo entre florescimentos; produção de grãos

ABSTRACT

Mapping QTLs of traits related to moisture stress tolerance in tropical maize

Traits related to moisture stress tolerance and correlated to grain yield have been considered in maize breeding programs because direct selection for grain yield under moisture stress has been unsuccessful. The objectives of this paper were to map QTLs of traits related to moisture stress tolerance, to estimate their genetic effects, and to study the QTL by environment interaction in two tropical maize populations. Two hundred and fifty-six $F_{2:3}$ progenies from each of the two populations, thereafter named U and D, were evaluated in 16 x 16 simple lattice designs at nine or seven environments. Plots were one row 4.0 m long, 0.8 m spaced apart, and 0.20 m between plants (62,500 plants ha⁻¹). The traits were recorded on grain yield at 15% grain moisture (GY), prolificacy (PRO), days to silk extrusion (SD), days to anthesis (AD), anthesis-silking interval (ASI), number of tassel branches (TB), and stay-green (SG). The composite interval mapping extended to multiple environments was used to map QTLs. Significant genetic variances were detected for all traits in both populations. Grain yield showed significant genetic correlations in populations D and U with PRO (0.88 and 0.79), and SD (-0.44 and -0.76); GY was also genetically correlated with SD (-0.74) in population U, and with SG (-0.50) in population D. Twenty-four, 19, 16, 14, 15, 12, and 20 QTLs were mapped in population D, and 17, 22, 34, 28, 17, 26, and 33 QTLs were mapped in population U for GY, PRO, ASI, SD, AD, TB, and SG, respectively. The QTLs were distributed along the 10 chromosomes, but a lower number of QTLs was mapped in both populations in chromosomes 6, 7, 9, and 10. QTLs for different traits were mapped in the same positions for several genomic regions in both populations. About 90% of the QTLs mapped presented lower genetic effects, each explaining less than 5% of the phenotypic variance of the traits. The total phenotypic variance explained by the QTLs ranged from 32.17% (SD) to 64.55% (AD) in population D, and from 41.70% (GY) to 69.30% (ASI) in population U. The average level of dominance ranged from partial dominance to overdominance in population D, but in population U overdominance was the average level of dominance for most of the traits. For all traits most of the QTLs interacted significantly with environments in both populations. The QTLs with larger effects were, in general, more stable across environments. These stable QTLs were previously reported in other populations suggesting that they could also be more stable across germplasms. Stable QTLs could be useful in marker-assisted selection strategies to develop high yielding maize hybrids with low grain yield decrease under moisture stress.

Key-words: QTLs, maize, moisture stress, stay-green, anthesis-silking interval, grain yield.

1 INTRODUÇÃO

Na maioria das áreas cultivadas com milho no mundo a ocorrência de seca ou períodos de estresse hídrico é um dos principais fatores abióticos causadores de substanciais reduções na produtividade. No Brasil, as áreas cultivadas com milho são predominantemente conduzidas sem irrigação e mesmo em anos regulares de precipitação observam-se, normalmente, perdas na produção de grãos em função, principalmente, de períodos de estiagem denominados “veranicos”. Fatores abióticos, principalmente seca, fizeram com que o país deixasse de colher mais de 15 milhões de toneladas de grãos de milho entre os anos de 1996 e 2002, sendo que, em algumas regiões foram observadas perdas superiores a 92% e 88% nas safras de 1998 e 2001, respectivamente (IBGE, 2004).

À medida que o cultivo do milho avança fora da época normal de plantio, seja em função de atrasos no próprio plantio, seja pelo cultivo do milho na entressafra, o denominado “milho safrinha”, a probabilidade de períodos prolongados de seca ou mesmo de veranicos aumenta. Como a maioria dos cultivares comerciais têm sido desenvolvidos visando alta produção de grãos em condições ótimas de cultivos, as perdas em produtividade quando da ocorrência de déficit hídrico são inevitáveis (FROVA et al., 1999). Desse modo, é necessário priorizar o desenvolvimento de cultivares tolerantes a deficiência hídrica nos programas de melhoramento de milho.

Contudo, muitos programas de melhoramento não têm tido sucesso no desenvolvimento de cultivares tolerantes ao déficit hídrico. A seleção para produção de grãos sobre seca tem sido considerada ineficiente em função da alta proporção da variância ambiental em relação à genética, o que reduz a herdabilidade do caráter e dificulta a seleção de genótipos superiores (RIBAUT et al., 1999). O melhoramento convencional para produção de grãos em condições de estresse hídrico é moroso e laborioso, visto que as condições experimentais devem ser cuidadosamente manejadas (RIBAUT et al., 1997; KEBEDE et al., 2001). Além da redução na herdabilidade para produção de grãos ser paralelamente associada ao aumento do estresse ambiental, o déficit de umidade induz a redução na produção, sendo esta redução dependente de dois fatores com efeitos combinados, qual seja, a susceptibilidade da planta à seca e a expressão do potencial produtivo tanto sob estresse, quanto em condições normais, fazendo com que a seleção torne-se mais complexa. Na maioria dos países tropicais há apenas uma época do ano

onde não ocorrem chuvas, e que se pode praticar seleção para tolerância à seca, o que sensivelmente aumenta o tempo gasto no desenvolvimento e liberação de cultivares tolerantes ao estresse hídrico (RIBAUT et al., 1997). Desse modo, faz-se necessária à seleção de caracteres que reconhecidamente estejam relacionados à tolerância ao déficit hídrico e que possam ser manipulados em experimentos na ausência de déficits hídricos.

Inúmeros autores relatam que os principais caracteres a serem considerados em programas de melhoramento visando tolerância a déficits hídricos são: prolificidade (número de espigas por planta); intervalo entre florescimentos masculino e feminino; número de ramificações do pendão; e senescência retardada das folhas e colmo (stay-green). Estes caracteres apresentam, geralmente, herdabilidade elevada, são correlacionados com a produção de grãos, e são passíveis de serem avaliados fenotipicamente em larga escala (SULLIVAN; BLUM, 1970; HALLAUER; TROYER, 1972; MOTTO; MOLL, 1983; BOLAÑOS; EDMEADES, 1993a; RIBAUT et al., 1996 e 1997; AGRAMA; MOUSSA, 1996; BÄNZINGER et al., 2000; KAMARA et al., 2003). Duvick (2005) mostrou que os ganhos genéticos obtidos no Estados Unidos na produção de grãos em milhos nos últimos 70 anos foram acompanhados por mudanças em: i) número de ramificações do pendão - teve redução consistente por todo o período desde que surgiram os primeiros híbridos; ii) stay-green - consistentemente aumentou (reduziu a senescência foliar) nos sucessivos novos híbridos; iii) florescimento feminino - pouca ou nenhuma alteração na ausência de estresse abiótico, contudo, na presença de estresse, o caráter foi retardado em híbridos antigos e se manteve relativamente constante em híbridos modernos; iv) intervalo entre florescimentos – mostrou, em média, uma tendência linear de redução de intervalo, em particular quando os híbridos se desenvolveram sob estresse hídrico ou de alta densidade; e v) prolificidade - não houve alteração quando os híbridos se desenvolveram sob condições sem ou com pouso estresse; contudo, sob alta densidade de plantas houve um acréscimo em prolificidade durante esse período.

Como a maioria dos caracteres de importância econômica/agronômica, os caracteres relacionados à deficiência hídrica são poligênicos, isto é, são controlados por um número desconhecido de locos. O estudo da herança destes caracteres, portanto, é primordial para inseri-los nos programas de melhoramento de milho. Inúmeros procedimentos podem ser usados para avaliar as bases fisiológicas e genéticas da herança desses caracteres. Contudo, os conceitos básicos da variação quantitativa têm considerado somente os efeitos conjuntos de todos os genes que causam a variação. Uma descrição completa desses caracteres seria possível investigando as

propriedades dos genes individualmente. Com o advento dos marcadores moleculares, tornou-se possível mapear locos que controlam caracteres poligênicos (QTLs), conhecendo sua distribuição no genoma, e estimar os seus efeitos aditivos e dominantes permitindo um melhor entendimento da herança destes caracteres.

Devido à importância desses caracteres no desenvolvimento de cultivares tolerantes a estresse hídrico e da importância em investigar a heranças desses caracteres sob condições tropicais, o presente trabalho teve como objetivos principais: (i) mapear QTLs para produção de grãos e para caracteres relacionados à tolerância a déficits hídricos em duas populações de milho tropical utilizando o mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes (JIANG; ZENG, 1995); (ii) estimar os efeitos genéticos dos QTLs mapeados; e (iii) investigar a consistência dos QTLs entre populações e a importância da interação QTL x ambiente na expressão desses QTLs.

2 DESENVOLVIMENTO

2.1 Revisão Bibliográfica

2.1.1 Melhoramento genético de milho visando tolerância ao estresse hídrico

O estresse hídrico afeta a cultura do milho em diferentes níveis de intensidade, e praticamente em todos os estágios de desenvolvimento, todavia, a cultura é preferencialmente mais susceptível durante o período de florescimento (GRANT et al., 1989; BÄNZINGER et al., 2000). Extrema sensibilidade ao estresse hídrico estaria confinada num intervalo entre -2 e 22 dias após o florescimento feminino, com um pico aos 7 dias (BÄNZINGER et al., 2000). Secas durante esse período resultam em um mensurável aumento no intervalo entre florescimentos, pelo retardamento do florescimento feminino (EDMEADES et al., 1999), e no aborto de grãos duas a três semanas após o florescimento feminino (BOYLE; BOYER; MORGAN, 1991). Completa esterilidade das plantas de milho pode ocorrer se o período de estresse se estende num intervalo entre a emergência do pendão e o início do enchimento de grãos (BÄNZINGER et al., 2000). Perdas significativas e de magnitudes variadas na produção de grãos são, dessa forma, esperadas quando as condições ideais de umidade requeridas pela cultura do milho não são satisfeitas, sendo que essas perdas tendem a ser mais acentuadas em genótipos que não apresentem características de resistência à deficiência hídrica.

Assim, faz-se necessário o desenvolvimento de cultivares mais adaptados a condições de estresse hídrico. Contudo, a seleção para produção de grãos sobre estresse, quando comparada com a seleção sobre condições normais de umidade, tem sido considerada menos eficiente em função da redução na estimativa de herdabilidade para produção de grãos, pelo aumento da variação residual e redução da variância genética. Com o aumento do estresse, a variância genética para produção de grãos decresce mais rapidamente que a variância ambiental. O uso de caracteres secundários pode melhorar a eficiência da seleção nessas condições caso estes tenham claro valor adaptativo ao estresse, alta herdabilidade, correlação genética alta e significativa com a produção de grãos e sejam facilmente mensurados (BOLAÑOS; EDMEADES; MARTINEZ, 1993; KAMARA et al., 2003). Richards (2006) acrescenta que um caráter secundário para ser usado no melhoramento para produção de grãos sob estresse hídrico deve ter custo acessível para

mensuração, não acarretar desvantagens sob condições favoráveis e não ser associado com efeitos pleiotrópicos negativos para outro caráter ou atributo econômico importante. Com base na consideração da herdabilidade e correlação com a produção de grãos sob estresse, os caracteres prolificidade, intervalo entre florescimentos e stay-green, dentre outros, foram propostos por Bänzinger et al. (2000) como caracteres secundários apropriados para melhorar a produção de milho em ambientes sob estresse hídrico.

Na avaliação de tolerância à seca, o uso de caracteres secundários é necessário, visto que esses poderiam (BÄNZINGER et al., 2000): i) melhorar a precisão com as quais genótipos tolerantes são identificados comparativamente a seleção somente para produção de grãos; ii) ajudar a indicar o grau com o qual um cultivo foi prejudicado pelo estresse hídrico; iii) serem usados para selecionar cruzamentos desejáveis acelerando o processo de melhoramento, se puderem ser avaliados antes ou durante o florescimento; e iv) serem usados para seleção preliminar quando o tempo de rotação entre estações é curto, caso possam ser avaliados antes da maturação.

O melhoramento para tolerância ao estresse hídrico pode contribuir com atributos favoráveis a outras condições de estresse como baixos níveis de N (KAMARA et al., 2005; MONNEVEUX; ZAIDI; SANCHEZ, 2005) e tolerância a altas densidades de plantio. Mugo, Edmeades e Kirubi (2003) estudando o aumento da tolerância a estresse hídrico em milho tropical relataram que tolerância ao aumento da densidade de plantio aumenta concomitantemente com a tolerância à seca sobre condições de estresse hídrico, não havendo prejuízos para a produção de grãos sobre condições normais de umidade. Observaram ainda que os cultivares tolerantes à seca e alta densidade foram também tolerantes ao acamamento, que é um dos maiores problemas em plantios em alta densidade.

Apesar das dificuldades inerentes a obtenção de ganhos em produção de grãos sob condições de estresse, o uso de caracteres secundários associados às estimativas de rendimento de grãos tem, em alguns casos, promovido resultados satisfatórios no desenvolvimento de material tolerante à seca. A estratégia de melhoramento para tolerância à seca em milho conduzida pelo *Centro Internacional del Mejoramiento del Maíz y Trigo* (CIMMYT) desde o início de 1975 tem demonstrando relativa eficiência. Considerando que a maioria dos germoplasmas elite têm baixa frequência de alelos que conferem tolerância à seca, o procedimento inicial do CIMMYT foi utilizar técnicas de seleção recorrente em populações elite. As avaliações dos materiais a serem

melhorados são conduzidas em diferentes níveis de estresse hídrico durante o período de florescimento e enchimento dos grãos. O mesmo germoplasma é conduzido em ambientes sob condições adequadas de umidade. A seleção se baseia, normalmente, em índices envolvendo produção de grãos, estimada sob estresse hídrico e condições ideais de umidade, e intervalo entre florescimentos, esterilidade, stay-green, dentre outros, sob estresse (BOLAÑOS; EDMEADES, 1993a; EDMEADES et al., 1999). Essa metodologia foi utilizada para desenvolver versões de populações tropicais elites tolerantes a estresse hídrico e várias publicações documentam ganhos com seleção sob uma grande variação de condições ambientais usando essa metodologia (BOLAÑOS; EDMEADES, 1993a e 1993b; BOLAÑOS; EDMEADES; MARTINEZ, 1993; CHAPMAN; EDMEADES, 1999; EDMEADES et al., 1999). Edmeades et al. (1999) observaram um aumento na produção de grãos sob condições de estresse de 0,26 ton. ha⁻¹ (12,6% ciclo⁻¹) com seleção recorrente usando progênies S₁ com intensidade de seleção de 5% a 10%. Uma menor taxa de ganhos (0,08 ton. ha⁻¹ ou 3,8% ciclo⁻¹) foi obtida com seleção a partir de progênies de irmãos germanos e intensidade de seleção variando de 26% a 32%. Esses ganhos foram associados com o aumento na prolificidade e índice de colheita, uma ligeira redução na senescência foliar (stay-green), redução no intervalo entre florescimentos e redução na biomassa do colmo. Eles também reportaram um pequeno, mais significativo aumento na produção de grãos, prolificidade, número de grãos por fileira e peso do grão, sob condições ideais de umidade.

Em estudo semelhante, Chapman e Edmeades (1999) relataram redução na altura de plantas, florescimento masculino, e número de ramificações do pendão. Recentemente, Monneveux et al. (2006) trabalharam com duas populações (DTP2 e DTP1) desenvolvidas pelo CIMMYT utilizando conhecidas fontes de tolerância à seca e seleção recorrente recíproca. Essas populações foram formadas por conterem a maioria das fontes de tolerância à seca. O objetivo do trabalho foi avaliar as populações quanto à tolerância à seca e avaliar as mudanças nos caracteres envolvidos no processo de seleção (produção, prolificidade, intervalo entre florescimentos e stay-green) tanto quanto avaliar a resposta correlacionada em outros caracteres quando os ciclos de seleção foram realizados sobre seca, déficit de N e condições normais. Na avaliação sob condições de estresse os ciclos avançados de DTP1 apresentaram produção de grãos significativamente maiores que o ciclo original, com ganhos entre 10,1% e 16,5% ciclo⁻¹. Em DTP2 os ganhos variaram de 2,8% a 3,3%. O aumento na produção de grãos foi explicado pelo aumento da prolificidade e do número de grãos por espiga. Os ganhos médios por hectare ciclo⁻¹

foram de 160 e 80 gramas planta⁻¹ nas populações DTP1 e DTP2, respectivamente. Sob condições normais os ganhos por ciclo foram não-significativos em relação a produção de grãos, prolificidade (população DTP1) e número de grãos por espiga, o que mostra que a seleção para tolerância à seca não afetou esses caracteres em condições normais de cultivo. Em geral, a seleção para tolerância à seca não afetou outros caracteres como peso seco do pendão e de folhas e altura da planta, entre outros. O intervalo entre florescimentos foi reduzido significativamente em condições de seca.

2.1.2 Caracteres relacionados à tolerância ao estresse hídrico em milho

2.1.2.1 Prolificidade

Prolificidade ou número médio de espigas por planta, é um caráter que apresenta alta correlação genética com a produção de grãos (SOUZA Jr.; GERALDI; ZINSLY, 1985). Híbridos prolíficos tendem a ser mais produtivos que aqueles não-prolíficos, principalmente, em função de um maior peso de grãos por planta e da redução no número de plantas estéreis por hectare (VARGA et al., 2004). Otegui (1995) constatou que o aborto de grãos na parte apical da espiga decresce com o aumento da prolificidade.

Genótipos prolíficos de milho têm demonstrado capacidade de se adaptarem melhor a uma ampla gama de condições estressantes como o aumento da densidade de plantio e a tolerância a déficits hídricos (HALLAUER; TROYER, 1972; BUREN; MOCK; ANDERSON, 1974; NAKASEKO; GOTOH; SATO, 1978; MOTTO; MOLL, 1983; SOUZA Jr.; GERALDI; ZINSLY, 1985; GUEI; WASSON, 1992; BOLAÑOS; EDMEADES, 1993a), o que minimiza riscos de redução da produtividade. A maior tolerância de cultivares prolíficos ao estresse hídrico pode estar relacionado a um sistema radicular mais desenvolvido. Oikeh et al. (1999) constataram que o cultivar TZB-SR não-prolífico de milho apresentou um pobre sistema radicular na camada superficial do solo e foi, conseqüentemente, mais afetado pela seca que um cultivar semiprolífico que teve um denso sistema radicular nessa mesma camada. Segundo Carena, Santiago e Ordás (1998), a seleção para densidade de plantio tem sido uma importante prática para aumentar a produção de grãos em milho cujo melhoramento foi conseqüência da melhor tolerância dos recentes genótipos a maior densidade de plantio, sendo que dentre os componentes de produção,

a prolificidade tem sido um importante componente para melhorar a produção por seleção indireta. Sob alta densidade populacional, as plantas são submetidas a elevada competição pela água disponível, gerando, também, estresse hídrico. Portanto, tolerância a déficits hídricos e a alta densidade populacional são fatores inter-relacionados (NAKASEKO; GOTOH; SATO, 1978). Varga et al. (2004) relataram que híbridos prolíficos têm melhor eficiência no uso dos recursos ambientais sobre estresse e maior estabilidade de produção entre ambientes que híbridos não-prolíficos.

Dos caracteres secundários recomendados para uso em programas de melhoramento para tolerância à seca em milho a prolificidade é provavelmente o de maior importância (AGRAMA; MOUSSA, 1996; BÄNZINGER et al., 2000). Esse caráter tem grande associação com produção de grãos principalmente sob condições de estresse (LI et al., 2003). Alguns resultados têm demonstrado que, diferentemente de produção de grãos, sob condições de estresse hídrico a herdabilidade para prolificidade tem se mantido constante ou até mesmo aumentado (GUEI; WASSON, 1992; BOLAÑOS; EDMEADES, 1996). O caráter pode, assim, ser mais bem mensurado quando na presença de estresse hídrico visto que a herdabilidade e a variância genética para o mesmo aumentam com o estresse durante o florescimento, contrariamente ao que ocorre com a produção de grãos. Esse aumento tende a ser maior quando o estresse é intenso, de modo que a média de espigas por planta fique em torno de 0,3 a 0,7 (BÄNZINGER et al., 2000).

O caráter apresenta herdabilidade de média a alta. Inúmeros trabalhos têm constado estimativas de herdabilidade para prolificidade em torno de 70% (HALLAUER, 1974; VELDBOOM; LEE, 1994; HOLTHAUS; LAMKEY, 1995; MALVAR et al., 1996; AUSTIN; LEE, 1998; ARIAS; SOUZA Jr.; TAKEDA, 1999; WOLF; PETERNELLI; HALLAUER, 2000; ALVES; RAMALHO; SOUZA, 2002; AGUIAR, 2003), sendo, em geral, maiores que aquelas estimadas para produção de grãos. Soares Filho (1987) relatou uma série de trabalhos onde, via de regra, essa relação foi constatada.

Inúmeros trabalhos constataram a associação positiva entre produção de grãos e prolificidade (HALLAUER; TROYER, 1972; MOTTO; MOLL, 1983; SOUZA Jr.; GERALDI; ZINSLY, 1985; AGRAMA, 1996; AGRAMA; MOUSSA, 1996; BUTRUILLE et al., 2004; ZAIDI et al., 2004). Estimativa de correlação entre esses caracteres têm sido, em geral, significativas e de magnitude elevada. Valores de correlação superiores a 0,5 são freqüentemente relatados na literatura (ORDAS; STUCKER, 1977; SOUZA Jr.; GERALDI; ZINSLY, 1985;

SALAZAR; HALLAUER, 1986; HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988; ARAÚJO, 1992; ARIAS; SOUZA Jr.; TAKEDA, 1999; ALVES; RAMALHO; SOUZA, 2002; AGUIAR, 2003; MEDICI et al., 2005; KAMARA et al., 2005). Pela correlação com produtividade e por este ser um caráter que apresenta herdabilidade elevada, a seleção direta para o mesmo tende a ser eficiente (CARENA; SANTIAGO; ORDÁS, 1998) e a aumentar indiretamente a produção de grãos (LONNQUIST, 1967; PATERNIANI, 1980). Entretanto, o aumento da prolificidade acarreta o efeito indesejável do aumento do quebramento de colmos e do acamamento de plantas (HALLAUER; TROYER, 1972; MOTTO; MOLL, 1983; BROTSLOW et al., 1988; THOMISON; JORDAN, 1995). Visto que estes caracteres reduzem drasticamente a produtividade, faz-se necessário, na obtenção de cultivares prolíficos, associar a seleção deste conjuntamente com outros caracteres como, por exemplo, a senescência retardada (*stay-green*), afim de reduzir o acamamento e quebramento de colmos.

A prolificidade tem apresentado associação variada com caracteres relacionados a tolerância a estresse hídrico. Souza Jr., Geraldi e Zinsly (1985) estimaram a correlações genética aditivas entre número de ramificações do pendão (NRP) e prolificidade de $-0,65$. Pereira (1990) constatou que prolificidade foi correlacionada negativamente com florescimento masculino (FM) e NRP. Araújo (1992) relatou que estimativas de correlação fenotípica entre prolificidade e NRP têm variado de $0,00$ a $0,95$ e a correlação genética aditiva de $0,05$ a $0,65$. Em seus resultados, a correlação genética entre NRP e prolificidade variou de $-0,27$ a $0,32$ e a correlação fenotípica de $-0,15$ a $0,20$. A correlação entre prolificidade e florescimento feminino (FF) variou de $0,04$ a $0,31$. Chapman e Edmeades (1999) estudaram os caracteres produção de grãos, FM, intervalo entre florescimentos (IF), prolificidade, *stay-green* e NRP em condições ideais e de estresse hídrico. Correlações significativas sob condições ideais de umidade envolvendo prolificidade e os demais caracteres só foi observada com IF ($-0,67$). Sob condições de estresse a prolificidade correlacionou-se significativamente com produção de grãos ($0,94$), FM ($-0,76$) e IF ($-0,93$). Silva (2002) estimou as correlações aditivas entre prolificidade e FF, FM e IF em $-0,47$, $-0,51$ e $-0,39$, respectivamente, e genéticas em $-0,38$, $-0,42$ e $-0,32$, respectivamente. Aguiar (2003) estimou as correlações aditivas e genéticas entre prolificidade e NRP em $-0,25$ e $-0,15$, respectivamente. Li et al. (2003) constataram correlação alta e significativa entre prolificidade e IF sob condições de estresse hídrico ($r = -0,51$). Monneveux, Zaidi e Sanchez (2005) avaliaram 79 cultivares tropicais (variedades de polinização aberta, híbridos e linhagens) em alta densidade (106.000 plantas ha^{-1}),

densidade ideal (53.000 plantas ha⁻¹) e baixo N. A correlação entre prolificidade e FM foi significativa apenas sob densidade ideal e para as variedades de polinização aberta ($r = -0,78$) e linhagens ($r = 0,43$).

O controle genético do caráter prolificidade parece ser predominantemente aditivo. Soares Filho (1987) estudando o caráter constatou essa tendência na literatura. Guei e Wasson (1992) avaliando famílias de irmãos completos provenientes de duas populações de milho (*Pool 26 Sequia* e *La Posta Sequia*) sob duas condições de umidade observaram que na população *Pool 26 Sequia* a variância aditiva foi mais importante que a de dominância. O grau médio de dominância menor que 0,5 sugeriu que os efeitos de sobredominância não foram a maior causa da variação. Contudo, na população *La Posta Sequia* o grau médio de dominância em condições ideais de umidade foi de sobredominância. Alves, Ramalho e Souza (2002) observaram que a variância genética aditiva explicou cerca de 75% da variância genética total para o caráter. Silva (2002) constatou que a estimativa de variância genética aditiva foi três vezes maior que a de dominância e o grau médio de dominância foi de 0,81, indicando dominância parcial para o caráter.

2.1.2.2 Intervalo entre florescimentos

Assim como a prolificidade, o intervalo entre o florescimento feminino e masculino (IF) também é considerado como um dos mais importantes caracteres a serem selecionados visando ao desenvolvimento de cultivares de milho tolerantes à seca (AGRAMA; MOUSSA, 1996; BOLAÑOS; EDMEADES, 1996; BÄNZINGER et al., 2000; XIAO et al., 2004).

O milho é uma espécie protândrica, sendo essa característica acentuada sob condições de estresse especialmente devido a um maior retardamento do florescimento feminino em relação ao masculino. Segundo Bassetti e Westgate (1994), os efeitos indiretos do fornecimento de pólen para o número de grãos por planta são esperados quando, na saída dos estilo-estigmas, o suprimento de pólen está abaixo de 20% em relação ao pico de florescimento. Com a ocorrência de déficits hídricos durante o período de florescimento, ocorre um retardamento na saída dos estilo-estigmas, contudo, a antese se dá de forma quase normal (WEERATHAWORN et al., 1992; BOLAÑOS; EDMEADES, 1996; RIBAUT et al., 1996). Desse modo, a depender da extensão do período de déficit hídrico, a produção de grãos tende a ser afetada em função da assincronia entre a liberação de pólen e dos estilo-estigmas, e a redução na produção será maior

quanto mais intenso for o período de déficit hídrico (GUEI; WASSON, 1992; BOLAÑOS; EDMEADES, 1993a; RIBAUT et al., 1996; RIBAUT et al., 1999; KAMARA et al., 2003). Bolaños e Edmeades (1993b) avaliando ciclos avançados de seleção com base em IF e produção de grãos em três regimes de água, variando de ideal a estresse severo, mostraram que uma redução na produção de grãos em mais de 90%, em relação a produção sob condições ideais de umidade, é esperado com o aumento do IF de 0,4 para 10 dias, o que corresponderia a uma redução de 8,7% na produção por dia de acréscimo em IF. Resultados semelhantes foram constatados por Bolaños e Edmeades (1996) e Elings, White e Edmeades (1997). Como a cultura do milho é particularmente sensível ao déficit hídrico nos períodos de florescimento e enchimento de grãos, secas que coincidam com esse estágio de desenvolvimento causam séria instabilidade de produção e podem inviabilizar medidas paliativas como o replantio ou outro tipo de compensação por parte dos produtores, para se evitar perdas na produção (KAMARA et al., 2003). Portanto, em programas de melhoramento que visem obtenção de materiais com maior tolerância ao déficit hídrico faz-se necessário uma redução no intervalo entre florescimentos (HERRERO; JOHNSON, 1981; STRUIK; DOORGEEST; BOONMAN, 1986; BOLAÑOS; EDMEADES, 1993a e 1996).

Em condições de estresse hídrico tem-se observado uma redução nas estimativas de herdabilidade para produção de grãos o que dificulta a seleção de genótipos superiores (BOLAÑOS; EDMEADES 1996; KAMARA et al., 2003). Contudo, para caracteres como FF e IF as estimativas de herdabilidade mantêm-se relativamente constantes (BOLAÑOS; EDMEADES 1996). O uso de caracteres secundários que apresentem herdabilidade elevada, com pouca alteração entre diferentes níveis de umidade e que estejam relacionados a produção de grãos podem auxiliar a seleção. Os resultados observados na literatura demonstram que intervalo entre florescimentos é um caráter que apresenta coeficiente de herdabilidade de magnitude média a alta, e que, portanto, deve responder em níveis adequados a seleção. Estimativas de herdabilidade para IF têm variando de 0,51 a 0,78 (SOARES FILHO, 1987; BOLAÑOS; EDMEADES, 1996; RIBAUT et al., 1996; GROH et al., 1998; KHAIRALLAH et al., 1998; JIANG et al., 1999; AUSTIN; LEE; VELDBOOM, 2001). Estimativas de herdabilidade inferiores a 0,5 são menos freqüentemente observadas para esse caráter (SOARES FILHO, 1987; SARI-GORLA et al., 1999; AUSTIN; LEE; VELDBOOM, 2001).

Inúmeros trabalhos têm demonstrado que este caráter apresenta, normalmente, correlação alta e significativa com produção de grãos (AGRAMA; MOUSSA, 1996; BETRÁN et al., 2003; KAMARA et al., 2003; XIN-HAI et al., 2003; CAMPOS et al., 2004; ZAIDI et al., 2004). Essa correlação tende a ser acentuada principalmente sob condições estresse. Ribaut et al. (1997) constataram pouca associação entre produção de grãos e IF sob condições ideais de umidade. Sob estresse intermediário e severo a correlação fenotípica entre esses caracteres foi altamente significativa ficando em torno de -0,40. Também observaram essa tendência entre IF e prolificidade com coeficientes de correlação de -0,15, -0,40 e -0,55, para condições ideais de umidade, estresse intermediário e severo, respectivamente. Resultados semelhantes foram obtidos por Chapman et al. (1997), Chapman e Edmeades (1999), Li et al. (2003), Monneveux, Zaidi e Sanchez (2005) e Kamara et al. (2005), para a correlação entre IF com produção sob condições normais e/ou sob estresse. Ribaut et al. (1999) constataram que a seleção para redução do intervalo entre florescimentos em variedades tropicais de polinização aberta tem sido correlacionado com o aumento na produção de grãos sobre estresse hídrico.

Estudos sobre a herança do caráter IF têm sido pouco freqüentes na literatura. Guei e Wasson (1992) utilizaram progênies de irmãos completos de duas populações (*Pool 26 Sequia* e *La Posta Sequia*) avaliadas sob condições normais e de estresse hídrico, visando estudar a herança de alguns caracteres relacionados à tolerância à seca em milho. Em relação aos caracteres relacionados ao florescimento (florescimentos feminino (FF), masculino (FM) e IF) os resultados referentes a população *Pool 26 Sequia* mostraram que a variância genética aditiva foi mais importante que a de dominância. Na população *La Posta Sequia* os resultados foram similares para a variância genética aditiva. Em ambas as populações a magnitude da variância genética aditiva foi maior sob condições de estresse hídrico. O grau médio de dominância variou de dominância parcial a completa para os caracteres FF, FM e IF, a exceção do caráter FF na população *La Posta Sequia* e sob condições ideais de umidade, que apresentou interação do tipo sobredominância. Silva (2002) constatou que as estimativas de variância genética aditiva foram seis vezes maiores que a de dominância para o caráter IF. Essa tendência também foi observada para FF e FM. As estimativas de grau médio de dominância foram de 0,60, 0,61 e 0,54 para FF, FM, e IF, respectivamente, indicando a existência de dominância parcial.

2.1.2.3 Número de ramificações do pendão

Mudanças no ângulo da folha e no tamanho do pendão em cultivares de milho têm sido observadas desde os anos 1930 como características a serem melhoradas visando o aumento na produção de grãos (GERALDI, 1977; LAMBERT; JOHNSON, 1978; PATERNIANI, 1981; FISCHER; EDMEADES; JOHNSON, 1987; MICKELSON et al., 2002). Mesmo em fins do século XIX sabia-se que o pendão tinha alguma influência na produção de grãos em milho (GERALDI, 1977). Meghji et al. (1984) avaliaram as mudanças ocorridas nos híbridos de milho entre as décadas de 1930 a 1970 e observaram redução no número de ramificações do pendão (NRP) de 32,39% nos híbridos e de 40% nas linhagens. Duvick e Cassman (1999) constataram que em milho temperado o peso seco do pendão de híbridos comerciais foi reduzido em 36% entre os anos de 1967 e 1991. A redução no tamanho do pendão pode ser empregada uma vez que a produção de pólen geralmente não é um fator limitante na produção de grãos em milho. Westgate, Lizaso e Batchelor (2003) mostraram que a produção de grãos em híbridos de milho manteve-se estável com até menos 20% de dispersão de pólen, indicando que o suprimento de pólen em condições normais excede sempre o necessário para uma máxima produção de grãos. Vidal-Martinez, Clegg e Johnson (2001) também haviam relatado grande excesso na produção de pólen em plantas de milho.

O pendão reduz a produção de grãos tanto em função da diminuição na interceptação de luz pela copa da planta (GERALDI; MIRANDA FILHO; VENCOVSKY, 1985; MICKELSON et al., 2002) mas, principalmente, pela competição por fotoassimilados (PATERNIANI, 1981; GERALDI; MIRANDA FILHO; VENCOVSKY, 1985; CHAPMAN; EDMEADES, 1999; VIDAL-MARTINEZ; CLEGG; JOHNSON, 2001; MICKELSON et al., 2002). Germoplasma de clima tropical parece ser mais sensível à redução nos níveis de fotossíntese no florescimento que aqueles de clima temperado (FISCHER; EDMEADES; JOHNSON, 1987). Assim, a competição por fotoassimilados entre pendão e a espiga pode reduzir a produção de grãos mais pronunciadamente em material de clima tropical.

Dentre os mecanismos responsáveis pela competição por fotoassimilados está a produção de ácido indol acético (AIA) no pendão que proporcionaria uma dominância apical por nutrientes inibindo o desenvolvimento da espiga. Assim a espiga superior só se desenvolveria após a redução dos níveis de AIA, causando, desta maneira, um pronunciado protandrismo característico

da planta de milho. Por sua vez, a espiga superior inibiria, da mesma forma, o desenvolvimento da espiga inferior (SOUZA Jr.; GERALDI; ZINSLY, 1985). Para a expressão da prolificidade, faz-se necessária uma redução na quantidade de AIA, que pode ser conseguida pela diminuição no tamanho do pendão, como forma de minimizar os efeitos da dominância apical. Assim, mais de uma espiga podem se desenvolver simultaneamente e em menor espaço de tempo, induzindo a coincidência da antese com a emergência dos estilo-estigmas, isto é, reduzindo o intervalo entre florescimentos masculino e feminino (PATERNIANI, 1981; SOUZA Jr.; GERALDI; ZINSLY, 1985). Portanto, genótipos com número reduzido de ramificações apresentarão maior prolificidade e reduzido intervalo entre florescimentos masculino e feminino (IF). O caráter número de ramificações do pendão afeta de forma direta, portanto, dois caracteres com reconhecida atuação na tolerância ao déficit hídrico. Fischer, Edmeades e Johnson (1987) utilizaram NRP, área foliar ou um índice que incluía o NRP e a densidade de área foliar acima da espiga para praticar seleção. Foram realizados seis ciclos de seleção recorrente para três populações. Os resultados evidenciaram que a seleção para NRP reduziu o caráter de 18 para 9 ramificações em média. Houve redução significativa para o IF (reduziu de 2,12 dias para 0,40 dia em uma das populações e de 1,60 dias para 0,67 dia em outra) e aumento na prolificidade em 9% após seis ciclos de seleção para NRP. A produção de grãos também aumentou após seis ciclos de seleção para diminuir NRP. No plantio na densidade recomendada a produção aumentou em 14% em média (2,33% ciclo⁻¹). Os autores relatam que a seleção para reduzir NRP é vantajosa por ser feita antes do florescimento.

Trabalhos visando avaliar a influência do pendão na produção de grãos têm sido relatados desde os fins do século XIX, contudo somente por volta dos anos 1950 notou-se interesse no entendimento da herança de caracteres relacionados ao pendão. Griffing (1948) usou análise de regressão para estimar ação gênica intra e inter alélica afetando o NRP em milho. Os resultados obtidos com sete linhagens endogâmicas e todas as possíveis combinações F₁ apontaram para um modelo gênico epistático com pouca ou nenhuma dominância. Um trabalho mais abrangente só foi elaborado na década de 1970 por Mock e Schuetz (1974). Os autores utilizaram duas linhagens divergentes para NRP, os cruzamentos recíprocos para essas duas linhagens e as respectivas gerações F₂ e F₃, para estimar a herança desse caráter em milho. A herdabilidade no sentido restrito ao nível de plantas ficou em torno de 50%. Constataram que o NRP era controlado por múltiplos “fatores genéticos” (no mínimo 8 ou 9) e observaram que apenas efeitos

aditivos e dominantes foram significativos na expressão do caráter, sendo que a maioria da variância genética seria aditiva. Sugeriram ainda, presença de ligação entre os genes. No Brasil, um dos primeiros trabalhos visando estimar parâmetros genéticos de caracteres do pendão em milho foi proposto por Geraldi (1977) que utilizou três populações e 200 progênies de meios-irmãos de cada população, para estimar parâmetros genéticos e ganhos com seleção direta, indireta ou com base em índice.

A literatura suporta fortes evidências sobre uma correlação geralmente alta e negativa entre número de ramificações do pendão e produção de grãos (BUREN; MOCK; ANDERSON, 1974; GERALDI; MIRANDA FILHO; VENCOVSKY, 1985; SOUZA Jr.; GERALDI; ZINSLY, 1985; PEREIRA, 1990; STOJSIN; KANNENBERG, 1994; BETRÁN; HALLAUER, 1996; JIANG et al., 1999; MICKELSON et al., 2002) e com prolificidade (SOUZA Jr.; GERALDI; ZINSLY, 1985; PEREIRA, 1990). Valores positivos ou não-significativos para a correlação entre NRP e a produção de grãos também foram relatados (ARAÚJO, 1992; STOJSIN; KANNENBERG, 1994; CHAPMAN; EDMEADES, 1999; VIDAL-MARTINEZ; CLEGG; JOHNSON, 2001; AGUIAR, 2003). Geraldi (1977) comenta que em condições adversas parece haver maior associação negativa entre o pendão e a produção de grãos. Revisando trabalhos que comparavam plantas macho estéreis e normais, observou que a associação negativa era mais pronunciada sob estresse. Segundo Souza Jr., Geraldi e Zinsly (1985) a correlação negativa entre NRP com a produção de grãos se dá através da prolificidade. Araújo (1992) considera que estimativa positiva de correlação entre produção de grãos e NRP pode ser função de um desbalanço fisiológico em plantas com pequeno número de ramificações do pendão, ou por estas apresentarem um maior número de alelos em homozigose e, portanto, menor produção. Outra hipótese sugerida refere-se a condições experimentais favoráveis. Nesse caso, a competição por fotoassimilados entre pendão e espiga seria reduzida, o que propiciaria estimativas positivas de correlação entre esses caracteres. Chapman e Edmeades (1999) constataram que tanto em condições normais como sob estresse hídrico não foi observada correlação significativa entre produção e NRP. Aguiar (2003) sugeriu que a correlação não-significativa entre produção e NRP poderia estar relacionada à origem do germoplasma utilizado.

A correlação entre caracteres relacionados ao pendão e aqueles associados à tolerância ao estresse hídrico também tem sido estimada. Anderson (1971) detectou correlações positivas entre intervalo entre florescimentos e peso seco do pendão. Stojsin e Kannenberg (1994) constaram

correlação fenotípica entre NRP e florescimento feminino (FF) variando de -0,68 a 0,72 e entre NRP e florescimento masculino (FM) variando de -0,77 a 0,74, sendo a maioria de pequena magnitude e não-significativas. Betrán e Hallauer (1996) estimaram a correlação fenotípica entre NRP e FM variando de -0,38 a -0,08 e com FF variando de -0,18 a 0,08, ambas, não-significativas. As correlações genéticas entre NRP e FM variaram de -0,09 a -0,54 e com FF variaram de -0,20 a 0,15. Chapman e Edmeades (1999) estimaram correlação significativa de 0,69 entre NRP e IF. Jiang et al. (1999) estimaram valores de pequena magnitude, variando de -0,18 a 0,23, para as correlações entre os caracteres NRP e FM, NRP e FF e NRP e IF.

Os resultados descritos na literatura têm evidenciado que este caráter apresenta de média a alta herdabilidade (MOCK; SCHUETZ, 1974; GERALDI; MIRANDA FILHO; VENCOVSKY, 1985; SOUZA Jr.; GERALDI; ZINSLY, 1985; SOARES FILHO, 1987; ARAÚJO, 1992; NASS, 1992; FARIAS NETO, 1995; BETRÁN; HALLAUER, 1996; BERKE; ROCHEFORD, 1999; JIANG et al., 1999; MICKELSON et al., 2002; AGUIAR, 2003; SMALLEY; DAUB; HALLAUER, 2004; FLINT-GARCIA et al., 2005; UPADYAYULA et al., 2006). Estes autores reportaram coeficientes de herdabilidade variando de 46% a 90% para NRP. Estimativas de herdabilidade acima de 90% também foram reportados (SCHUETZ; MOCK, 1978; BETRÁN; HALLAUER, 1996; SMALLEY; DAUB; HALLAUER, 2004; FLINT-GARCIA et al., 2005). Estimativas elevadas de herdabilidade para NRP em relação àquelas obtidas para produção de grãos é a regra entre esses dois caracteres (GERALDI; MIRANDA FILHO; VENCOVSKY, 1985; SOUZA Jr.; GERALDI; ZINSLY, 1985; SOARES FILHO, 1987; ARAÚJO, 1992; NASS, 1992; JIANG et al., 1999; AGUIAR, 2003; SMALLEY; DAUB; HALLAUER, 2004). Estimativas de herdabilidade de alta magnitude podem ser indicativas de que pouco da variação do caráter é devido ao ambiente ou erro experimental (FLINT-GARCIA et al., 2005) e/ou as diferenças relativas entre valores genotípicos são pouco influenciadas pelo ambiente (interação genótipo x ambiente é pouco expressiva) (GERALDI; MIRANDA FILHO; VENCOVSKY, 1985; SOUZA Jr.; GERALDI; ZINSLY, 1985; AGUIAR, 2003; FLINT-GARCIA et al., 2005). Do mesmo modo, estimativas baixas de herdabilidade podem indicar que o caráter tende a sofrer maior influência do ambiente. Em qualquer um dos casos, o número insuficiente de repetições pode resultar em baixas estimativas de herdabilidade, refletindo posteriormente em pouca acurácia dos efeitos genéticos no mapeamento de QTLs (FLINT-GARCIA et al., 2005). Jiang et al. (1999) avaliando os caracteres produção de grãos, florescimentos masculino, feminino, o

intervalo entre eles e o NRP, constataram que este último apresentou a menor interação genótipo x ambiente.

Trabalhos com o objetivo de identificar o tipo de ação gênica predominante na expressão do caráter NRP têm sido reportados desde os resultados divulgados por Griffing (1948) e Mock e Schuetz (1974). Schuetz e Mock (1978) avaliaram seis cruzamentos entre diferentes linhagens bem como as gerações F_1 , F_2 e de retrocruzamentos. Os resultados mostraram indícios de epistasia para alguns cruzamentos. A herdabilidade no sentido restrito alta indicou que efeitos aditivos foram importantes e o ambiente teve pouca influência no caráter. Stojšin e Kannenberg (1994) constataram que efeitos aditivos foram predominantes para NRP, FM e FF. Betrán e Hallauer (1996) mostraram que para NRP a variação genética aditiva interpopulacional foi bem maior que a de dominância. Vidal-Martinez, Clegg e Johnson (2001) estudando dois cruzamentos em milho, um envolvendo linhagens exóticas e outro com linhagens elites, relataram que para NRP os efeitos aditivos e de dominância foram significativos, mas os efeitos dominantes foram mais importantes.

2.1.2.4 Stay-green

Senescência retardada de folhas e colmo ou stay-green, é um termo geral dado à variação com a qual a senescência é retardada comparativamente a um genótipo padrão (THOMAS; HOWARTH, 2000). Por sua importância esse caráter tem sido estudado em inúmeras culturas como milho, sorgo, aveia, arroz, trigo, alguns tipos de grama, soja, feijão, fumo, entre outras (THOMAS; SMART, 1993). A relevância do caráter stay-green é constatada observando-se os cultivares atualmente lançados no mercado. Empresas produtoras de sementes de milho e sorgo, por exemplo, dificilmente colocam no mercado um novo cultivar que não apresente esse caráter (AGUIAR, 1999).

Thomas e Smart (1993) dividiram o caráter stay-green em quatro tipos. No tipo A, a senescência é iniciada tardiamente e depois prossegue em taxas constantes. No tipo B, a senescência é iniciada normalmente, contudo, após o início os processos tornam-se mais lentos que aqueles observados para a senescência normal. O tipo C caracteriza-se pela manutenção das taxas de clorofila na planta mais ou menos por tempo indeterminado, todavia, as medidas de funções fisiológicas, como a capacidade fotossintética, evidenciam que a senescência está

transcorrendo normalmente (ocorre perda de CO₂ apesar da retenção de clorofila). O tipo D é equivalente ao tipo C, contudo, a redução nas taxas de fotossíntese é função da colheita do produto. Posteriormente, Thomas e Howarth (2000) acrescentaram o tipo E à classificação anterior onde, plantas com esse stay-green têm algumas características semelhantes ao do tipo A e C, como atraso na perda da pigmentação verde e retenção de clorofila, mas normal perda de fixação de CO₂. Nesse caso, a comparação do conteúdo absoluto de pigmentação identifica o caráter stay-green. De todos os fatores contribuindo para o fenômeno stay-green, o estatus de N da folha é central para a senescência. Durante a senescência, a proteína é degradada e aminoácidos são transportados para fora da folha. A característica amarelada da folha indica a perda de clorofila do complexo pigmento-proteína do aparato fotossintético. Acredita-se assim que a senescência foliar é provocada por uma demanda crescente de N em outras partes da planta (RAJCAN; TOLLENAAR, 1999; KAMARA et al., 2003).

Em muitas culturas e, particularmente em milho, genótipos com stay-green apresentam inúmeras características desejáveis, tais como: (i) menor acamamento de plantas; (ii) menor quebramento de colmos; (iii) maior tolerância a déficits hídricos e; (iv) maior resistência a pragas e doenças (DUNCAN; BOCKHOLT; MILLER, 1981; DUVICK, 1984; RUSSELL, 1986; GENTINETTA et al., 1986; THOMAS; SMART, 1993; CHOI et al., 1995b; DUVICK; CASSMAN, 1999). Comparando híbridos de milho modernos e antigos Crosbie (1983) e Duvick (1984), mostraram que o caráter stay-green é muito mais acentuado nos híbridos modernos que nos antigos, o que levaria a uma menor taxa de quebramento de colmos e acamamento de plantas, aumentando indiretamente a produtividade. O maior acúmulo de matéria seca dos novos híbridos de milho em relação aos antigos tem sido resultado do acúmulo de matéria seca durante o período de enchimento dos grãos, que estaria relacionado ao retardamento visual dos sintomas de senescência foliar (VALENTINUZ; TOLLENAAR, 2004). Quatro mecanismos fisiológicos estariam associados com a heterose para rendimento de grãos em milho, três destes (índice de área foliar, stay-green e manutenção da fotossíntese) estando associados ao acúmulo de matéria seca. A heterose para stay-green influenciaria a heterose para a interceptação de luz pela planta que acarretaria num maior acúmulo de matéria seca durante o período de enchimento de grãos (TOLLENAAR; AHMADZADEH; LEE, 2004). Zaidi et al. (2004) relataram que o caráter stay-green está relacionado à tolerância à seca principalmente no período pós-florescimento. O retardamento da senescência de folhas nesse período pode facilitar o crescimento da semente em

função do acúmulo de assimilados no final do estágio de enchimento dos grãos, tendo como resultado, maior número de sementes totalmente desenvolvidas na espiga e um peso médio de sementes mais elevado, conseqüentemente, melhorando o rendimento de grãos em genótipos tolerantes a estresses hídricos. A partir do estabelecimento da espiga, a manutenção de uma copa funcional verde e da capacidade para mobilizar carboidratos estocados no colmo e na palha do milho é essencial para alta produção sob estresse terminal (KAMARA et al., 2003; CAMPOS et al., 2004).

Estudos relacionando stay-green e produção de grãos têm demonstrado certa inconsistência. Stangland, Russell e Smith (1982) avaliaram as populações sintéticas de milho BSSS e BSCB1 no ciclo inicial e após sete ciclos de seleção recorrente para produção de grãos. O caráter stay-green foi associado com o aumento na produção de grãos apenas para o ciclo 7 da população BSSS. Nesse caso, a produção foi cerca de 20% maior na população de ciclo sete BSSS(R)C7 e o caráter stay-green passou de 6,4 para 3,8 em uma escala de notas variando de 1 (com stay-green) a 9 (sem a expressão do caráter). Meghji et al. (1984) avaliando as mudanças ocorridas nos híbridos de milho entre as décadas de 1930 a 1970 observaram que concomitantemente ao aumento da produção de grão houve um aumento do caráter stay-green.

Em estudos de correlação, Lafitte e Edmeades (1994) relataram correlações fenotípicas significativas e variando de 0,20 a 0,74, e genética variando de 0,18 a 0,46 entre senescência foliar, medida em número de folhas verdes abaixo da espiga, e produção de grãos. Também observaram correlação fenotípica significativa variando de -0,17 a -0,40 entre stay-green e intervalo entre florescimentos. Ma e Dwyer (1998) avaliaram dois híbridos de milho com diferentes níveis de fertilização em nitrogênio e em dois anos. Os resultados mostram que o híbrido que apresentava o caráter stay-green foi entre 10% e 36% mais produtivo que aquele que não expressou o caráter, as maiores diferenças ocorrendo no ano em que a frequência de precipitações foi menor. Chapman e Edmeades (1999) estimaram as mudanças diretas e correlacionadas em caracteres secundários em três populações de milho tropical resultantes de seleção recorrente para tolerância à seca. A seleção foi feita com base em um índice que incluía, dentre outros caracteres, produção de grãos e stay-green. Todos os caracteres incluídos no índice de seleção (caracteres sob seleção direta) responderam significativamente no sentido desejado exceto stay-green. A seleção não foi eficiente para stay-green provavelmente devido ao aumento da demanda por N no processo seletivo em função do aumento na produção de grãos. Segundo os

autores o caráter stay-green seria mais bem avaliado caso fosse feita seleção para baixo N. Sob condições ideais de umidade a correlação entre produção de grãos e stay-green foi não-significativa. Em condições de estresse hídrico a correlação foi de 0,70, sendo o caráter stay-green medido em escala visual de 0 a 10, onde a unidade representava 10% da área foliar senescida.

Betrán et al. (2003) reportaram estimativas de correlações fenotípica entre stay-green e produção de grãos sob estresse hídrico severo variando de -0,38 a -0,48, dependendo do material avaliado. Zaidi et al. (2004) observaram correlação significativa entre produção de grãos e stay-green em condições de estresse hídrico. Os autores relataram que a senescência retardada de folhas pode facilitar o crescimento da semente em função do acúmulo de assimilados no final do estágio de enchimento dos grãos, tendo como resultado, maior número de sementes totalmente desenvolvidas na espiga e um peso médio de sementes mais elevado, conseqüentemente, melhorando o rendimento de grãos em genótipos tolerantes à seca. Kamara et al. (2003) consideraram que a partir do estabelecimento da espiga, a manutenção de uma copa funcional verde e da capacidade para mobilizar carboidratos estocados no colmo e na palha do milho é essencial para alta produção sob estresse terminal. Contudo, os autores não constataram correlação significativa entre stay-green e produção de grãos. Medici et al. (2005) avaliando a resposta ao nitrogênio em diversas linhagens de milho constataram correlação significativa para produção de grãos e número de folhas verdes variando de 0,42 a 0,68. Kamara et al. (2005) observaram correlação significativa (0,55) entre produção de grãos e stay-green apenas para um nível de N de 30 Kg ha⁻¹.

Bänzinger et al. (2000) relatam que o caráter apresenta herdabilidade média. Em milho, estimativas de herdabilidade têm variado de 0,13 a 0,73 (BEAVIS et al., 1994; LAFITTE; EDMÉADES, 1994). Choi et al. (1995a) relataram estimativas de coeficientes de herdabilidade para vários caracteres relacionados a stay-green em milho a partir do cruzamento entre três linhagens endogâmicas. Foram considerados caracteres relacionados ao stay-green o número de folhas verdes, a área foliar verde, o conteúdo de clorofila no florescimento e o número de dias entre o florescimento e a senescência da folha da espiga. Dentre os caracteres relacionados ao stay-green o número de folhas verdes mostrou maior coeficiente de herdabilidade. Em culturas como feijão, arroz e sorgo, foram observadas estimativas de herdabilidade em sentido amplo

variado de 0,58 a 0,92 (SUBUDHI; ROSENOW; NGUYEN, 2000; AGUIAR, 1999; CRASTA et al., 1999; JIANG et al., 2004; KEBEDE et al., 2001; TOOJINDA et al., 2003).

A herança do caráter stay-green tem sido pouco estudada na cultura do milho e a variação genética existente para senescência foliar vem sendo, acidental ou empiricamente, explorada pelos programas de melhoramento (THOMAS; SMART, 1993). Em sorgo alguns trabalhos têm investigado o controle genético do caráter. Walulu et al. (1994) utilizando populações F_1 , F_2 e de retrocruzamentos constataram que o ambiente exerceu forte influência na expressão do caráter. Sob condições normais de cultivo, a ação dos genes se manifestou de forma dominante. Em condições de estresse, houve predominância de efeitos aditivos. Em trabalho semelhante, Van Oosterom, Jayachandran e Bidinger (1996) constaram predominância de efeitos dominantes. Subudhi, Rosenow e Nguyen (2000) estudando o caráter também observaram predominância de efeitos dominantes. Recentemente, Lee, Ahmadzadeh e Tollenaar (2005) avaliaram dois grupos de linhagens e seus respectivos híbridos de milho com o objetivo de estabelecer a relação entre componentes fisiológicos da produção de grãos e investigar a herança da produção de grãos e desses componentes. Em relação ao caráter stay-green os autores observam que os efeitos aditivos exerceram uma influência predominante na característica.

2.1.3 Mapeamento de QTLs para produção de grãos e para caracteres relacionados à tolerância ao estresse hídrico

2.1.3.1 Produção de grãos e prolificidade

O caráter produção de grão (PG) é, direta ou indiretamente, o principal objetivo dos trabalhos de melhoramento na cultura do milho e por isso, estudos referentes ao mapeamento de QTLs para esse caráter e para os componentes de produção são relatados com frequência na literatura. Stuber et al. (1992) mapearam QTLs para produção de grãos e prolificidade em duas populações utilizando o mapeamento por intervalo. Foram mapeados seis e oito QTLs para PG e dois QTLs para prolificidade em cada uma das populações. A variação fenotípica explicada para PG foi de, aproximadamente, 60% nas duas populações. Edwards et al. (1992) avaliaram 30 caracteres, dentre os quais, PG e prolificidade. No estudo foram detectados marcadores significativamente associados a PG principalmente nos cromossomos 1 e 3. Nos cromossomos 5 e

10 não foram detectadas marcas significativas. Dois marcadores, nos cromossomos 8 e 9, foram associados a 12 e 14 dos 30 caracteres avaliados, respectivamente. Os autores relataram que em outros trabalhos uma região no cromossomo 10 (*Glu1*) estaria associada a 61 dos 82 caracteres investigados. Stuber (1995) mostrou que os estudos de mapeamento sugerem fortemente a presença de múltiplos QTLs ligados na maioria dos cromossomos para PG, o que poderia explicar a sobredominância observada para esses QTLs em muitos dos trabalhos, neste caso, uma pseudo-sobredominância. Algumas regiões cromossômicas, tais como, os braços longos dos cromossomos 1 e 6 e o curto do cromossomo 5, mostraram QTLs em uma preponderância de investigações. Outras regiões mostram uma associação com PG somente raramente. Contudo, ao menos um QTL para esse caráter tem sido identificado para cada um dos 20 braços cromossômicos do milho. Ragot et al. (1995) avaliaram cinco populações derivadas do cruzamento entre material tropical e temperado. Utilizando o mapeamento por intervalo e considerando valores fenotípicos médios, mapearam dois QTLs para PG no cromossomo 3 e um QTL em cada um dos cromossomos 2, 5 e 6. Para prolificidade foram mapeados QTLs nos cromossomos 3 (dois QTLs) e 6. Os QTLs no braço longo dos cromossomos 3 e 6 foram coincidentes para ambos os caracteres. Um QTL para PG e outro para prolificidade explicaram, respectivamente, 27,4% e 35,3% da variação fenotípica. Contudo, os autores ressaltaram que esses valores estariam superestimados.

Veldboom e Lee (1994) utilizando o mapeamento por intervalo mapearam apenas um QTL para PG situado a 114 cM no cromossomo 6, explicando 35% da variação fenotípica. Beavis et al. (1994) utilizando a mesma metodologia de mapeamento mapearam cinco QTLs para PG. Agrama e Moussa (1996) mapearam QTLs para os caracteres produção de grãos e prolificidade. Foram reportados cinco QTLs para produção de grãos explicando 49,6% da variação fenotípica e apresentando interações alélicas aditiva (um QTL), de dominância parcial (três QTLs) ou de sobredominância (um QTL). Para o caráter prolificidade, foram mapeados três QTLs, explicando 34,5% da variação fenotípica, com interações alélicas aditiva, de dominância completa e de sobredominância. Veldboom e Lee (1996) mapearam três QTLs para produção de grãos que explicaram 47% da variância genética do caráter. Austin e Lee (1996) realizaram o mapeamento de marcas simples para a detecção de QTLs associados a diversos componentes de produção. Para PG foram mapeados seis QTLs explicando 21,8% da variação fenotípica. Para prolificidade cinco QTLs foram mapeados. Ribaut et al. (1997) avaliaram os caracteres PG, número de espigas por parcela e número de grãos por parcela sob condições normais e de estresse hídrico. Para análise de

QTLs foi utilizado o mapeamento por intervalo composto (CIM) por ambiente, e também o CIM estendido para vários ambientes (mCIM). Os QTLs mapeados distribuíram-se na maioria dos cromossomos para todos os caracteres. O mCIM confirmou a presença de alguns QTLs identificados pelo CIM, detectando ainda outros QTLs de menor efeito. A variância fenotípica explicada pelos QTLs individualmente variou de 16,3% a 26,3% para PG, e de 5,8% a 39,8% para número de espigas por parcela. Nas análises por ambiente, foram mapeados diversos QTLs para os diferentes caracteres em posições próximas, destacando-se uma região em comum para os caracteres produção de grãos e número de espigas por parcela.

Ajmone-Marsan et al. (1996) mapearam QTLs para PG com base no mapeamento por intervalo utilizando dois conjuntos de 55 progênies de testecross proveniente de dois testadores. Dois QTLs foram identificados com o testador Mo17, um no braço longo do cromossomo 3 e outro no braço curto do cromossomo 6. Para o testador A1 as mesmas regiões mapeadas para Mo17 mostraram efeitos significativos, com um QTL adicional no braço longo do cromossomo 10. Cerca de 31,5% e 37,8% da variância genética foi explicada pelos dois QTLs oriundos da linhagem Mo17 e os três QTLs da linhagem A1. Individualmente cada QTL explicou entre 6,3% e 25,4% dessa variação. Usando uma amostra maior, com 232 progênies, foram mapeados mais dois QTLs adicionais nos cromossomos 4, para Mo17 e 9 para A1. Como conclusão cautelosa os autores consideraram que em diferentes condições ambientais alguns QTLs para PG (ex: 3 e 6) foram consistentemente detectados em amostras independentes provenientes de uma mesma população. Austin e Lee (1998) utilizando o CIM mapearam QTLs para vários caracteres. Em relação a PG e prolificidade o número de QTLs mapeados foi de cinco e quatro, respectivamente, os quais explicaram 27% da variação fenotípica em ambos os caracteres. Austin et al. (2000) utilizaram três testadores (B91, A632 e B73) para avaliar progênies de testecross oriundas de gerações $F_{2:3}$ e $F_{6:8}$. Para PG foram mapeados entre 10 e 13 QTLs a depender do testador utilizado. No total, 24 diferentes QTLs nos cromossomos 1 (quatro QTLs), 2 (três QTLs), 3 (três QTLs), 4 (um QTL), 5 (três QTLs), 6 (três QTLs), 7 (dois QTLs), 8 (dois QTLs), 9 (dois QTLs) e 10 (um QTL) foram mapeados. Desses, 14 (58%) foram associados a efeitos para apenas um testador. A maioria dos QTLs foram mapeados na geração $F_{6:8}$. Poucos QTLs foram comuns entre gerações – apenas um para B73 e B91, três para A632 e quatro para a média dos testecross. Para os testadores individualmente, os QTLs comuns entre gerações não foram aqueles com

maior efeito dentro de cada geração. Para a média dos testadores os quatro QTLs comuns entre gerações foram aqueles com maior efeito na geração $F_{6:8}$.

Jiang et al. (1999) utilizaram o mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes visando mapear regiões genômicas responsáveis na adaptação a amplas condições de clima. Avaliaram 196 progênies $F_{3:4}$ provenientes do cruzamento entre linhagens selecionadas para alto desempenho em altas ou baixas altitudes. Em relação a PG foram mapeados QTLs nos cromossomos 1 (um QTL), 2 (dois QTLs), 7 (um QTL) e 10 (um QTL). A proporção da variância fenotípica explicada por cada QTL individualmente variou entre 3,8% e 8,8%. Os efeitos dos QTLs variaram entre dominância parcial e sobredominância. No total os QTLs explicaram 24,3% da variância fenotípica para o caráter. Dos 21 QTLs mapeados referentes aos componentes da produção, 17 estavam presentes em apenas um ambiente. Ajmone-Marsan et al. (2001) utilizando o CIM mapearam quatro e cinco QTLs para PG em duas populações, explicando, respectivamente, 27,2% e 30,1% da variação fenotípica. Em uma das populações um dos QTLs mapeados, localizado no intervalo entre 20 e 40 cM no cromossomo 6, explicou cerca de 12% da variação do caráter. Tuberosa et al. (2002) apresentaram uma revisão com dados referentes ao mapeamento de QTLs para PG em oito trabalhos distintos. Globalmente, os dados mostraram QTLs sendo mapeados em todos os cromossomos do milho principalmente no cromossomo 1. Inúmeras regiões genômicas apresentaram QTLs para produção de grãos sendo mapeados tanto em condições normais quanto sob estresse hídrico.

Utilizando o CIM e o delineamento III, Lu, Romero-Severson e Bernardo (2003) mapearam 28 QTLs para produção de grãos, dos quais 22 apresentaram sobredominância, três apresentaram dominância parcial e três apresentaram dominância completa. Trabalhando com milho tropical Sibov et al. (2003) mapearam quatro QTLs para PG que explicaram individualmente entre 5,22% e 11,18% da variância fenotípica do caráter e no total 32,73%, sendo que dois QTLs apresentaram dominância parcial, um QTL apresentou dominância completa e outro ação gênica aditiva. Mihaljevic et al. (2005) utilizando 4 populações e o CIM mapearam entre 2 e 9 QTLs para produção de grãos, alguns destes sendo identificados em mais de uma população. Vargas et al. (2006) utilizaram progênies $F_{2:3}$ oriundas de linhagens divergentes para tolerância à seca. As progênies foram avaliadas em oito ambientes sob condições ótimas ou limitadas de umidade, ou baixo nitrogênio. QTLs para PG foram mapeados nos cromossomos 1, 3, 4, 8, 9 e 10. A proporção da variância fenotípica explicada por cada QTL

individualmente variou de 1,91% a 7,02%. Apenas um dos QTLs (cromossomo 4) apresentou efeito dominante, os demais mostraram efeito aditivo. Nos QTLs dos cromossomos 1 e 10 foram constatadas fortes evidências de interação QTL x ambiente. Comparando os resultados obtidos em seus estudos com trabalhos anteriores observaram um maior número de regiões coincidentes para QTLs influenciando prolificidade que para aqueles mapeados para produção de grãos indicando maior estabilidade dos QTLs para àquele em relação a este caráter.

Li et al. (2003) avaliaram 184 progênies F₃ sob duas condições de umidade, normal (WW) e sob déficit hídrico (SS). Para o mapeamento de QTLs foi empregado o mapeamento por intervalo composto. Sob WW foram mapeados quatro QTLs para PG nos cromossomos 3 (dois QTLs), 6 e 7, explicando entre 7,3 e 15,2% da variação fenotípica e com efeitos variando de aditivo a dominância completa. Sob SS foram mapeados cinco QTLs, nos cromossomos 1, 2, 4 e 8 (dois QTLs), explicando entre 9,0% a 22,0% da variação fenotípica e com efeitos variando de aditivo a dominância parcial. Para prolificidade e sob WW dois QTLs foram mapeados um em cada um dos cromossomos 3 e 6, explicando juntos 19,9% da variação fenotípica total com efeito aditivo e de dominância parcial, respectivamente. Sob SS, foram mapeados quatro QTLs, nos cromossomos 3 (dois QTLs), 7 e 10, responsáveis por cerca de 60,4% da variação fenotípica total. O QTL do cromossomo 10 apresentou dominância completa, os demais, dominância parcial.

Aguiar (2003) utilizou o delineamento III de Comstock & Robinson com marcadores moleculares para análise genética de PG e seus componentes em progênies de retrocruzamento oriundas de material tropical. Os resultados mostraram que QTLs para produção de grãos encontram-se distribuídos em todos os cromossomos. Para prolificidade, somente no cromossomo 10 não foram detectados marcadores associados a este caráter, sendo que estes se concentraram nos cromossomos 1, 3 e 6. Os efeitos aditivos, dominantes e epistáticos apresentaram magnitudes variáveis, sendo que os efeitos de dominância foram predominantes. O somatório dos efeitos epistáticos também se mostrou importantes, principalmente para prolificidade.

Um resumo referente a QTLs mapeados para vários caracteres em milho pode ser encontrado no *Maize Genetics and Genomics Database* através do sítio <http://www.maizegdb.org>. Até outubro de 2006 tinham sido catalogados QTLs para produção de grãos em todos os cromossomos do milho, distribuídos nos bins 1.00, 1.02, 1.03, 1.04, 1.06, 1.08,

1.09, 1.10, 2.00, 2.02, 2.04, 2.09, 3.06, 3.07, 4.01, 4.03, 4.05, 4.07, 5.00, 5.01, 5.02, 5.03, 5.05, 5.07, 6.00, 6.02, 6.03, 6.04, 6.05, 6.07, 7.03, 7.04, 8.02, 8.03, 8.05, 8.06, 8.08, 9.01, 9.04, 10.02, 10.03 e 10.04. Para prolificidade apenas no cromossomo 10 não foram catalogados QTLs para esse caráter. Os QTLs para prolificidade encontram-se distribuídos nos bins 1.01, 1.02, 1.03, 1.06, 1.07, 1.10, 2.04, 3.03, 3.05, 3.06, 3.07, 3.08, 4.05, 4.09, 5.05, 6.05, 6.06, 7.01, 7.04, 8.02, 8.06, 8.07, 8.08 e 9.02.

2.1.3.2 Caracteres relacionados ao florescimento

Estudos sobre a natureza genética e o número de genes afetando caracteres relacionados ao florescimento em milho têm sido freqüentemente reportados na literatura. Soares Filho (1987) em sua revisão de literatura constatou que entre 2 e 17 fatores genéticos poderiam estar envolvidos na expressão do caráter florescimento masculino (FM) e entre 2 e 29 estariam envolvidos na expressão do florescimento feminino (FF) com consenso entre 3 e 5 genes. O principal componente da variância genética para FF e FM seria aditivo. Contudo, efeitos gênicos dominantes têm, via de regra, se mostrado presente. Koester, Sisco e Stuber (1993) relataram que a natureza genética do caráter maturidade, que pode ser medido a partir de FM, é considerada quantitativa com 2 a 19 genes afetando o caráter, sendo que, a maioria dos estudos estimam entre 4 a 6 efetivos fatores. Estudos de mapeamento de QTLs para os caracteres FF, FM e IF têm confirmado essas estimativas.

Ragot et al. (1995) utilizando mapeamento por intervalo mapearam dois QTLs para FF nos cromossomos 1 e 9, explicando, respectivamente, 4,5% e 11,2% da variação fenotípica para o caráter. Kozumplik et al. (1996) empregando a mesma técnica mapearam QTLs para FF nos cromossomos 1, 8 e 9. Rebaï et al. (1997) avaliaram dados de precocidade a partir do FF. No mapeamento foram utilizadas progênies F_3 e de testecross. Nas progênies F_3 foram detectados seis QTLs nos cromossomos 1, 3, 4, 7, 8 e 10. Nos testecrosses foram mapeados globalmente 10 QTLs, dois no cromossomo 3 e um em cada um dos cromossomos 1, 2, 4, 5, 7, 8, 9, 10. Contudo, o número de QTLs detectado variou de 6 a 8, a depender do ambiente de avaliação. Todos os QTLs mapeados nas progênies F_3 foram mapeados nas progênies de testecross a exceção do QTL mapeado no cromossomo 7 (detectado em posição bem diferente). Dos 10 QTLs, cinco foram mapeados em todos os locais, um em três locais, dois em dois locais e dois em um local. Individualmente cada QTL explicou entre 2,6% e 12,3% da variância fenotípica total. Cinco dos

10 QTLs mostraram interação QTL x ambientes significativa. A ação gênica aditiva predominou na maioria dos QTLs. Os efeitos gênicos dominantes foram relativamente pequenos. Mais de 50% dos QTLs detectados nos testecrosses mostraram interação QTL x ambientes.

Ribaut et al. (1996) conduziram o primeiro estudo de detecção de QTLs responsáveis por caracteres morfológicos em milho sob condições de estresse hídrico. Os experimentos foram conduzidos em diferentes regimes de água: ideal (WW), estresse intermediário (IS) e estresse severo (SS). Foram mapeados QTLs em todos os cromossomos, exceto no cromossomo 7, para os caracteres relacionados ao florescimento. A variação fenotípica explicada por cada QTL individualmente variou de 5,0% a 13,0%, 4,6% a 15,1% e de 4,4% a 15,3% para IF, FM e FF, respectivamente. QTLs estáveis para diferentes condições de umidade foram detectados nos cromossomos 1, 4 e 9 para FM; 1 (dois QTLs), e 9 para FF; e 1, 2 e 6 para IF. Geralmente esses QTLs foram detectados com alto LOD *score* e explicando alta porcentagem da variância genética, sendo o alelo favorável originado do mesmo parental. IF e FF apresentaram QTLs comuns nos cromossomos 1, 2, 5 e 8. IF e FM (pouco correlacionados) só apresentaram um QTL comum no cromossomo 2, e sob SS dois QTLs ligados no cromossomo 8 foram detectados. Para FF e FM foram identificadas regiões coincidentes nos cromossomos 1, 2, 4 e 9. Os autores relataram que trabalhos anteriores associados aos resultados reportados pelos mesmos mostraram que QTLs responsáveis por FF e FM têm sido detectados em todos os 10 cromossomos do milho com maior consistência para os cromossomos 1, 3, 4, 8 e 9 (FM) e 1, 8 e 9 (FF). Para IF o QTL no cromossomo 6 parece ocorrer em inúmeros estudos dando a idéia de um QTL “universal”. Trabalhos onde esse QTL não é mapeado poderia ser função de fatores como a não segregação para o QTL na população avaliada.

Jiang et al. (1999) mapearam QTLs para inúmeros caracteres em milho tropical, sendo observados QTLs relacionados ao florescimento em quase todos os cromossomos. Foram mapeados QTLs relacionados ao florescimento nos cromossomos 1 (FM, FF e IF), 2 (IF), 4 (FM e IF), 5 (FM e FF), 7 (FM, FF e IF), 8 (dois para FM e um para FF e IF), 9 (FM, FF e IF) e 10 (FM, FF e IF). A proporção da variância fenotípica explicada por cada QTL individualmente variou, em média, de 1,5% a 12,4%, 2,6% a 9,6% e 2,0% a 9,4% para FM, FF e IF, respectivamente. No total os QTLs explicaram 45,3%, 38,0% e 35,0%, da variância fenotípica para os caracteres FM, FF e IF, respectivamente. Sari-Gorla et al. (1999) mapearam QTLs para os caracteres FF, FM e IF com base em médias provenientes de diferentes regimes de umidade

(ideal e sob estresse hídrico) e utilizando linhagens endogâmicas recombinantes. Sob condições ideais foram mapeados cinco QTLs para FM nos cromossomos 1, 2 (dois QTLs), 7 e 8. Todos os QTLs foram expressos sob estresse a exceção do primeiro QTL no cromossomo 2. Para FF só dois QTLs, nos cromossomos 7 e 9, foram mapeados. Para IF houve grande diferença no mapeamento de QTLs entre os dois níveis de umidade. Em condições ideais, foram mapeados QTLs nos cromossomos 1 (um QTL), 2 (um QTL), 7 (dois QTLs), 8 (dois QTLs) e 9 (um QTL). Sob estresse, um QTL foi mapeado em cada um dos cromossomos 5, 7 e 9, nenhum dos quais, apresentando posição coincidente com aqueles mapeados sob condições ideais. Coincidências de posição para QTLs entre os diferentes caracteres foram detectadas nos cromossomos 2 (IF e FM), 7 (FF e FM), 8 (IF e FM) e 9 (FF e IF). Li et al. (2003) constataram que sob condições ideais de umidade foram mapeados três QTLs para IF nos cromossomos 1, 2 e 3, explicando 12,9%, 11,4% e 6,0%, respectivamente, da variância fenotípica do caráter e com efeitos de sobredominância para os dois primeiros e aditividade para o terceiro. Sob estresse foram mapeados dois QTLs nos cromossomos 2 e 5, explicando 6,4% e 7,2%, respectivamente, da variância fenotípica, ambos apresentando efeito de dominância completa.

Khairallah et al. (1998) utilizaram o mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes e uma população com 472 progênies $F_{2:3}$ para mapear QTLs relacionados ao florescimento. Para FF foram mapeados dois QTLs em cada um dos cromossomos 1, 2, 5 e 9, e um QTL em cada um dos cromossomos 3, 4, 6, 7 e 10. A ação gênica foi do tipo aditiva, de dominância parcial e sobredominância para 6, 6 e 1 desses QTLs, respectivamente. A variância fenotípica explicada por cada QTL individualmente variou de 0,9% a 7,9%. No total, os QTLs explicaram 49,6% dessa variação. Apenas três QTLs não apresentaram interação significativa com o ambiente. QTLs para IF foram mapeados nos cromossomos 1, 3, 5, 6, 7, 8, 9 e 10. A ação gênica foi principalmente de dominância parcial, sendo observada em sete dos nove QTLs mapeados. A variância fenotípica explicada por cada QTL individualmente variou de 3,1% a 12,4%. No total os QTLs explicaram 30,0% da variação fenotípica total. Apenas três QTLs apresentaram interação significativa com o ambiente, o que reforça os resultados obtidos por Ribaut et al. (1996) que também observaram menor número de QTLs com interação QTL x ambientes significativa para IF em comparação com outros caracteres. A análise de QTLs para os dados de FM mostrou que a maioria dos QTLs encontra-se em comum com aqueles para FF. Três QTLs para FF e IF foram mapeados nos mesmos bins. Contudo, em um dos bins, a linhagens 1

contribuiu com o alelo para FF precoce, mas a linhagem 2 contribuiu com o alelo para redução de IF. Esse resultado sugere que dois diferentes QTLs afetando FF e IF foram identificados em um mesmo bin no cromossomo 9. Somente dois QTLs para FF, nos cromossomos 1 e 10, coincidiram com aqueles detectados em estudos anteriores. Contudo, três QTLs para IF foram localizados no mesmo bin daqueles identificados em outras populações. O QTL para IF no cromossomo 6 corresponde ao QTL “universal” para IF proposto por Ribaut et al. (1996). Exceto para o QTL do cromossomo 6, nenhuma correlação foi observada entre o efeito do QTL e estabilidade do mesmo. Tuberosa et al. (2002) em sua revisão relataram resultados de mapeamento de QTLs para IF oriundo de sete estudos distintos. Os trabalhos mostraram que QTLs para IF têm sido mapeados em todos os cromossomos do milho.

Chardon et al. (2004) utilizando resultados próprios e da literatura coletaram dados de 22 estudos de QTLs relacionados a caracteres de tempo de florescimento: FF; FM e caracteres relacionados (altura de planta e número de folhas). Projetando os QTLs mapeados nesses trabalhos em um mapa de referência os autores constataram 313 QTLs relacionados ao tempo para florescimento. Todas as regiões do mapa de referência, exceto os braços curtos do cromossomo 4 e 7, continham QTLs envolvidos na variação do tempo de florescimento, embora a distribuição dos QTLs variasse consideravelmente entre as regiões genômicas. Os 313 QTLs foram rearranjados em 62 locos consensos distribuídos em 11, 7, 9, 5, 7, 4, 4, 7, 4 e 4 regiões para os cromossomos de 1 a 10, respectivamente. Em uma região nos cromossomos 1 e 9, e duas nos cromossomos 8 e 10, foram mapeados vários QTLs em diferentes experimentos, sendo ao menos um desses com grande efeito. Zhang et al. (2005) utilizaram 189 marcadores microssatélites para mapear QTLs relacionados ao FM. Foram mapeados 8 QTLs, distribuídos nos cromossomos 1, 4, 5 (dois QTLs), 8 e 9, enquanto dois QTLs foram mapeados próximos as marcas M097 e M028, não ligadas a nenhum grupo de ligação. Os QTLs explicaram entre 1% (QTL ligado a marca M097) e 54% (QTL do cromossomo 4). Os QTLs mapeados no cromossomo 5 e 9 foram coincidentes em posição com QTLs mapeados em trabalhos anteriores.

Chardon et al. (2005) mapearam QTLs em duas populações usando o mapeamento por intervalo composto. O mapeamento de QTLs para a população *F2xF7p* detectou QTLs para FM e FF nos cromossomos 1, 3, 8 e 10. Esses QTLs explicaram entre 7,1% e 14,2% da variação fenotípica para o caráter, a exceção daquele mapeado no cromossomo 8 que explicou 54,6% e 45,2% da variação fenotípica para os caracteres FM e FF, respectivamente. O QTL para

florescimento no cromossomo 8 também foi identificado na população *F7pxGaspé*. Esse QTL explicou 9,7% da variação fenotípica para FF nessa população e encontrava-se ligado a outro QTL que explicou 6,6% da variação para o mesmo caráter. Esses QTLs também tiveram influência no FM. Tang et al. (2005) utilizando 266 progênies $F_{2:3}$ e o mapeamento por intervalo composto mapearam nove e sete QTLs para FM e FF, respectivamente. Todos os QTLs distribuíram-se desigualmente nos cromossomos e tenderam a apresentarem-se agrupados (cluster). Vargas et al. (2006) mapearam seis QTLs para IF. QTLs com efeitos aditivos foram detectados nos cromossomos 1, 2, 6, 8 e 10, enquanto que apenas um QTL, no cromossomo 1, apresentou efeito de dominância. Os QTLs explicaram de 3,45% a 6,27% da variância fenotípica para o caráter. Apenas o QTL do cromossomo 8 apresentou interação significativa com o ambiente.

2.1.3.3 Número de ramificações do pendão

Caracteres de fácil mensuração como o número de ramificações do pendão (NRP) aumentam o poder de detecção de QTLs sendo aconselhável seu uso em programas de mapeamento. Contudo, limitadas informações têm sido publicadas a respeito de QTLs afetando caracteres do pendão, principalmente em material de clima tropical. Mock e Schuetz (1974) haviam sugerido que o controle genético para o caráter NRP seria exercido por, no mínimo, oito ou nove “fatores genéticos”. Mais recentemente, Aguiar (2003) mostrou haver fortes evidências de que um número bem maior de QTLs, distribuídos em todos os cromossomos do milho, estariam associados ao NRP, os mesmos com predominância de efeitos aditivos.

Lee et al. (1991) avaliaram aneuploides de milho e observaram que perdas ou ganhos de doses do braço curto do cromossomo 5 afetaram inúmeros caracteres, dentre os quais NRP, FF, FM, IF. Os resultados indicaram que QTLs influenciando estes caracteres estariam localizados nessa região cromossômica. Doebley, Stec e Kent (1995) relataram a ocorrência de um gene mutante dominante *SOS1* responsável, dentre outros, por promover uma redução no número de ramificações do pendão. O gene *SOS1* foi mapeado no braço curto do cromossomo 4 do milho. Jiang et al. (1999) cruzaram duas linhagens selecionadas para alto desempenho em altas ou baixas altitudes e avaliaram 196 $F_{3:4}$ provenientes desse cruzamento. Utilizando o mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes os autores mapearam seis QTLs para

NRP (dois no cromossomo 2 e um em cada um dos cromossomos 1, 3, 5 e 7). A proporção da variância fenotípica explicada por cada QTL individualmente variou, em média, de 1,3% a 33,0%, e a genética entre 1,48% e 37,5%. Ao todo os QTLs explicaram 60,8% e 69,1% da variação fenotípica e genética, respectivamente. Berke e Rocheford (1999) identificaram três QTLs nos cromossomos 2, 4 e 7, explicando 8,9%, 14,7% e 35,3%, respectivamente, da variação fenotípica do caráter. Dois dos QTLs apresentaram interação gênica aditiva e um de dominância parcial. Mickelson et al. (2002) mapearam seis QTLs para NRP, três no cromossomo 2 e os demais nos cromossomos 1, 3 e 4, respondendo por 37,8% da variação fenotípica dessa característica. Os autores não detectaram interação QTL x ambiente ou efeitos epistáticos para esses QTLs. Lunde et al. (2005a) relataram a ocorrência de um gene mutante *td1* no cromossomo 5 que, dentre outras, aumenta a densidade de espiguetas na ramificação principal e promove pendões com ramificações menores. Lunde et al. (2005b) reportaram a presença de dois QTLs no cromossomo 7 (bin 7.00) responsáveis pelo número de ramificações do pendão. Tang et al. (2005) utilizando 266 progênies $F_{2:3}$ e mapeamento por intervalo composto, mapearam nove QTLs para NRP, distribuídos desuniformemente pelos cromossomos. Upadyayula et al. (2006) utilizaram 150 progênies S_1 derivadas de um retrocruzamento e mapearam dois QTLs para NRP nos cromossomos 4 e 7, explicando 11,7% e 7,9%, respectivamente, da variação fenotípica total. Ao todo os dois QTLs explicaram 17,8% da variância fenotípica total e 23,4% da variância genética.

Westerbergh e Doebley (2002) utilizaram duas espécies de teosinto (*Zea diploperennis* e *Z. mays* ssp. *parviglumis*) intimamente relacionadas ao milho e muito contrastantes quanto ao número de ramificações do pendão. O estudo focou diferenças entre a morfologia do pendão. Os caracteres avaliados relacionados ao pendão foram: número de ramificações; distância entre a primeira e a última ramificação; comprimento da ramificação central; largura da ráquis na ramificação central; comprimento médio de espiguetas sésseis e; comprimento médio dos internódios na ramificação central. Foram utilizadas 425 plantas F_2 mapeadas com 95 marcadores RFLP. Para NRP foram mapeados sete QTLs, um em cada um dos cromossomos 1, 2, 4, 5 e 9, e dois no cromossomo 7, explicando entre 2,1% e 10,8% da variância fenotípica total. Juntos esses QTLs explicaram 43,9% da variância fenotípica total. O modo de ação gênica foi aditiva para cinco e dominante para dois desses QTLs. Para os demais caracteres foram mapeados, ao todo, 26 QTLs. Destes, cerca de 75% explicaram menos de 10% da variação fenotípica e apresentaram

interação alélica do tipo aditiva. Dos 33 QTLs mapeados no estudo nenhum foi mapeado no cromossomo 10 e apenas 1 foi mapeado no cromossomo 6.

2.1.3.4 Stay-green

Poucos trabalhos têm sido conduzidos em milho visando mapear QTLs para stay-green. Do conhecimento do autor, apenas Beavis et al. (1994) reportaram o mapeamento de QTLs para o caráter em progênies F_4 e de testecross. A metodologia empregada para mapeamento foi o mapeamento por intervalo. Nas progênies F_4 foram mapeados três QTLs, nos cromossomos 2, 6 e 9. Nos testecrosses foram mapeados cinco QTLs, dois no cromossomo 1 e um em cada um dos cromossomos 6, 8 e 9. Os QTLs nos cromossomos 6 e 9 foram mapeados em posições coincidentes àqueles mapeados para as progênies F_4 . A proporção da variação fenotípica explicada por um QTL variou de 6% a 25%.

Em outras culturas, o mapeamento de QTLs para o caráter stay-green tem sido reportada. Crasta et al. (1999) utilizaram dados de quatro ambientes para avaliação de linhagens endogâmicas recombinantes (RIL) em sorgo. Foram mapeados sete QTLs com o emprego do mapeamento por intervalo (IM) ou intervalo composto (CIM). A proporção da variância fenotípica total explicada pelos QTLs foi de 63,9% e 66,5% para o CIM e o IM, respectivamente, (88,0% e 90,0% da variância genética total, respectivamente). Individualmente cada QTL explicou entre 7,7% e 28,6% da variância fenotípica, dependendo da metodologia de mapeamento empregada. Subudhi, Rosenow e Nguyen (2000) também utilizaram linhagens endogâmicas recombinantes em sorgo. Considerando médias de sete ambientes foram mapeados quatro QTLs com pronunciado efeito aditivo, explicando individualmente entre 9,4% e 29,2% e no total 53,5% da variação fenotípica. Os autores relataram estudos anteriores em que de quatro a sete QTLs seriam responsáveis pela expressão do caráter. Kebede et al. (2001) mapearam nove QTLs influenciando o caráter em uma população de 125 linhagens endogâmicas recombinantes de sorgo. A proporção da variância fenotípica explicada por um QTL variou de 9,9% a 22,6% sendo que a maioria dos QTLs explicou entre 10% e 15% da variação fenotípica total. Em apenas um ambiente um dos QTL explicou 22,6% da variância fenotípica. Este QTL foi bem consistente, sendo identificado em quatro dos cinco ambientes em que o caráter foi avaliado. Em média, para cada ambientes os QTLs explicaram juntos cerca de 25% da variância fenotípica total. Haussmann et al. (2002) analisaram o caráter stay-green como a porcentagem de área foliar verde

aos 15, 30 e 45 dias após o florescimento, em duas populações de sorgo. O número de QTLs mapeados variou de cinco a oito. A proporção da variância genética total explicando pelos QTLs variou de 31,4% a 42,4%. A variância fenotípica explicada por um QTL individualmente variou de 4,9% a 26,3%.

Em arroz, Toojinda et al. (2003) utilizaram três populações, uma com 65 linhagens di-haplóides (DH), outra com 172 linhagens endogâmicas recombinantes e uma terceira com 188 progênies F₂. A senescência foliar foi avaliada em escala de nota variando de 1 (folhas verdes) a 5 (folhas amarelas ou degradadas) ou pela quantidade de clorofila presente nas folhas. A depender do método de mapeamento, do método de avaliação da senescência foliar, do tipo de população e do ano de avaliação, a proporção da variação fenotípica explicada por um QTL variou de 1,7% a 72,0%. Jiang et al. (2004) utilizaram 190 linhagens DH de arroz e duas metodologias para medir o caráter stay-green nessas linhagens, uma com base na concentração de clorofila das folhas e outro com base em escala de notas variando entre 1 e 5, onde, 1 correspondia a plantas com as folhas secas e 5 com folhas verdes. Considerando dois períodos de avaliação, o número de QTLs mapeados variou de quatro a 11 e a proporção da variância fenotípica total explicada pelos QTLs variou de 8,9% a 21,5%. Abdelkhalik et al. (2005) avaliaram duas populações de retrocruzamento em arroz. Utilizando o mapeamento por intervalo, mapearam quatro QTLs para senescência foliar, um QTL em uma das populações e três na outra. A variância fenotípica explicada por cada QTL individualmente, variou de 8,0% a 10,0%. Na análise de interação alélica prevaleceu a dominância parcial nos locos QTLs que influenciaram o caráter.

Verma et al. (2004) avaliaram 48 linhagens DH de trigo em dois anos. O caráter stay-green foi mensurado como a senescência da folha bandeira aos 14 e 35 dias após o florescimento. Utilizando mapeamento por intervalo composto os autores constataram QTLs de grande efeito nos cromossomos 2D e 2B de trigo. No cromossomo 2D foram mapeados dois QTLs para senescência foliar, um para os dados tomados aos 14 dias explicando 21,7% da variância fenotípica, e outro para os dados tomados aos 35 dias explicando 32,9% da variância fenotípica. No cromossomo 2B foi mapeado um QTL referente aos dados tomados aos 14 dias explicando 10,2% da variação fenotípica.

2.1.4 Consistência no mapeamento de QTLs

Um dos principais entraves no uso das informações advindas dos estudos de mapeamento de QTLs está na inconsistência e “instabilidade” desses QTLs nos diferentes estudos, para diferentes populações e ambientes de avaliação. Vários estudos têm cogitado as causas mais prováveis da inconsistência das informações provenientes do mapeamento de QTLs. Dudley (1993) relatou que dentre os vários motivos que poderiam explicar a pouca concordância entre ambientes para marcadores identificados como sendo significativamente associados a QTLs, está a própria complexidade do caráter. Como exemplo citou o caso da produção de grãos, que mostra, normalmente, forte interação genótipo x ambientes. Beavis et al. (1994) mencionaram que a inconsistência de QTLs para produção de grãos entre diferentes ambientes pode ser explicada pelo fato de que esse caráter é controlado por um grande número de QTLs de pequeno efeito segregando no genoma. Stuber (1995) avaliando as diferenças nas posições de QTLs mapeados para produção de grãos em dois estudos onde os materiais foram derivados dos mesmos parentais, considerou que essas diferenças poderiam ser devidas a: i) fontes diferentes de linhagem parental; ii) tipos diferentes de progênies; iii) efeitos da interação genótipo x ambientes (G x A); e iv) diferenças no tamanho amostral. Já a variação existente entre os estudos de QTLs para os inúmeros trabalhos que abordam essa estratégia poderia ser função de: i) a detecção de QTLs depende de polimorfismo na população estudada e essas regiões diferem entre populações; ii) diferentes mapas tendem a ter lacunas de marcadores em diferentes regiões e nessas regiões não é possível o mapeamento de QTLs; iii) a interação genótipo x ambiente poderia afetar a expressão de certos QTLs; e iv) a variação no tamanho amostral pode afetar a identificação de QTLs. Ribaut et al. (1996) sugeriram que diferenças na localização de QTLs em diferentes trabalhos seria função principalmente da fonte de linhagens parentais, do número de progênies, da interação G x A e dos diferentes mapas genéticos usados. Ajmone-Marsan et al. (1996) mencionaram que as possíveis causas das discrepâncias na identificação de QTLs seria função de diferenças nos conjuntos de marcadores, linhagens parentais, tipo de progênies, tipos de ambientes e, particularmente, tamanho amostral, ou número de progênies avaliadas.

Kozumplik et al. (1996) ressaltaram que vários autores têm relatado que regiões cromossômicas mostrando efeitos significantes variam em diferentes “backgrounds” genéticos, sendo que poucas regiões têm sido encontradas como sendo comuns entre diferentes fontes de

germoplasma. Ragot et al. (1995) utilizaram cinco populações derivadas de cruzamentos entre materiais tropicais e temperados e avaliaram progênies F_3 derivadas de plantas F_2 para verificar a estabilidade dos QTLs quanto ao “*background*” genético e quanto aos ambientes. Cada população foi avaliada em três ou quatro ambientes para diversos caracteres, dentre os quais, FF, prolificidade e produção de grãos. A comparação da presença ou ausência de QTLs detectados com base no mapeamento por intervalo mostrou que dos 70 QTLs mapeados para todos os ambientes e em todas as populações e caracteres avaliados, 21,4% foram detectados em todos os locais, 34,3% em mais de um, mais não em todos os locais, e 44,3% em apenas um único local. Para QTLs mapeados em vários ambientes, a magnitude relativa de seus efeitos variou com o ambiente. Consideraram ainda que, diferenças observadas entre gerações F_2 e F_3 para presença/ausência de QTLs poderiam refletir não mais que a variação ambiental, uma vez que essas gerações foram cultivadas em diferentes ambientes. Frova et al. (1999) comparando as posições dos QTLs detectados com a de outros trabalhos, sugeriram que a pouca coincidência poderia ser função do material utilizado.

Ajmone-Marsan et al. (1995) avaliaram produção de grãos e conteúdo de material seca em duas populações divergentes e constataram que QTLs em uma população não necessariamente estavam presentes na outra, mas, QTLs com grandes efeitos foram consistentes entre populações. Rebaï et al. (1997) avaliando precocidade a partir de dados do florescimento feminino constataram que mais de 50% dos QTLs detectados em testecrosses apresentaram interação QTL x ambiente. Austin et al. (2000) mapearam QTLs para produção de grãos e umidade em três populações e avaliaram o desempenho dos testecrosses. A escolha do testador afetou fortemente a detecção de QTLs (número, local e efeito). A consistência de regiões de QTLs entre testadores foi baixa para produção de grãos com apenas um QTL sendo significativo para os três testadores. O caráter umidade dos grãos teve um grande número de QTLs detectados, grande consistência entre gerações e grande consistência entre testadores, o qual, segundo os autores, deveu-se ao alto coeficiente de herdabilidade do caráter em relação a produção de grãos.

Austin, Lee e Veldboom (2001) conduziram um trabalho com o objetivo de avaliar a consistência dos QTLs mapeados em progênies $F_{2.3}$ e $F_{6.8}$ e seus testecrosses com três testadores. Em geral os testecrosses de $F_{6.8}$ mapearam mais QTLs que os de $F_{2.3}$. Esse resultado seria função de uma maior homozigosidade, maior recombinação, que poderia separar QTLs ligados, maior número de marcas, maior cobertura do mapa e superior coeficientes de herdabilidade dos

caracteres quando estimados nas progênies de testecross de $F_{6:8}$. Efeitos ambientais e tamanho da amostra também foram citados como fatores que contribuíram para as diferenças. No mapeamento com base na média dos três testecrosses oriundos das progênies $F_{6:8}$, foi observado que 13 das 16 regiões mapeadas para FF também apresentaram QTLs para FM. Similarmente, 12 das 15 regiões mapeadas para FF nas progênies de testecross oriundas das $F_{2:3}$ também apresentaram QTLs para FM. Esses caracteres foram altamente correlacionados. Nove regiões, uma em cada um dos braços longos dos cromossomos 1, 2, 3, 6, 7, 8 e próximas ao centrômero nos cromossomos 6, 7 e 9, continham QTLs para ambos caracteres e gerações. Regiões contendo QTLs para um único testador tenderam a ser menos estáveis entre ambientes (gerações).

Veldboom e Lee (1996) estimaram que em torno de 50% dos QTLs para caracteres morfológicos e de componentes de produção poderiam ser consistentemente detectados em dois diferentes ambientes. Ribaut et al. (1997) mapeando QTLs para componentes de produção em milho tropical constataram que os QTLs detectados não foram estáveis em termos de localização genômica e porcentagem da variação fenotípica explicada, entre os diferentes níveis de umidade. Jiang et al. (1999) usaram o mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes e mapearam QTLs para produção de grãos, FM, FF, IF e NRP. No mapeamento de QTLs observaram que estes foram, em geral, significantes em um ou dois dos três ou quatro ambientes avaliados, principalmente para os componentes de produção de grãos onde dos 21 QTLs mapeados, 17 estavam presentes em apenas um ambiente. A variância fenotípica explicada para um mesmo QTL mudou drasticamente entre ambientes, espelhando a interação QTL x A. O QTL de maior efeito para NRP no cromossomo 7 explicou de 44,6% a 20,6% da variação fenotípica para o caráter a depender do local, contudo, foi detectado em todos os ambientes. Li et al. (2003) conduzindo estudos de mapeamento de QTLs sob duas condições de umidade (ideal e estresse hídrico), mapearam apenas um QTL no cromossomo 2, controlando o intervalo de florescimento, em que a posição de mapeamento do possível QTL foi equivalente entre os ambientes. Para produção de grãos, nenhum QTL foi mapeado no mesmo cromossomo para os dois regimes de umidade. Os autores consideraram que o tipo de ação dos QTLs envolvidos na expressão desses caracteres poderia variar sob diferentes regimes de umidade.

A inconsistência entre QTLs mapeados em diferentes estudos está fortemente relacionada a interação QTL x ambientes (QTL x A). Segundo Vargas et al. (2006) o estudo da interação QTL x A é muito importante no entendimento da interação genótipo x ambientes (G x A) em

caracteres quantitativos. Modelos estatísticos padrões para estudo da interação G x A analisam essa interação como o resultado da soma de todos os efeitos dos QTLs e da interação QTL x A envolvidos na expressão do caráter, sem considerar a possibilidade de que diferentes regiões genômicas (QTLs) possam ter sua resposta específica para cada condição ambiental. Ao mapear QTLs, a avaliação fenotípica de uma mesma população em múltiplos ambientes cria a necessidade de interpretar a interação QTL x A, abrindo a possibilidade de investigar a expressão diferencial de QTLs em relação a mudanças nas condições ambientais. O estudo da interação QTL x A é não somente de importância por si só, mais também, e talvez até mais que, pela relação existente entre as interações QTL x A e G x A.

Uma estratégia para se comprovar a existência de QTLs mapeados seria a utilização de genes candidatos. Para Upadyayula et al. (2006) quando a posição de um gene revelado por um mutante correlaciona-se com a posição de um QTL, o mutante fornece um gene candidato para QTLs relacionados ao caráter em questão. Inversamente, se um QTL é mapeado em uma região onde não foram detectados genes (mutantes) para o caráter, então este é o ponto de partida para a descoberta de novos genes. Os autores relatam a ocorrência de vários genes que poderiam servir como candidatos para a validação de QTLs para caracteres relacionados ao florescimento tais como: gene Thick tassel dwarf1 (*td1*), localizado no cromossomo 5, que tem pronunciado efeito no pendão resultando em superprodução de espiguetas comparativamente ao selvagem; gene Barren inflorescence2 (*bif2*), localizado no cromossomo 1, responsável, dentro outros, pela redução no número de ramificações; genes Ramosa1 (*ra1*) e Ramosa2 (*ra2*) localizados no cromossomo 3, com efeito contrário ao gene *bif2*; e gene *fea2* (cromossomo 4) que favorece o aumento do número de ramificações.

A partir do entendimento da complexidade genética de um caráter alvo, o principal foco da análise de QTLs é a identificação de regiões genômicas apropriadas para serem incluídas em programas de seleção assistida por marcadores (MAS). Corriqueiramente, a maior limitação dos programas de MAS é a “instabilidade” da expressão dos QTLs entre diferentes ambientes e “background” genético (RIBAUT; HOISINGTON, 1998). Segundo Vargas et al. (2006) o desafio para programas de MAS é prever qual genótipo tem alelos que possam ser ranqueados como elite e trazerem vantagens dessa informação genética existente, a partir de diferentes procedimentos sem a necessidade do mapeamento de QTLs em novos cruzamentos (atividade que consome muito tempo e dinheiro). Esse tipo de MAS, baseada em regiões consenso, vem

sendo testada no CIMMYT (RIBAUT et al., 2004). Nesse contexto, a identificação de QTLs estáveis entre ambientes representa um elemento chave para o sucesso dessa estratégia, e assim, a caracterização da interação QTL x A permite, até certo ponto, fazer previsões de efeitos genéticos em ambientes que apresentem padrões climatológicos comparáveis.

2.2 Material e Métodos

2.2.1 Material

Foram utilizados dois conjuntos de 256 progênies $F_{2:3}$. As progênies foram obtidas do cruzamento entre linhagens endogâmicas contrastante para inúmeros caracteres agronômicos. O primeiro conjunto de progênies $F_{2:3}$, denominado população “U”, foi obtido do cruzamento entre as linhagens endogâmicas L14-04B, proveniente da população BR-106 oriunda da EMBRAPA Milho e Sorgo, e a linhagem L08-05F, proveniente da população IG-1 oriunda do programa de melhoramento de milho do Departamento de Genética da ESALQ/USP. Essas linhagens foram cruzadas dando origem a uma geração F_1 , que autofecundada, originou uma população F_2 . Plantas dessa população foram posteriormente autofecundadas, dando origem às progênies $F_{2:3}$ utilizadas neste estudo. Para aumentar o número de sementes disponíveis de cada progênie $F_{2:3}$, estas foram plantadas em linhas com 30 plantas, realizando-se cruzamento entre plantas dentro das linhas de forma que cada planta participou uma única vez como genitor masculino ou feminino. Detalhes sobre as populações que deram origem as linhagens são apresentados por Souza Jr. et al. (1993) e Mangolin et al. (2004). O segundo conjunto de progênies $F_{2:3}$, denominado população “D”, foi obtido do cruzamento entre as linhagens endogâmicas L20-01F e L02-03D, proveniente das populações IG-1 e IG-2, respectivamente, ambas oriundas do programa de melhoramento de milho do Departamento de Genética da ESALQ/USP. A obtenção das progênies $F_{2:3}$ deu-se como descrito para a população “U”. Detalhes sobre as populações e suas respectivas linhagens foram sumarizados por Mangolin et al. (2004). No presente trabalho todo germoplasma utilizado é proveniente de milho tropical.

2.2.2 Extração, amplificação e genotipagem do DNA

A metodologia de extração, amplificação e genotipagem do DNA foi semelhante para os dois conjuntos de plantas F_2 que deram origem aos dois conjuntos de progênies $F_{2:3}$. Para a extração de DNA foram coletadas uma ou duas folhas de plantas F_2 que foram acondicionadas em sacos de sombrite, armazenadas em gelo e transportadas ao laboratório do Centro de Biologia Molecular e Engenharia Genética (CEBMEG) da UNICAMP, Campinas (SP), onde foram

imediatamente congeladas em nitrogênio líquido à -70°C para posterior liofilização, moagem e extração do DNA, conforme o protocolo descrito por Hoisington, Khairallah e Gonzalez-De-León (1994). Na extração de DNA foram utilizados 50 mg de tecido liofilizado e moído, tampão de extração CTAB (“*Mixed alkyltrimethyl-ammonium bromide*”) e duas extrações sucessivas em clorofórmio/álcool isoamílico (24:1). Visando maior pureza do DNA de cada amostra, este foi submetido a uma extração final com fenol.

A metodologia de amplificação utilizada neste trabalho foi descrita com detalhes por Sibov et al. (2003). O procedimento denominado *Touchdown PCR*, com algumas modificações, desenvolvido por Don et al. (1991) para análise de microssatélites em milho, foi adotado para a amplificação.

As 256 plantas F_2 de ambas populações foram genotipadas com marcadores microssatélites. Após a realização de testes de amplificação e polimorfismos para 859 pares de “primers” foram selecionados 139 marcadores para a população D e 143 para a população U. As seqüências de nucleotídeos para a síntese dos “primers” estão disponíveis no “*Maize Genetics and Genomic Database*” no sítio <http://www.maizegdb.org>.

2.2.3 Mapa genético

Na elaboração dos mapas genéticos foram empregados marcadores que não apresentaram desvios significativos de segregação 1:2:1 (esperado para uma população F_2) pelo teste de qui-quadrado. Nesse caso, adotou-se um nível de significância (α) conjunto de 5% de probabilidade a partir do qual foi obtido o nível de significância utilizado no teste de cada marcador, utilizando-se o critério de Bonferroni (PROVINCE, 2001). Por esse método foram selecionados 139 e 143 marcadores moleculares microssatélites para as populações D e U, respectivamente, para a elaboração dos respectivos mapas genéticos.

Os mapas genéticos foram elaborados utilizando-se o programa computacional Mapmaker versão 3.0b (LANDER et al., 1987; LINCOLN; DALY; LANDER, 1992). As etapas para elaboração do mapa, idênticas para ambas populações, foram as seguintes: i) formação dos grupos de ligação – Os grupos de ligação foram estabelecidos utilizando-se o comando “*group*”, “LOD score” igual a 3 e distância máxima entre dois locos igual a 50 cM, que equivale à frequência máxima de recombinação de 0,38. Utilizou-se a função de mapeamento de Kosambi

(1944), para a conversão de frequência de recombinação em distância genética. Com o comando “*group*” os 139 marcadores da população D distribuíram-se em 13 grupos de ligação, ocorrendo ainda 3 marcadores não ligados a nenhum grupo. Na população U os 143 marcadores microssatélites distribuíram-se em 13 grupos de ligação, ocorrendo ainda 1 marcador não ligado a nenhum grupo; ii) ordenação das marcas nos grupos de ligação - obtida pela comparação das verossimilhanças de todas as ordens possíveis, através do comando “*compare*”. Por esse comando foram ordenados grupos de ligação com no máximo 10 marcadores. Em grupos de ligação que apresentavam número de marcas superior a 10, foram selecionadas 10 marcas bem distribuídas pelo genoma, para serem ordenadas pelo comando “*compare*” sendo as demais inseridas no grupo de ligação através do comando “*try*”; iii) verificação de erros – utilizou-se o comando “*ripple*” para conferir a ordem final dos marcadores; iv) agrupamento de marcas não ligadas – para agrupar marcas não ligadas e estabelecer os 10 grupos de ligação, correspondentes aos 10 pares de cromossomos do milho, foi utilizada a informação da posição dos marcadores microssatélites nos “*bins*” cromossômicos (intervalo com cerca de 20 cM entre dois marcadores) conforme estabelecida no “*Maize Genetics and Genomic Database*”. As marcas alocadas nos 10 grupos de ligação foram novamente submetidas às etapas ii e iii, obtendo-se então, a ordem final dos marcadores e o mapa genético.

2.2.4 Ambientes de avaliação e delineamento experimental

As 256 progênies $F_{2:3}$ provenientes de cada uma das populações D e U foram avaliadas em 9 e 7 ambientes, respectivamente, entre os anos agrícolas 2001/2002 e 2003/2004. A combinação ano agrícola x local correspondeu a um ambiente. As progênies da população D foram avaliadas nas Estações Experimentais Areão, Caterpillar, nos anos agrícolas 2001/2002, 2002/2003 e 2003/2004, Departamento de Genética da ESALQ/USP, nos anos agrícolas 2002/2003 e 2003/2004 e Anhembi no ano agrícola 2003/2004. As progênies da população U foram avaliadas nas Estações Experimentais Areão, no ano agrícola 2002/2003, Caterpillar, Departamento de Genética da ESALQ/USP e Anhembi, nos anos agrícolas 2002/2003 e 2003/2004.

Foi empregado o delineamento experimental de blocos incompletos em látice simples 16x16 com duas repetições. As parcelas foram constituídas por uma linha de 4,0 m com 0,8 m

entre linhas e 0,2 m entre plantas. Foram semeadas 50 plantas por parcela sendo realizado desbaste cerca de 30 dias após o plantio deixando-se 20 plantas por parcela, o que correspondeu a uma densidade de 62.500 plantas ha⁻¹.

O preparo de solo, semeadura e os tratos culturais seguiram as recomendações técnicas correspondentes a cada local. Quando necessário, foi fornecido irrigação complementar aos experimentos conduzidos nas Estações experimentais do Departamento de Genética da ESALQ/USP e do Anhembi.

2.2.5 Caracteres avaliados

Em ambas populações foram avaliados os seguintes caracteres:

- i) Umidade dos grãos - medida em %, a partir de uma amostra de cerca de 200 g de grãos em cada parcela, por aparelho digital da Dickey-John corporation;
- ii) Estande – refere-se ao número de plantas parcela⁻¹, por ocasião da colheita dos grãos;
- iii) Produção de grãos (PG) – correspondeu ao peso de grãos da parcela, em g, corrigido para umidade padrão de 15% e estande médio do experimento. Para as análises genético-estatísticas o caráter PG foi convertido em g planta⁻¹ dividindo-se o valor médio de cada parcela pelo estande médio do respectivo experimento;
- iv) Prolificidade (PROL) - correspondeu à relação número de espigas pelo número de plantas da parcela, corrigido para estande médio do experimento. Espigas pequenas, mal formadas, com poucos grãos e fora dos padrões da parcela foram reunidas em grupos de duas ou mais e consideradas como uma única espiga;
- v) Florescimento feminino (FF) – número de dias do plantio até que 50% das plantas de cada parcela apresentaram estilo-estigmas visíveis;
- vi) Florescimento masculino (FM) – número de dias do plantio até que 50% das plantas de cada parcela apresentaram antese;
- vii) Intervalo entre florescimentos (IF) – correspondeu a diferença, em dias, entre o florescimento feminino e o florescimento masculino;
- viii) Número de ramificações do pendão (NRP) – correspondeu ao número de ramificações primárias de cinco plantas competitivas da parcela;

ix) Senescência retardada de folhas e colmo ou “stay-green” (SG) – avaliado cerca de 120 dias após a semeadura a partir de uma escala de notas variando de 1 a 5, onde as notas seguiram o seguinte padrão: 1 - plantas com todas as folhas acima da primeira espiga e pelo menos duas folhas abaixo da primeira espiga verdes; 2 - plantas com todas as folhas acima da primeira espiga verdes; 3 - plantas com até duas folhas acima da primeira espiga secas e as demais verdes; 4 - plantas com até duas folhas verdes; 5 - plantas com todas as folhas secas. Em cada parcela foram avaliadas cinco plantas competitivas sendo a média utilizada nas análises. Em função de os cruzamentos apresentarem diferentes níveis de maturação, na análise de stay-green foi utilizado o caráter florescimento feminino como covariável de modo a corrigir estas diferenças de maturação visando uma análise mais precisa do caráter.

Os caracteres foram avaliados em sete ambientes entre os anos agrícolas 2002/2003 e 2003/2004, exceto os caracteres PG e PROL na população D que foram avaliados também no ano agrícola 2001/2002 nas Estações Experimentais Areão e Caterpillar, perfazendo um total de nove ambientes de avaliação para esses dois caracteres nesta população.

2.2.6 Análises de variâncias

Para cada caráter foram realizadas análises de variâncias individual e conjunta utilizando-se o programa computacional SAS versão 8.2, módulo “proc glm”. O esquema da análise de variância conjunta com as respectivas esperanças dos quadrados médios é apresentado na Tabela 1. O modelo matemático (eq. 1), considerado aleatório, para análise conjunta, segundo Cochran e Cox (1966), é:

$$y_{ijkl} = \mu + p_i + r_{j(l)} + b_{k(jl)} + a_l + (pa)_{il} + e_{ijkl} \quad (1)$$

em que

y_{ijkl} é o valor observado da progênie i na repetição j , no bloco k , no ambiente l ,

μ é a média geral do experimento,

p_i é o efeito da progênie i ($i = 1, 2, \dots, 256$),

$r_{j(l)}$ é o efeito da repetição j ($j = 1, 2$) dentro do ambiente l ,

$b_{k(jl)}$ é o efeito do bloco k ($k = 1, 2, \dots, 16$) dentro da repetição j , dentro do no ambiente l ,

a_l é o efeito do ambiente l ($l=1, 2, \dots, 9$ para PG e PROL na população D e $l=1, 2, \dots, 7$ para os demais caracteres),

$(pa)_{il}$ é o efeito da interação progênes x ambientes, e

e_{ijkl} é o erro associado à observação y_{ijkl} .

2.2.7 Estimativas de parâmetros genéticos

2.2.7.1 Estimativas de variâncias e coeficiente de herdabilidade

Com base nas esperanças dos quadrados médios da análise conjunta foram estimados os componentes de variância e coeficiente de herdabilidade, utilizando-se as expressões abaixo:

variância genética de progênes, $\hat{\sigma}_p^2$ (eq. 2),

$$\hat{\sigma}_p^2 = \frac{QM_P - QM_{PA}}{ra} \quad (2)$$

variância da interação progênes x ambientes, $\hat{\sigma}_{PA}^2$ (eq. 3),

$$\hat{\sigma}_{PA}^2 = \frac{QM_{PA} - QM_E}{r} \quad (3)$$

variância do erro, $\hat{\sigma}_E^2$ (eq. 4),

$$\hat{\sigma}_E^2 = QM_E \quad (4)$$

variância fenotípica de médias de progênes $F_{2:3}$, $\hat{\sigma}_{\bar{F}}^2$ (eq. 5),

$$\hat{\sigma}_{\bar{F}}^2 = \frac{QM_P}{ra} \quad (5)$$

coeficiente de herdabilidade, no sentido amplo, de médias de progênes $F_{2:3}$, \hat{h}_P^2 (eq. 6),

$$\hat{h}_P^2 = \frac{\hat{\sigma}_p^2}{\hat{\sigma}_{\bar{F}}^2} \quad (6)$$

em que

QM_p é o quadrado médio de progênies,

QM_{PA} é o quadrado médio da interação progênies x ambientes,

QM_E é o quadrado médio do erro experimental,

r é o número de repetições dos experimentos, e

a é o número de ambientes utilizados.

Para os componentes de variância e o coeficiente de herdabilidade ao nível de médias de progênies $F_{2,3}$ foram construídos intervalos de confiança (IC) com $\alpha = 95\%$ de probabilidade, conforme sugerido por Burdick e Graybill (1992), respectivamente (eq. 7 e eq. 8):

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

$$IC(\hat{h}_p^2)_{0,95} = \left[1 - \frac{1}{\left(\frac{QM_p}{QM_{PA}} \right) F_{0,975;GLp;GLpa}} \leq h_p^2 \leq 1 - \frac{1}{\left(\frac{QM_p}{QM_{PA}} \right) F_{0,025;GLp;GLpa}} \right] \quad (8)$$

em que

$\hat{\sigma}^2$ é a estimativa do componente da variância considerado ($\hat{\sigma}_p^2, \hat{\sigma}_{PA}^2, \hat{\sigma}_E^2$ ou $\hat{\sigma}_F^2$),

n_i é o número de graus de liberdade associado à estimativa do componente de variância $\hat{\sigma}^2$, obtido diretamente para $\hat{\sigma}_E^2$ e $\hat{\sigma}_F^2$, ou segundo o procedimento descrito por Satterthwaite (1946) para os componentes $\hat{\sigma}_p^2$ e $\hat{\sigma}_{PA}^2$,

$\chi_{n_i,0,975}^2$ é o valor tabelado de χ^2 com n_i graus de liberdade e $\alpha = 97,5\%$ de probabilidade,

$\chi_{n_i,0,025}^2$ é o valor tabelado de χ^2 com n_i graus de liberdade e $\alpha = 2,5\%$ de probabilidade, e

$F_{0,975;GLp;GLpa}$ e $F_{0,025;GLp;GLpa}$ são os valores tabelados de F com $\alpha = 97,5\%$ e $\alpha = 2,5\%$ de probabilidade, respectivamente, associados a GLp graus de liberdade de progênies e $GLpa$ graus de liberdade da interação progênies x ambientes, respectivamente.

2.2.7.2 Estimativas de covariâncias e correlações

Foram estimados os coeficientes de covariância e correlação fenotípica e genética entre os caracteres avaliados. Para estimar a correlação entre dois caracteres x e y , foram consideradas as análises de variância conjunta para cada caráter e para a soma dos valores de x e y . O produto médio associado a cada fonte de variação foi estimado, segundo Steel e Torrie (1980), como (eq. 9):

$$PM_{xy} = \frac{1}{2}(QM_{x+y} - QM_x - QM_y) \quad (9)$$

em que

QM_x , QM_y e QM_{x+y} , correspondem aos quadrados médios das análises dos caracteres x , y e da soma dos caracteres x e y , respectivamente.

Com base nas esperanças dos produtos médio (Tabela 2) foram calculadas as estimativas de covariância genética (COV_{Gxy} , eq. 10) e fenotípica de média de progênes $F_{2:3}$ ($COV_{\bar{F}xy}$, eq. 11) como sendo, respectivamente:

$$COV_{Gxy} = \frac{PM_{Pxy} - PM_{PAxy}}{ra} \quad (10)$$

$$COV_{\bar{F}xy} = \frac{PM_{Pxy}}{ra} \quad (11)$$

em que

PM_{Pxy} é o produto médio de progênes da análise de covariância entre caracteres,

PM_{PAxy} é o produto médio da interação progênes x ambientes, e

r e a são como definidos anteriormente.

As análises de covariâncias foram realizadas considerando-se os ambientes comuns em que foram avaliados os caracteres. Assim, na análise de covariância entre os caracteres PG e Prol, para a população D, foram considerados os 9 ambientes utilizados, enquanto para as análises de covariâncias envolvendo os demais pares de caracteres foram considerados os 7 ambientes comuns.

As estimativas das correlações genética (\hat{r}_{Gxy} , eq. 12) e fenotípica ($\hat{r}_{\bar{F}xy}$, eq. 13) entre os caracteres x e y foram, respectivamente:

$$\hat{r}_{Gxy} = \frac{C\hat{O}V_{Pxy}}{\sqrt{\hat{\sigma}_{Px}^2 \hat{\sigma}_{Py}^2}} \quad (12)$$

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

em que

$\hat{\sigma}_{Px}^2$ e $\hat{\sigma}_{Py}^2$: são as estimativas das variâncias de progênes dos caracteres x e y , respectivamente,

$\hat{\sigma}_{\bar{F}x}^2$ e $\hat{\sigma}_{\bar{F}y}^2$: são as estimativas das variâncias fenotípicas de médias de progênes $F_{2:3}$ dos caracteres x e y , respectivamente.

Para testar a hipótese de nulidade dos coeficientes de correlação foi empregada a estatística t de *Student* calculada como (eq. 14):

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

em que

\hat{r}_{xy} é a estimativa da correlação fenotípica ou genética entre os caracteres x e y , e

$s(\hat{r}_{xy})$ é o erro padrão associado a \hat{r}_{xy} .

O erro padrão associados às estimativas das correlações fenotípicas foi calculado segundo Steel e Torrie (1980). Para calcular o erro padrão associado às estimativas das correlações genéticas foi empregada a metodologia descrita por Falconer e Mackay (1996).

2.2.8 Mapeamento de QTLs

Para o mapeamento de QTLs relacionados aos caracteres avaliados foi utilizado o programa computacional QTL Cartographer versão 1.17 (BASTEN; WEIR; ZENG, 2003), módulo *Jzmapqtl*. O mapa genético de cada população proveniente do programa Mapmaker versão 3.0b e os respectivos dados fenotípicos médios de cada caráter em cada ambiente foram

considerados nesta análise. A metodologia de mapeamento por intervalo composto (Composite Interval Mapping - CIM) descrita por Zeng (1994), e expandida para análise de múltiplos ambientes (JIANG; ZENG, 1995) foi empregada no mapeamento de QTLs. O modelo matemático segundo Jiang e Zeng (1995) é (eq. 15):

$$y_{jm} = b_{0m} + b_m^* x_j^* + d_m^* z_j^* + \sum_l^t (b_{lm} x_{jl} + d_{lm} z_{jl}) + e_{jm} \quad (15)$$

em que

y_{jm} é o valor fenotípico da j -ésima progênie avaliada no m -ésimo ambiente ($j = 1, 2, \dots, 256$; $m = 1, 2, \dots, 7$ ou $m = 1, 2, \dots, 9$),

b_{0m} é o efeito médio do modelo para o ambiente m ,

b_m^* é o efeito aditivo do provável QTL referente ao ambiente m ,

x_j^* é a variável identificadora do genótipo do provável QTL, assumindo valores de 0, 1 e 2, respectivamente, para os genótipos qq , Qq e QQ , segundo probabilidades que dependem da fração de recombinação entre o marcador i e o QTL, condicionais aos genótipos dos marcadores flanqueadores i e $i+1$ ($i = 1, 2, \dots, 139$ na população D, ou $i = 1, 2, \dots, 143$ na população U),

d_m^* é o efeito de dominância do provável QTL referente ao ambiente m ,

z_j^* é a variável identificadora do genótipo do provável QTL, assumindo valores de 0 e 1 para os genótipos homocigotos (qq ou QQ) e heterocigotos (Qq), respectivamente, segundo probabilidades que dependem da fração de recombinação entre o marcador i e o QTL, condicionais aos genótipos dos marcadores flanqueadores i e $i+1$,

x_{jl} e z_{jl} são as variáveis identificadoras associadas ao cofator l , assumindo t marcadores selecionados como cofatores ($l = 1, 2, \dots, t$),

b_{lm} e d_{lm} são os coeficientes de regressão parcial entre os valores fenotípicos e os valores atribuídos a x_{jl} e z_{jl} ,

e_{jm} é o efeito residual associado à j -ésima progênie no m -ésimo ambiente.

Os cofatores foram selecionados por ambiente, utilizando o procedimento de regressão “stepwise” (forward/backward), com $\alpha = 5\%$ para inclusão e exclusão de marcadores ao modelo. O uso de procedimento “stepwise” tende a reduzir os problemas de colinearidade entre cofatores. Contudo, uma das dificuldades no uso do mapeamento por intervalo composto é a apropriada seleção do conjunto de cofatores a serem empregados nas análises (VARGAS et al., 2006). Lee e Wu (2003) utilizaram dados simulados para avaliar a eficiência de cofatores em relação ao número de QTLs, número e tipo de marcadores e espaçamento entre marcadores. Os resultados demonstraram que: i) a interferência do “background” genético foi mais eficientemente absorvida com marcadores ligados às regiões que influenciavam o caráter em relação aqueles não ligados; ii) marcadores bem selecionados proporcionaram uma alta precisão quanto às posições e efeitos dos QTLs; iii) geralmente, três a cinco cofatores ofereceram resultados exatos; e iv) a utilização de um grande número de marcas como cofatores ocasionou distúrbios nas análises quando a herdabilidade era baixa. Jansen e Stam (1994) sugeriram que o número de cofatores a serem utilizados deve ser menor que $2\sqrt{n}$, em que n é o número de genótipos avaliados. Nesse caso, o número de cofatores utilizado neste trabalho deveria ser de, no máximo $2\sqrt{256} = 32$, por ambiente. Basten, Weir e Zeng (2003) sugeriram que na análise de mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes ou caracteres, sejam utilizados dois ou três marcadores como cofatores por ambiente, evitando-se a utilização de um número exagerado dos mesmos. Nesse caso, como o número de ambientes no presente trabalho variou entre 7 e 9, teríamos entre 14 e 27 marcadores utilizados como cofatores, por caráter. Outros autores utilizam o número total de cofatores obtido na análise de regressão sem posterior seleção (ROMÁN et al., 2002; UNGERER et al., 2003; DINTINGER et al., 2005).

No presente trabalho, os marcadores selecionados como cofatores corresponderam àqueles com maior associação ao caráter, a exceção dos marcadores flanqueadores do intervalo em questão. Após o procedimento “stepwise”, e caso o número de cofatores selecionados fosse relativamente elevado, o que poderia acarretar problemas de colinearidade, foi efetuada uma nova seleção dentre os cofatores previamente selecionados, mantendo-se boa distribuição dos mesmos no genoma, de modo a evitar distúrbios no controle da variância genética residual e redução na precisão dos testes estatísticos. Nesse caso, dentre as marcas selecionadas como cofatores pelo procedimento “stepwise”, foram excluídas aquelas com redundância de informação e/ou menos informativas em termos de associação ao caráter, para cada ambiente. Com esse procedimento o

número de cofatores utilizados para os caracteres FF, FM, IF, NRP, PG, PROL e SG, foram, respectivamente, de 44, 43, 41, 35, 40, 40 e 33, e de 45, 45, 44, 45, 43, 39 e 41, nas populações “D” e “U”, respectivamente. Esses valores correspondem a um número médio de cofatores por ambiente variando entre 4 e 6, a depender do caráter e da população avaliada. Com isso, depreende-se que o critério utilizado na escolha dos marcadores cofatores foi adequado para que se tenha equilíbrio entre precisão das estimativas e eficiência do teste estatístico no mapeamento de QTLs. Em outros trabalhos de mapeamento utilizando-se o CIM ou o CIM expandido para múltiplos ambientes ou caracteres, o número de cofatores utilizados por ambiente tem variado entre 3 e 8 a depender do caráter avaliado (HANOCQ et al., 2004; DINTINGER et al., 2005; BENTO, 2006).

No mapeamento de QTLs, para a estimação de seus efeitos genéticos e da interação QTLs x ambientes foi empregado o método da máxima verossimilhança, sendo o teste estatístico para a presença do QTL e da interação QTLs x ambientes correspondente ao teste da razão de verossimilhança (*TRV*) dado por (eq. 16):

$$TRV = -2 \ln \left(\frac{L_0}{L_1} \right) \quad (16)$$

em que

L_0 é o valor da função de verossimilhança sob a hipótese de nulidade H_0 ,

L_1 é o valor da função de verossimilhança sob a hipótese alternativa H_1 .

As hipóteses construídas para o teste da presença de um provável QTL em um determinado ambiente m , com efeitos aditivos (a_1, a_2, \dots, a_m) e de dominância (d_1, d_2, \dots, d_m) em cada um deles são:

$H_0: a_1 = a_2 = \dots = a_m = 0$ e $d_1 = d_2 = \dots = d_m = 0$,

$H_1: \text{ao menos um } a_m \text{ e/ou } d_m \neq 0$.

O teste da razão de verossimilhança foi realizado a cada 1 cM (que corresponde ao parâmetro denominado “walking speed” definido na entrada dos dados para a realização da análise pelo QTL Cartographer) a partir da posição do primeiro marcador, ou marcador à esquerda, para cada intervalo ao longo de toda a região genômica compreendida pelos

marcadores. Com os resultados dos *TRVs* foi construído um gráfico de posição onde, os pontos no eixo das abscissas corresponderam a posição em que os *TRVs* foram realizados, em cM, e o eixo das ordenadas aos valores correspondentes dos *TRVs*, sendo obtida, dessa forma, a curva *TRV* x posição para a análise conjunta em múltiplos ambientes. A partir da curva *TRV* x posição foi realizado o mapeamento de QTLs como se segue: para cada intervalo entre marcadores foi observado o maior valor da curva *TRV* x posição (pico), caso este valor ultrapassasse o limite crítico, ou “threshold”, definido para o *TRV* na análise conjunta, o QTL era declarado presente naquele ponto. Caso fossem observados mais de um pico excedendo o limite crítico em um mesmo intervalo, o QTL era declarado presente naquele com maior valor de *TRV*, desse modo, para cada intervalo, apenas um QTL foi considerado presente.

Nos mapas genéticos desenvolvidos para cada população foram constatadas regiões que se apresentavam pouco saturadas, o que poderia mascarar o mapeamento de QTLs nessas regiões, principalmente, pela redução no desequilíbrio de ligação propiciando maior possibilidade de recombinação entre marcas e o provável QTL, e pela possibilidade de inúmeros efeitos estarem sendo expressos nesses intervalos o que influenciaria a precisão das estimativas de posição e efeito dos QTLs. Lee e Wu (2003) constataram que várias marcas espaçadas de 4 a 20 cM não mudaram extremamente a detecção de múltiplos QTLs, mais a eficiência foi menor quando o espaçamento entre marcas excedeu 30 cM. Assim, no presente trabalho, foram desconsiderados das análises de mapeamento de QTLs os intervalos entre marcas superiores a 37,2 cM.

2.2.9 Análise da interação QTL x ambientes

Para análise da interação QTL x ambientes, o *TRV* foi realizado considerando-se a hipótese H_0 como sendo $a_1 = a_2 = \dots = a_m$ e $d_1 = d_2 = \dots = d_m$, e a hipótese H_1 sendo $a_1 \neq a_2 \neq \dots \neq a_m$ e/ou $d_1 \neq d_2 \neq \dots \neq d_m$. O teste foi realizado a cada 1 cM (“walking speed”), a partir do marcador à esquerda, em cada intervalo. O efeito associado a interação QTL x ambientes foi declarado significativo se, na posição (pico) em que foi detectado o QTL, o valor do *TRV* da análise da interação QTL x ambientes ultrapassou o limite crítico estabelecido para a interação QTL x ambientes.

A significância dos efeitos dos QTLs para um ambiente em particular foi testada caso o efeito da interação QTL x ambientes fosse significativo, caso contrário, admitiu-se que o efeito

do QTL detectado não variou entre os ambientes avaliados e a análise por ambiente foi desconsiderada. Para a posição onde o QTL foi detectado na análise conjunta, foi observado o valor correspondente do *TRV* em cada análise individual. Para cada ambiente o efeito do QTL era considerado significativo se o valor do *TRV* do ambiente excedesse o limite crítico estabelecido para análise individual.

2.2.10 Obtenção do limite crítico ou “threshold”

Os limites críticos adotados para o mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes, para as análises da interação QTL x ambientes e para o efeito dos QTLs em cada ambiente, foram obtidos segundo os procedimentos propostos por Vieira et al. (2000). O valor do limite crítico depende do número de testes independentes (N_t) para a presença do QTL que, pode ser estimado por (eq. 17):

$$N_t = \sum_{l=1}^{13} [(T_l / 35) + 1] \quad (17)$$

em que

N_t é o número estimado de testes independentes para a presença do QTL,

T_l é o comprimento do l -ésimo grupo de ligação formado na elaboração do mapa ($l = 1, 2, \dots, 13$, para ambas populações).

Os 13 grupos de ligação correspondem ao número de grupos formados quando da elaboração dos mapas após o comando “*group*” no Mapmaker conforme descrito anteriormente na seção 2.2.3. O valor 35 corresponde ao comprimento médio dos intervalos nos 13 grupos de ligação, que foi de 15 cM em ambas populações, e do valor do “*window size*” utilizado na análise, que foi de 10 cM. Assim, foram considerados independentes os testes realizados a cada 35 cM de comprimento, equivalente a soma do comprimento médio dos grupos de ligação com o valor do “*window size*” de cada lado do intervalo (15+10+10). O número estimado de intervalos nos quais os testes foram considerados independentes foi de 55 na população D e 60 na população U, sendo o valor do nível de significância empregado em cada teste individualmente, igual a $\alpha = (0,05 / 55) = 0,00091$ e $\alpha = (0,05 / 60) = 0,00083$ nas populações D e U,

respectivamente, de acordo com a correção de Bonferroni para o nível de significância geral $\alpha = 5\%$ de probabilidade.

No mapeamento de QTLs realizado em m ambientes, o teste da razão de verossimilhança possui distribuição de χ^2 com $m + 1$ graus de liberdade para a presença do QTL e $m - 1$ graus de liberdade para a interação QTLs x ambientes, sendo o teste para a interação realizado na posição em que o QTL foi previamente detectado na análise conjunta. Na obtenção do limite crítico para análise dos efeitos dos QTLs em cada ambiente, condicionado a presença do QTL, foi empregado o teste de χ^2 a 5% de significância. O número de graus de liberdade associado ao teste de χ^2 é 2, correspondente ao número de classe genotípicas em uma população F_2 (3), menos 1.

Na população D, os valores críticos (“*threshold*”) utilizados para os *TRVs* no mapeamento em múltiplos ambientes foram de $\chi^2_{0,00091;10} = 29,84$ para PG e Prol, avaliados em 9 ambientes e de $\chi^2_{0,00091;8} = 26,37$ para os demais caracteres, avaliados em 7 ambientes, que correspondem, respectivamente, a valores de *LOD scores* iguais a 6,48 e 5,72. Na análise do efeito da interação, os limites críticos empregados foram de $\chi^2_{0,00091;8} = 26,37$ para PG e Prol e de $\chi^2_{0,00091;6} = 22,68$ para os demais caracteres, que correspondem, respectivamente, a valores de *LOD scores* iguais a 5,72 e 4,92. Na população U, o valor do limite crítico utilizado no mapeamento em múltiplos ambientes foi de $\chi^2_{0,00083;8} = 26,59$, que corresponde a um *LOD score* igual a 5,77. O limite crítico estabelecido para a interação foi de $\chi^2_{0,00083;6} = 22,89$, que corresponde a um *LOD score* igual a 4,97. Em ambas populações, o limite crítico para análise dos efeitos dos QTLs em cada ambiente foi de $\chi^2_{0,05;2} = 5,99$, que equivale a um *LOD score* de 1,3.

2.2.11 Proporção da variação explicada pelos QTLs

A proporção da variância fenotípica explicado pelo i -ésimo QTL (\hat{R}_{iF}^2) foi calculada conforme proposto por Bohn et al. (1997) como (eq. 18):

$$\hat{R}_{iF}^2 = \frac{\hat{\sigma}_G^2 Q_i}{\hat{\sigma}_F^2} \quad (18)$$

em que

$\hat{\sigma}_F^2$ é a estimativa da variância fenotípica de médias de progênes F_{2:3},

$\hat{\sigma}_G^2 Q_i$ é a variância genética do *i-ésimo* QTL em uma população F₂, correspondente a (eq. 19):

$$\hat{\sigma}_G^2 Q_i = \frac{\hat{a}_i^2}{2} + \frac{\hat{d}_i^2}{4} \quad (19)$$

em que

\hat{a}_i e \hat{d}_i são as estimativas dos efeitos aditivo e de dominância, respectivamente, do QTL Q_i .

A proporção da variância genética explicada pelo *i-ésimo* QTL (R_{iG}^2) foi calculada como sendo (eq. 20):

$$\hat{R}_{iG}^2 = \frac{\hat{R}_{iF}^2}{\hat{h}_P^2} \quad (20)$$

em que

\hat{h}_P^2 é o coeficiente de herdabilidade, no sentido amplo, de médias de progênes F_{2:3}.

Conforme proposto por alguns autores (SIBOV et al., 2003; MANGOLIN et al., 2004; BENTO, 2006), o somatório das variâncias genética e fenotípica explicada pelo conjunto de QTLs mapeados para um determinado caráter foi considerada como, respectivamente, a proporção da variância fenotípica (\hat{R}_F^2) e genética (\hat{R}_G^2) total explicada por esse conjunto de QTLs, visto que a variância genética de um dado caráter equivale a soma das variâncias genéticas dos genes que atuam em seu controle, cujas estimativas são representadas pela variância genética do *i-ésimo* QTL ($\hat{\sigma}_G^2 Q_i$) da população.

2.2.12 Grau de dominância e identificação da origem dos alelos

A estimativa do grau de dominância para cada QTL mapeado foi obtida como sendo (eq. 21):

$$\hat{GD}_i = \frac{|\hat{d}_i|}{|\hat{a}_i|} \quad (21)$$

em que

\hat{GD}_i é a estimativa do grau de dominância para o *i*-ésimo QTL,

$|\hat{d}_i|$ é a estimativa, em módulo, do efeito de dominância do *i*-ésimo QTL,

$|\hat{a}_i|$ é a estimativa, em módulo, do efeito aditivo do *i*-ésimo QTL.

O grau médio de dominância (*GMD*) do conjunto de QTLs identificados para um determinado caráter foi estimado como sendo a soma do grau de dominância (*GD*) de cada QTL individualmente, ponderada pelo respectivo \hat{R}_{iG}^2 do QTL. A interação alélica atribuída a cada QTL foi caracterizada conforme sugerido por Stuber, Edwards e Wendel (1987) como sendo: aditiva (*A*) se $0,00 \leq GD \leq 0,20$; dominância parcial (*DP*) se $0,21 \leq GD \leq 0,80$; dominância completa (*DC*) se $0,81 \leq GD \leq 1,20$ ou sobredominância (*SD*) se $GD > 1,20$.

Para a identificação da direção do alelo favorável na expressão do caráter foi utilizado o sinal dos efeitos aditivos. QTLs que apresentaram efeitos aditivos com sinais positivos foram identificados como provenientes da linhagem parental de maior vigor. Caso o sinal do efeito aditivo do QTL fosse negativo, a linhagem doadora do alelo favorável à expressão do caráter seria a de menor vigor. Na população D a linhagem parental mais vigorosa é a L02-03D e a de menor vigor a L20-01F. Na população U a linhagem mais vigorosa é a L14-04B e a menos vigorosa a L08-05F.

2.2.13 Coincidência de QTLs mapeados entre os caracteres

Visando identificar a coincidência de posições entre os QTLs mapeados para os diferentes caracteres em cada população, foram estimados intervalos de confiança para cada QTL mapeado de acordo com o critério estabelecido por Lander e Botstein (1989) denominado “*one-LOD support interval*”. Cada intervalo de confiança é obtido com base na distribuição de χ^2 com 1 gl, que corresponde a um *TRV* quando se testa apenas um parâmetro, ou seja, a posição do QTL.

Os limites dos intervalos de confiança para cada QTL mapeado foram estabelecidos como segue: a partir do gráfico *TRV* x posição e para cada intervalo entre marcas onde foi detectada a presença de um QTL, o limite do intervalo de confiança foi estimado considerando o valor do *TRV* no pico da curva *TRV* x posição (posição do QTL) decrescido de 4,61, a esquerda e a direita da curva, que equivale ao decréscimo de 1 *LOD score*. O intervalo de confiança calculado corresponde, no máximo, a distância entre as marcas em questão. O decréscimo de 4,61 na curva de χ^2 com 1 gl equivale aproximadamente ao nível $\alpha = 95\%$ de probabilidade para as estimativas dos intervalos de confiança (LYNCH; WALSH, 1998). Quando da ocorrência de sobreposição de intervalos de confiança em QTLs mapeados para diferentes caracteres e em uma mesma população, considerou-se que esses QTLs ocorriam em regiões genômicas indistinguíveis.

2.3 Resultados e Discussão

2.3.1 Mapa genético

O mapa genético desenvolvido para a população D consta de 139 marcadores microssatélites, distribuídos em todos os 10 cromossomos do milho. O mapa apresenta comprimento de 1.858,61 cM, com distância média entre marcadores de 13,37 cM. O comprimento dos cromossomos variou de 103,62 cM (cromossomo 10) a 303,36 cM (cromossomo 1), e o número de marcadores por cromossomo variou de 7 (cromossomo 7) a 22 (cromossomo 1). As marcas encontram-se bem distribuídas pelo genoma. Algumas regiões, contudo, apresentam maior saturação, como aquelas entre as marcas *bnlg1662* e *umc1042* (cromossomo 2), *bnlg197* e *umc1528* (cromossomo 3) e *phi068* e *bnlg1810* (cromossomo 9). Em contrapartida, regiões nos cromossomos 1 (entre as marcas *umc1177* e *bnlg1178*), 4 (entre as marcas *bnlg1370* e *bnlg252*) e 7 (entre as marcas *bnlg1805* e *phi116*), apresentaram-se pouco saturadas, com intervalos entre marcadores variando de 54,1 cM a 103,8 cM (Figura 1).

Na população U os 143 marcadores microssatélites empregados na elaboração do mapa genético distribuíram-se em todos os cromossomos. O comprimento do mapa desenvolvido para essa população foi estimado em 1.844,80 cM, com espaçamento médio entre marcas de 12,90 cM. O comprimento dos cromossomos variou de 112,22 cM (cromossomo 9) a 264,55 cM (cromossomo 1), e o número de marcas em cada cromossomo variou de 9 (cromossomo 7) a 21 (cromossomo 2). As marcas estão bem distribuídas por todo o genoma, sendo constatadas contudo, algumas regiões com maior saturação como entre as marcas *umc1845* e *dupssr27*, *umc1652* e *bnlg0252* e *umc2021* e *bnlg1839*, nos cromossomos 2, 4 e 10, respectivamente. Duas regiões, uma no braço longo do cromossomo 2, entre as marcas *bnlg1396* e *umc1560*, e outra no braço curto do cromossomo 4, entre as marcas *umc1276* e *umc1652*, apresentaram-se pouco saturadas, com distâncias entre marcas superiores a 50 cM (Figura 2).

Na cultura do milho, mapas genéticos para mapeamento de QTLs têm sido desenvolvidos com um número muito variado de marcadores, de distância entre estes e de comprimento total dos mapas (STUBER; EDWARDS; WENDEL, 1987; VELDBOOM; LEE, 1994; KOZUMPLIK et al., 1996; BOHN et al., 1996 e 1997; REBAĪ et al., 1997; CARDINAL et al., 2001; MANGOLIN, 2002; FLINT-GARCIA et al., 2003; LOPES, 2003). O comprimento do mapa genético reflete a proporção do genoma coberto pelo conjunto de marcadores. Mapas de maior comprimento e com

maior saturação de marcas representam uma vantagem para estudos de mapeamento de QTLs. Pelo maior número de marcadores (maior saturação do mapa), a população U tende a apresentar ligeira vantagem no mapeamento de QTLs em relação a população D.

2.3.2 Análises de variâncias

Para todos os caracteres e em todos os ambientes, exceto o caráter prolificidade (PROL) no ambiente 9 na população D, e o caráter intervalo entre florescimentos (IF) no ambiente 2 na população U, foram observadas diferenças altamente significativas ($p \leq 0,01$) entre progênies $F_{2,3}$ nas análises de variâncias individuais, indicando haver grande variabilidade para os diversos caracteres em ambas populações (Tabelas 3 e 4).

As análises de variâncias conjuntas detectaram diferenças altamente significativas ($p \leq 0,01$) entre progênies e para a interação progênies por ambientes para todos os caracteres avaliados em ambas populações. Estes resultados mostram a presença de variabilidade genética para todos os caracteres e que o desempenho das progênies para estes apresentou comportamento diferencial nos ambientes avaliados (Tabelas 5 e 6).

A interação genótipo por ambientes (G x A) é considerada em muitos textos como um dos principais e persistentes problemas no melhoramento de plantas. Para Van Eeuwijk (2003), entre os melhoristas de plantas é mais fácil encontrar concordâncias nas conseqüências da interação G x A que o entendimento do seu mecanismo. Uma das maiores conseqüências da ocorrência da interação G x A pode ser constatada na avaliação de um conjunto de genótipos em um particular conjunto de ambientes. Nesse caso, o desempenho dos genótipos é, na melhor das hipóteses, um preditivo parcial do valor dos mesmos genótipos em outras condições. Este fato influencia os ganhos com a seleção e dificulta a recomendação de cultivares com ampla adaptação. A seleção indireta para produção de grãos com base em caracteres pouco influenciados pelo ambiente e que apresentem correlação alta e significativa com PG poderia proporcionar maiores ganhos que a seleção direta para o caráter.

Os coeficientes de variação experimental (CV %) das análises conjuntas foram, em geral, de baixa magnitude evidenciando boa precisão dos dados. Contudo, para o caráter intervalo entre florescimentos os valores de CV foram de 62,17% na população D e de 130,47% na população U. Resultados dessa natureza eram esperados uma vez que a média do caráter IF é composta por

valores positivos e negativos e o valor médio do caráter tende a ser muito baixo, como observado nas duas populações, propiciando assim, valores elevados de coeficientes de variação experimental.

Para a população D a média geral de produção de grãos foi de 43,91 g planta⁻¹ (2,74 ton. ha⁻¹), com intervalo de variação de 21,83 g planta⁻¹ (1,36 ton. ha⁻¹) a 64,35 g planta⁻¹ (4,02 ton. ha⁻¹), e para a população U a média geral foi de 48,52 g planta⁻¹ (3,03 ton. ha⁻¹), com intervalo de variação de 19,47 g planta⁻¹ (1,22 ton. ha⁻¹) a 136,35 g planta⁻¹ (8,52 ton. ha⁻¹). As médias de progênies para os caracteres PROL, IF, FF, FM, NRP e SG foram, respectivamente, de 0,70 espiga planta⁻¹, 1,25 dia, 64,78 dias, 63,53 dias, 13,46 ramificações pendão⁻¹ e nota 3,44 para a população D, e de 0,83 espiga planta⁻¹, 0,68 dia, 69,96 dias, 69,15 dias, 13,90 ramificações pendão⁻¹ e nota 4,13 para a população U. Esses valores sugerem que, em geral, as populações apresentaram baixa produção de grãos, baixa prolificidade, comportamento protândrico característico da espécie e pouco retardamento da senescência de folhas e colmo. Pela comparação dos intervalos de confiança constata-se que as populações não diferiram, em termos médios, quantos aos caracteres PG, PROL, IF e NRP. A população D apresentou florescimento mais precoce e menor senescência de folhas e colmo comparada a população U.

2.3.3 Estimativas de parâmetros genéticos

2.3.3.1 Estimativas de variâncias

Na população D as estimativas de componentes de variância para o caráter produção de grãos foram de 61,87 (g planta⁻¹)² e 32,05 (g planta⁻¹)² para as variâncias genética de progênies ($\hat{\sigma}_p^2$) e da interação progênies x ambientes ($\hat{\sigma}_{pA}^2$), respectivamente. Para os demais caracteres as estimativas de $\hat{\sigma}_p^2$ variaram de 4,18 x10⁻³ (espigas planta⁻¹)² (PROL) a 2,79 dias² (FF) e as estimativas de $\hat{\sigma}_{pA}^2$ variaram de 3,14 x10⁻³ (espigas planta⁻¹)² (PROL) a 0,28 dias² (FF). Na população U as estimativas de $\hat{\sigma}_p^2$ e $\hat{\sigma}_{pA}^2$ para produção de grãos foram de, respectivamente, 267,18 (g planta⁻¹)² e 39,13 (g planta⁻¹)². Para os demais caracteres $\hat{\sigma}_p^2$ variou de 17,59 x10⁻³ (espigas planta⁻¹)² (PROL) a 6,10 dias² (FF) e $\hat{\sigma}_{pA}^2$ variou de 4,37 x10⁻³ (espigas planta⁻¹)² (PROL) a 0,72 (ramificações pendão⁻¹)² (NRP) (Tabelas 7 e 8).

Todos os componentes de variância apresentaram estimativas diferentes de zero, como observados pelos valores dos intervalos de confiança. Esse resultado sugere que $\hat{\sigma}_P^2$ e $\hat{\sigma}_{PA}^2$ contribuíram para a variância fenotípica das progênes. Contudo, em geral, as estimativas de variâncias genéticas de progênes foram elevadas, bem próximas às estimativas de variância fenotípica e maiores que aquelas obtidas para os demais componentes, indicando que diferenças entre progênes seriam função, principalmente, da constituição genética destas.

Para produção de grãos a população U apresentou estimativa de $\hat{\sigma}_P^2$ cerca de quatro vezes maior que aquela obtida para a população D. Esse resultado indica uma variabilidade genética bem maior para este caráter na população U. A comparação dos intervalos de confiança para os demais caracteres mostraram que PROL, FF e FM apresentaram maior $\hat{\sigma}_P^2$ na população U; IF e SG maior $\hat{\sigma}_P^2$ na população D; enquanto $\hat{\sigma}_P^2$ para NRP não diferiu entre populações. Esses resultados sugerem que a população U apresenta maior variabilidade genética para os caracteres PROL, FF e FM, e menor variabilidade para IF e SG comparada com a população D.

As duas populações estudadas nesse trabalho foram desenvolvidas a partir do cruzamento entre linhagens divergentes oriundas de grupos heteróticos distintos. Contudo, as linhagens endogâmicas L20-01F e L02-03D, que originaram a população D, foram escolhidas por apresentarem alta divergente principalmente em relação ao teor de óleo, ao passo que, o cruzamento que deu origem a população U (L14-04B x L08-05F), foi selecionado com base na capacidade específica de combinação para produção de grãos das linhagens genitoras. Ou seja, nesse cruzamento espera-se grande complementaridade de alelos para inúmeros caracteres, principalmente, produção de grãos e prolificidade. Esse fato pode justificar a maior variabilidade observada nas progênes $F_{2:3}$ oriundas dessa população, como observado pelos maiores intervalos de variação e estimativas de componentes de variância genética de progênes, principalmente, em relação a produção de grãos e prolificidade.

O componente $\hat{\sigma}_{PA}^2$ para produção de grãos apresentou estimativa semelhante em ambas populações. Todavia, em relação a população D, $\hat{\sigma}_{PA}^2$ apresentou magnitude equivalente a 75% daquela obtida para $\hat{\sigma}_P^2$ na referida população. Esse resultado está de acordo com os relatados na literatura, onde boa parte da variação fenotípica do caráter tem sido atribuída a influências do ambiente sobre o mesmo. Os caracteres FF, FM e NRP, apresentaram, proporcionalmente, as menores estimativas de $\hat{\sigma}_{PA}^2$, indicando que os mesmos foram menos influenciados pelas

condições ambientais. Jiang et al. (1999) avaliando caracteres como PG, FM, FF, IF e NRP, observaram que este último apresentou a menor interação genótipo por ambientes. Mickelson et al. (2002) e Aguiar (2003) reportaram pequena magnitude da influência da interação genótipo por ambientes sobre o número de ramificações do pendão.

2.3.3.2 Estimativas de herdabilidades

Para o caráter PG as estimativas de herdabilidade no sentido amplo de médias de progênies $F_{2:3}$ (\hat{h}_p^2) foram de 86,79% e de 94,84% para as populações D e U, respectivamente. Para os demais caracteres as estimativas de \hat{h}_p^2 variaram de 73,52% (PROL) a 94,12% (FM) na população D, e de 76,58% (IF) a 95,88% (FF) na população U. Os intervalos de confiança associados às estimativas de herdabilidade foram de pequena magnitude indicando boa precisão das estimativas (Tabelas 7 e 8).

As estimativas de \hat{h}_p^2 obtidas no presente trabalho são difíceis de serem comparadas com aquelas relatadas na literatura, visto que as estimativas dos valores de herdabilidade tendem a variar, dentre outros, com o tipo de progênie, o número de repetições e o número de ambientes utilizados para a estimação do parâmetro. Contudo, os valores obtidos para \hat{h}_p^2 são de magnitude elevada, particularmente, em relação ao caráter produção de grãos. Frova et al. (1999) utilizando linhagens endogâmicas recombinantes avaliadas em dois ambientes com duas repetições por ambiente, reportaram estimativas de herdabilidade no sentido amplo, para componentes da produção de grãos variando de 86% a 94%, sendo a herdabilidade para peso de espigas igual a 88%. Contudo, em geral, estimativas de herdabilidade para PG têm sido de baixa magnitude. Herdabilidade no sentido restrito para o caráter PG obtidas de um total de 73 estimativas distintas em populações de milho, variaram de 2,09% a 37,30%, com valor médio de 11,93% (MIRANDA FILHO; VENCOVSKY, 1972; SANTOS, 1985; SAMPAIO, 1986). Hallauer e Miranda Filho (1988), baseados em estimativas de herdabilidade entre parcelas de 99 estudos, constataram um valor médio de herdabilidade para o caráter igual a 18,7%.

Em relação a prolificidade, Soares Filho (1987) relatou uma série de trabalhos em que esse caráter apresentou, em geral, estimativas de herdabilidade superiores àquelas obtidas para PG. Hallauer e Miranda Filho (1988) sumarizaram um total de 39 trabalhos em que as estimativas

de herdabilidade entre parcelas para PROL foram, em média, de 39%. Para intervalo entre florescimentos têm sido relatadas estimativas de herdabilidade variando de 51% a 78% (SOARES FILHO, 1987; BOLAÑOS; EDMEADES, 1996; RIBAUT et al., 1996; GROH et al., 1998; KHAIRALLAH et al., 1998; JIANG et al., 1999; AUSTIN; LEE; VELDBOOM, 2001). Coeficientes de herdabilidade de magnitude elevada (acima de 80%), são relativamente freqüentes para FF e FM (BETRÁN; HALLAUER, 1996; RIBAUT et al., 1996; GROH et al., 1998; JIANG et al., 1999; AUSTIN; LEE; VELDBOOM, 2001; SILVA, 2002; CHARDON et al., 2005; FLINT-GARCIA et al., 2005) e NRP (SCHUETZ; MOCK, 1978; BETRÁN; HALLAUER, 1996; BOLAÑOS; EDMEADES 1996; JIANG et al., 1999; SMALLEY; DAUB; HALLAUER, 2004; FLINT-GARCIA et al., 2005), e menos freqüentes para SG (AGUIAR, 1999; KEBEDE et al., 2001; TOOJINDA et al., 2003).

Estimativas de herdabilidade de alta magnitude podem indicar que pouco da variação do caráter é devido ao ambiente ou erro experimental (FLINT-GARCIA et al., 2005) e/ou que as diferenças relativas entre valores genotípicos são pouco influenciadas pelo ambiente (interação genótipo x ambientes é pouco expressiva) (GERALDI; MIRANDA FILHO; VENCovsky, 1985; SOUZA Jr.; GERALDI; ZINSLY, 1985; AGUIAR, 2003; FLINT-GARCIA et al., 2005). Do mesmo modo, estimativas baixas de herdabilidade podem indicar que o caráter sofre maior influência do ambiente. Frova et al. (1999) relataram que estimativas elevadas de herdabilidade para componentes de produção foram, provavelmente, função do processo adotado e do grande número de observações utilizadas no cálculo dos componentes de variância e, conseqüentemente, da herdabilidade. Silva (2002) relatou que estimativas elevadas de herdabilidade observadas em seus estudos para os diversos caracteres avaliados seriam devidas ao elevado valor de variabilidade genética entre as progênes, ao número de ambientes avaliados, e ao baixo coeficiente de variação experimental. Os valores elevados de herdabilidade obtidos para PG no presente trabalho são, provavelmente, função do grande número de ambientes em que as progênes foram avaliadas (nove e sete para as populações D e U, respectivamente) e da grande variabilidade genética para o caráter. O mesmo pode ser observado em relação a prolificidade, contudo, os menores valores de herdabilidade, comparativamente aqueles obtidos para produção de grãos são função de uma maior influência do ambiente para prolificidade. O grande número de ambientes, uma maior estabilidade frente as variações ambientais e, provavelmente, uma menor

complexidade, podem ser fatores responsáveis pelos altos valores de herdabilidade para os demais caracteres, principalmente, em relação ao NRP.

Estimativas de herdabilidade auxiliam o melhoramento em determinar a alocação de recursos necessários para efetivamente selecionar um caráter de interesse e adquirir máximo ganho genético com o uso mínimo de tempo e recursos (SMALLEY; DAUB; HALLAUER, 2004). A herdabilidade pode assim, indicar quantas repetições e qual tipo de arranjo experimento seriam necessários para minimizar erros experimentais.

2.3.3.3 Coeficientes de correlações

Na população D as estimativas de correlação genética (\hat{r}_G) envolvendo produção de grãos mostraram que o caráter apresentou \hat{r}_G altamente significativa ($p \leq 0,01$) com PROL (0,88), FF (-0,44) e SG (-0,50) e estimativas de correlação baixa e não-significativa com IF, FM e NRP. Na população U o caráter PG apresentou correlação genética altamente significativa com PROL (0,79), FF (-0,76) e FM (-0,74) e \hat{r}_G baixo e não-significativo com IF, NRP e SG. Estimativas altamente significativas para a correlação genética envolvendo os demais caracteres foram constatadas para os caracteres PROL e FF (-0,50) e FF e FM (0,79) na população D, e para os caracteres PROL e IF (-0,53), PROL e FF (-0,69), PROL e FM (-0,59), IF e FF (0,53) e FF e FM (0,95) na população U. Para as demais combinações, as estimativas de \hat{r}_G foram de baixa magnitudes e, em geral, não-significativas (Tabela 9).

Os resultados mostraram que, em geral, as estimativas de correlação foram de magnitude, sentido e significância semelhantes para ambas populações, exceto aquelas envolvendo o caráter IF, que, em geral, apresentaram valores e sentidos discrepantes nas duas populações.

Os valores para correlação entre PG e PROL estão de acordo com aqueles relatados na literatura, que suportam fortes evidências de correlação positiva entre esses dois caracteres (ORDAS; STUCKER, 1977; SOUZA Jr.; GERALDI; ZINSLY, 1985; SALAZAR; HALLAUER, 1986; HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988; ARAÚJO, 1992; ARIAS; SOUZA Jr.; TAKEDA, 1999; ALVES; RAMALHO; SOUZA, 2002; AGUIAR, 2003; MEDICI et al., 2005; KAMARA et al., 2005). Inúmeros trabalhos têm relatado correlação alta e significativa entre PG e IF (AGRAMA; MOUSSA, 1996; BETRÁN et al., 2003; KAMARA et al., 2003; XIN-

HAI et al., 2003; CAMPOS et al., 2004; ZAIDI et al., 2004). A falta de associação genética entre esses dois caracteres no presente estudo pode ser função das boas condições de umidade em que os experimentos foram conduzidos. Correlação geralmente alta e negativa entre número de ramificações do pendão e produção de grãos relatada em vários trabalhos na literatura (BUREN; MOCK; ANDERSON, 1974; GERALDI; MIRANDA FILHO; VENCOVSKY, 1985; SOUZA Jr.; GERALDI; ZINSLY, 1985; PEREIRA, 1990; STOJSIN; KANNENBERG, 1994; BETRÁN; HALLAUER, 1996; JIANG et al., 1999; MICKELSON et al., 2002) não foi observada no presente estudo. As boas condições experimentais e pendões com número pequeno de ramificações podem ter minimizado a competição entre espiga e pendão reduzindo os efeitos de NRP na produção de grãos. A correlação significativa entre PG e SG observada na literatura (LAFITTE; EDMEADES, 1994; BETRÁN et al., 2003; ZAIDI et al., 2004; MÉDICI et al., 2005) foi constatada apenas para a população D. Correlação não-significativa entre esses caracteres poderia ser atribuída a falta de ocorrência de estresse hídrico, principalmente no período pós-florescimento e enchimento de grãos.

O caráter prolificidade apresentou \hat{r}_G altamente significativo ($p \leq 0,01$) em ambas populações apenas com PG e FF indicando que, dentre os caracteres secundários avaliados, FF teria maior associação com PROL. Estimativas de \hat{r}_G envolvendo os demais caracteres foram, em geral, significativas para caracteres relacionados ao florescimento, como aquelas envolvendo FF e FM, que apresentaram o maior valor de \hat{r}_G dentre todos os pares de caracteres avaliados (0,95 na população U) confirmando a alta correlação observada na literatura entre os dois caracteres (SOARES FILHO, 1987; BETRÁN; HALLAUER, 1996; RIBAUT et al., 1996; KHAIRALLAH et al., 1998; JIANG et al., 1999; SARI-GORLA et al., 1999; SILVA, 2002). A correlação genética entre FF e IF foi significativa em ambas populações e entre FM e IF foi não-significativa. Esse resultado está de acordo com aqueles relatados na literatura que sugerem maior associação do caráter FF, em relação a FM, com IF (SOARES FILHO, 1987; RIBAUT et al., 1996; JIANG et al., 1999; SARI-GORLA et al., 1999; SILVA, 2002). Os caracteres NRP e SG apresentaram \hat{r}_G baixo e não-significativo entre si, com os caracteres relacionados ao florescimento e com prolificidade (a exceção da correlação entre SG e IF na população U, que foi baixa, mas significativa) evidenciando menor associação entre NRP e SG e entre esses e os caracteres PROL, FF, FM e IF.

As estimativas da correlação fenotípica entre médias de progênies (\hat{r}_F) foram bem próximas àquelas estimadas para \hat{r}_G . Esse resultado é função do grande número de ambientes e repetições utilizados, que proporcionou estimativas de covariâncias fenotípicas semelhantes as estimativas de covariâncias genéticas, a exemplo do ocorrido com as estimativas de variâncias, fazendo com que os valores obtidos para \hat{r}_F e \hat{r}_G fossem semelhantes. Os valores de correlação fenotípica foram, em geral, ligeiramente maiores que aqueles estimados para a correlação genética. Esse resultado sugere que as correlações genética e ambiental apresentaram o mesmo sinal, um indício de que as causas da variação genética e ambiental influenciaram os caracteres por meio de mecanismos fisiológicos semelhantes (FALCONER, 1989).

O grande número de ambientes e de progênies avaliadas, com conseqüente elevado número de graus de liberdade, proporcionaram detectar estimativas significativas de correlação de baixa magnitude (até 0,13). Contudo, essa significância deve ser interpretada com cautela nesses casos. Uma correlação entre dois caracteres x e y , de baixa magnitude como, por exemplo, aquela mencionada acima, indica que a proporção da variável resposta (y ou x) explicada por um modelo que assume uma relação linear entre x e y , é menor que 2% ($r^2 = 0,017$). Em certos casos, os coeficientes de correlação simples podem produzir grandes equívocos a respeito da relação que existe entre duas variáveis, podendo não ser uma medida real de causa e efeito. Assim, um alto ou baixo coeficiente de correlação entre duas variáveis pode ser o resultado do efeito que sobre essas duas variáveis teria uma terceira variável ou grupo de variáveis. Uma medida mais informativa sobre a relação entre duas variáveis pode ser obtida pelo coeficiente de correlação parcial, que é estimado removendo-se os efeitos de outras variáveis sobre a associação estudada.

A presença de correlação entre dois caracteres pode ser função de efeitos genéticos e/ou ambientais. A correlação genética pode ocorrer caso sejam constatados genes com efeitos pleiotrópicos ou ligados influenciando dois ou mais caracteres. O conhecimento da associação entre caracteres é de grande importância nos trabalhos de melhoramento, principalmente se a seleção em um destes apresenta dificuldades, em razão da baixa herdabilidade, de problemas para medição e/ou identificação. Principalmente nesses casos, a seleção indireta, com base na resposta correlacionada, pode levar a progressos mais rápidos que a seleção direta para o caráter desejado. Como normalmente em programas de melhoramento genético de plantas busca-se o aprimoramento simultâneo de vários caracteres, o estudo de correlações faz-se indispensável para

monitorar e maximizar as alterações nos caracteres com a seleção (VENCOVSKY; BARRIGA, 1992).

A obtenção de estimativa de parâmetros genéticos é fundamental no melhoramento de plantas, uma vez que permite identificar a natureza da ação dos genes envolvidos no controle dos caracteres quantitativos e avaliar a eficiência de diferentes estratégias de melhoramento para a obtenção de ganhos genéticos e manutenção de uma variabilidade genética adequada nas populações sob melhoramento.

2.3.4 Mapeamento de QTLs

Os conceitos básicos da variação de caracteres quantitativos têm considerado somente os efeitos conjuntos de todos os genes que causam essa variação. Os genes que afetam esses caracteres não podem ser estudados individualmente por meio desses métodos clássicos em função de seus efeitos estarem diluídos em todas as outras variações ocorridas no “*background*” genético. Uma descrição mais completa desses caracteres pode ser conseguida pelo estudo de QTLs. QTLs são regiões no genoma que influenciam a expressão de um caráter quantitativo, podendo conter um ou vários genes. O estudo dessas regiões propicia um melhor entendimento sobre os genes e a magnitude de seus efeitos no caráter de interesse, dentre outros. Segundo Falconer e Mackay (1996) na ausência de conhecimento a respeito das propriedades individuais dos genes, os trabalhos teóricos tiveram que fazer algumas suposições não-realistas, tais como a frequência dos alelos em todos os locos é mais ou menos a mesma, os efeitos gênicos e a relação de dominância são todos aproximadamente os mesmos e, em alguns contextos, que há indefinidamente um grande número de genes afetando o caráter. Com a abordagem do estudo de QTLs o número e as propriedades dessas regiões podem ser conhecidos fazendo com que os caracteres quantitativos possam ser mais bem estudados.

2.3.4.1 Mapeamento de QTLs para produção de grãos

Na população D foram mapeados 24 QTLs para produção de grãos. Esses QTLs encontram-se distribuídos nos cromossomos 1 (um QTL), 2 (seis QTLs), 3 (cinco QTLs), 4 (três QTLs), 5 (três QTLs), 8 (quatro QTLs) e 9 (dois QTLs). Na população U foram mapeados 17

QTLs para PG. Os QTLs nesta população distribuíram-se nos cromossomos 1 (dois QTLs), 2 (sete QTLs), 3 (um QTL), 4 (dois QTLs), 8 (dois QTLs), 9 (um QTL) e 10 (dois QTLs). Em ambas populações não foram mapeados QTLs para PG nos cromossomos 6 e 7. Os cromossomos 2 e 3, na população D, e o braço curto do cromossomo 2, na população U, apresentaram maior concentração de QTLs para esse caráter. Vários QTLs para PG encontram-se mapeados em posições equivalentes para ambas populações principalmente no cromossomo 2 (Tabelas 10 e 11).

O número de QTLs mapeados para produção de grãos é bem superior àqueles observados na literatura, exceto o relato de Lu, Romero-Severson e Bernardo (2003) os quais mapearam 28 QTLs para PG com o uso do delineamento III. A variabilidade genética das populações e, principalmente, a metodologia de mapeamento empregada são os principais responsáveis pelo grande número de QTLs mapeados. Na população D foram mapeados um número de QTLs 40% maior que aquele observado na população U. Como ressaltado anteriormente, a população U apresentou estimativa de variância genética para PG cerca de 4,5 vezes maior que aquela constatada na população D. O cruzamento que deu origem a população U apresentou alta capacidade específica de combinação, resultado da grande complementaridade entre alelos para inúmeros caracteres, particularmente produção de grãos. Assim, esperava-se um maior número de regiões segregantes nessa população, conseqüentemente, maior número de QTLs mapeados em relação a população D. Entretanto, o número de QTLs mapeados na população U foi menor. Deve-se ressaltar que as populações foram conduzidas em ambientes diferentes, os quais podem ter efeitos diferentes na expressão desses QTLs e, principalmente, que no mapeamento de QTLs foram considerados médias referentes a sete ambientes para a população U e nove ambientes para a população D, e o maior número de ambientes provavelmente aumentou o poder de detecção de QTLs para PG nesta população.

Dos QTLs mapeados para a população D 45,83% encontram-se localizados nos cromossomos 2 e 3. Na população U, 41,18% dos QTLs foram mapeados no cromossomo 2. Inúmeros trabalhos relatam a ocorrência de QTLs para PG mapeados nos cromossomos 2 e 3 (RAGOT et al., 1995; AJMONE-MARSAN et al., 1996; JIANG et al., 1999; AUSTIN et al., 2000; TUBEROSA et al., 2002; LI et al., 2003; LU; ROMERO-SEVERSON; BERNARDO, 2003; LIMA et al., 2006; VARGAS et al., 2006). No sítio do *Maize Genetics and Genomics Database*, até outubro de 2006 tinham sido catalogados QTLs para produção de grãos em todos

os cromossomos do milho com maior frequência para o cromossomo 1 e menor frequência para os cromossomos 7 e 9. Esses resultados indicam que QTLs para PG estariam localizados em todos os cromossomos do milho.

Na população D a proporção da variância fenotípica explicada por um QTL variou de 0,08% (*qpg2f*) a 7,47% (*qpg3b*). A proporção da variância genética explicada por um QTL variou de 0,09% (*qpg2f*) a 8,61% (*qpg3b*). A proporção da variância fenotípica e genética explicada pelo conjunto de QTLs foi de, respectivamente, 46,72% e 53,83%. Na população U a proporção da variância fenotípica explicada por um QTL variou de 0,04% (*qpg1b*) a 6,51% (*qpg9*), enquanto a genética variou de 0,04% (*qpg1b*) a 6,86% (*qpg9*). Os QTLs mapeados para essa população explicaram no total 41,70% da variância fenotípica e 43,97% da variação genética para PG.

O método de mapeamento empregado propiciou mapear QTLs com pequeno efeito na expressão do caráter em ambas populações. Dos QTLs mapeados, 58,33% na população D e 47,06% na população U explicaram menos de 2% da variação fenotípica para o caráter. QTLs explicando mais de 10% da variação fenotípica e/ou genética para PG têm sido relatados na literatura (RAGOT et al., 1995; VELDBOOM; LEE, 1994 e 1996; RIBAUT et al., 1997; AJMONE-MARSAN et al., 1996 e 2001; SIBOV et al., 2003; LI et al., 2003). Contudo, resultados como os observados no presente trabalho não são surpreendentes pois, como mencionado por Beavis et al. (1994), espera-se que o caráter PG seja controlado por um grande número de QTLs de pequeno efeito segregando no genoma. O conjunto de QTLs mapeados explicou aproximadamente metade da variância fenotípica e genética do caráter para ambas populações. Esse resultado sugere que muitos locos estariam associados à expressão do caráter nas populações estudadas, visto que, apesar do grande número de QTLs mapeados, estes explicaram apenas parte da variação fenotípica para PG, indicando que os mesmos são apenas uma amostra do número real de locos influenciando o caráter.

Os efeitos aditivos (*a*) dos QTLs variaram de $-157,38 \times 10^{-2}$ a $324,34 \times 10^{-2}$ na população D e de $-581,48 \times 10^{-2}$ a $449,64 \times 10^{-2}$ na população U. Os efeitos de dominância (*d*) variaram de $-120,40 \times 10^{-2}$ a $231,58 \times 10^{-2}$ na população D e de $-517,33 \times 10^{-2}$ a $654,12 \times 10^{-2}$ na população U. Em ambas populações 71% dos QTLs mapeados apresentaram efeitos positivos de *d*. Esse resultado explica a depressão por endogamia da produção de grãos e a ocorrência de heterose para esse caráter, visto que efeitos de dominância são, em sua maioria, unidirecionais, no sentido de aumentar o valor genético do caráter.

O tipo de interação alélica dos QTLs variou de aditiva a sobredominância para ambas populações. O grau médio de dominância foi de 0,69 para a população D, indicando dominância parcial, e de 5,08 para a população U, indicando sobredominância. Na população D sete dos 24 QTLs mapeados (29,17%) apresentaram grau de dominância do tipo sobredominância, quatro dominância completa, seis dominância parcial e sete aditiva. Na população U, nove dos 17 QTLs mapeados (52,94%) apresentaram grau de dominância do tipo sobredominância.

Apesar de QTLs para PG serem mapeados com efeitos variando de aditividade a sobredominância, QTLs apresentando efeito de sobredominância, principalmente em populações F_2 , devem ser considerados com cautela. Stuber (1995) mostrou que os estudos de mapeamento sugerem fortemente a presença de múltiplos QTLs ligados na maioria dos cromossomos para PG, o que poderia explicar a sobredominância observada para esses QTLs em muitos trabalhos, neste caso, uma pseudo-sobredominância. Falconer e Mackay (1996) ressaltaram que a proporção $|d|/|a|$ é difícil de ser estimada precisamente em função de estar sujeita a erros amostrais tanto para d quanto para a . Estimativas que apresentam valores extremos são especialmente suspeitas pois elas resultam de valores muito baixos de a , e a proporção é então muito sensível aos erros amostrais de a . Casos de sobredominância em particular, precisam ser melhor confirmados. Em populações $F_{2:3}$, que apresentam alto desequilíbrio de ligação, QTLs com efeitos de sobredominância poderiam ser, na verdade, resultado do efeito de vários QTLs ligados. Alguns trabalhos mostraram que o grau médio de dominância para PG tem sido reduzido em gerações avançadas comparativamente a gerações F_2 (GARDNER; LONQUIST, 1959; MOLL; LINDSEY; ROBINSON, 1964; MORENO-GONZÁLEZ; DUDLEY; LAMBERT, 1975; HAN; HALLAUER, 1989; DUDLEY, 1994). Estes resultados têm sido atribuídos a redução no desequilíbrio de ligação pela recombinação entre genes (QTLs) ligados. Hallauer e Miranda Filho (1988) relataram que o grau médio de dominância para produção de grãos varia de aditivo a dominância completa. Esses resultados foram confirmados na população D, contudo, para a população U um grande número de QTLs com efeito de sobredominância foram constatados.

Em ambas populações as duas linhagens parentais contribuíram com QTLs para o aumento da expressão do caráter, contudo, em proporções variadas. Na população D, metade dos QTLs foram provenientes da linhagem parental mais vigorosa (L02-03D). Esses QTLs apresentaram, em média, efeito maior que aqueles provenientes da linhagem menos vigorosa (L20-01F). Na população U prevaleceram QTLs provenientes da linhagem menos vigorosa (L08-

05F), sendo que dos 17 QTLs mapeados 14 (82,35%) foram oriundos dessa linhagem. Os resultados sugerem que, independente do vigor das linhagens, estas contribuirão com QTLs para expressão do caráter produção de grãos e, ao menos em relação a população D, a linhagem mais vigorosa contribuiria preferencialmente com QTLs de maior efeito.

Os QTLs apresentaram forte interação com os ambientes. Dez dos 17 QTLs mapeados na população U (58,82%) e 100% dos QTLs mapeados na população D interagiram com os ambientes, isto é, apresentaram QTL x A significativos. Para todos os ambientes foi constatada a expressão de ao menos um QTL. Esse resultado mostra que a expressão da maioria dos QTLs mapeados alterou nos ambientes de avaliação. Assim, QTLs tendem a ser expressos em um determinado ambiente enquanto em outro essa expressão seria reduzida ou suprimida. Esse resultado propiciaria o desempenho diferencial das progênies entre os ambientes, como previamente detectado pelas estimativas da variância da interação progênies com ambientes.

QTLs teoricamente mais estáveis para a população U estão de acordo com a estimativa de $\hat{\sigma}_{PA}^2$ que, proporcionalmente, foi bem menor nessa população em relação a população D. Novamente, o número menor de ambientes poderia ser a causa da menor interação QTL x A constatada na população U, visto que QTLs para produção de grãos têm apresentado forte interação com o ambiente (DUDLEY, 1993; BEAVIS et al., 1994; JIANG et al., 1999; LI et al., 2003; LIMA et al., 2006; VARGAS et al., 2006). Na população U, QTLs com efeitos mais pronunciados tenderam a apresentar maior estabilidade. Os QTLs *qpg2e* e *qpg9*, que apresentaram os maiores efeitos para PG, explicando, respectivamente, 6,02% e 6,51% da variação fenotípica do caráter, não apresentaram interação significativa com o ambiente. Nessa população, os sete QTLs com efeito QTL x A não-significativos explicaram, em média, 3,44% da variação fenotípica para o caráter, ao passo que, os 10 QTLs com interação significativa explicaram, em média, 1,46% dessa variação. Um outro indício de que QTLs com maior efeito foram mais estáveis pode ser observado na população D, onde apesar de todos os QTLs terem apresentado interação significativa com o ambiente, QTLs com efeitos mais pronunciados, como *qpg3b*, *qpg5b* e *qpg5c* apresentaram efeito significativo para vários ambientes, enquanto QTLs de pequeno efeito como *qpg2f*, *qpg4a*, *qpg4b*, *qpg4c*, *qpg8c* e *qpg8d*, apresentaram efeito significativo para apenas um único ambiente. Ajmone-Marsan et al. (1995) constaram que QTLs para PG com grande efeito foram consistentes entre populações. Austin et al. (2000) avaliando progênies de testecrosses oriundas de gerações F_{2:3} e F_{6:8}, relataram que, em relação a QTLs

mapeados com base em média de testadores, os quatro QTLs comuns entre gerações foram aqueles com maior efeito na geração F_{6:8}.

Em função da diversidade de condições ambientais em que o milho é cultivado nas regiões tropicais, a interação genótipo por ambientes é de grande interesse em programas de melhoramento, e experimentos conduzidos em diversos locais por vários anos são requeridos para a identificação e seleção de híbridos com elevada produtividade e estabilidade (RIBAUT et al., 1997). O mapeamento de QTLs estáveis poderia auxiliar o desenvolvimento de cultivares mais produtivos e estáveis. Contudo, como mencionado por Lima et al. (2006) muitos cultivares liberados para comercialização são específicos para determinadas regiões em função da alta interação genótipo por ambientes. Assim, QTLs estáveis para diferentes ambientes devem ser raros em regiões tropicais.

2.3.4.2 Mapeamento de QTLs para prolificidade

O número de QTLs mapeados para prolificidade foi de 19 na população D e 22 na população U. Na população D foram mapeados um, cinco, quatro, um, quatro, dois e dois QTLs, respectivamente, nos cromossomos 1, 2, 3, 4, 5, 6 e 8. Os QTLs mapeados na população U distribuíram-se nos cromossomos 1 (nove QTLs), 2 (três QTLs), 3 (um QTL), 4 (dois QTLs), 5 (três QTLs), 7 (um QTL), 8 (dois QTLs) e 9 (um QTL). Em ambas populações não foram mapeados QTLs para o caráter no cromossomo 10, sendo os QTLs mapeados principalmente nos cromossomos 2, 3 e 5 na população D, e no cromossomo 1 na população U. Várias regiões, como o braço curto do cromossomo 2 e no cromossomo 5, foram mapeados QTLs influenciando o caráter em ambas populações (Tabelas 12 e 13).

Trabalhos na literatura têm mapeado geralmente entre 2 e 5 QTLs para prolificidade distribuídos em praticamente todos os cromossomos do milho, principalmente no cromossomo 3 (STUBER et al., 1992; RAGOT et al., 1995; AGRAMA; MOUSSA, 1996; AUSTIN; LEE, 1996 e 1998; LI et al., 2003). Lima et al. (2006) trabalhando com uma população tropical mapearam oito QTLs para prolificidade sendo três destes localizados no cromossomo 2. A catalogação de QTLs para prolificidade reportada no *Maize Genetics and Genomics Database* não relata informações de QTLs mapeados para o caráter no cromossomo 10, enquanto que, para os cromossomos 3 e, principalmente, no cromossomo 1, em praticamente todos os bins é relatado o

mapeamento de QTLs. Os resultados observados no presente estudo sugerem que o número de QTLs para prolificidade é bem maior que aqueles relatados, o que era de se esperar visto que prolificidade é um caráter quantitativo e, como tal, tende a ser controlado por um grande número de genes com pequeno efeito. Ainda, os resultados obtidos juntamente com aqueles observados na literatura sugerem uma menor associação do caráter ao cromossomo 10. Assim, espera-se que na maioria dos germoplasmas de milho o cromossomo 10 tenha pouca influência na expressão do caráter prolificidade, ao passo que, os cromossomos 1, 2 e 3 podem estar entre os que apresentam maior concentração de genes responsáveis pela expressão do mesmo.

Na população D a proporção da variação fenotípica explicada por um QTL variou de 0,02% (*qprol6b*) a 6,04% (*qprol5d*) e a proporção da variância genética explicada pelos QTLs variou de 0,03% a 8,21%. No total os QTLs explicaram 33,13% e 45,06% da variância fenotípica e genética do caráter. A proporção da variância fenotípica e genética total explicada pelos QTLs mapeados na população U foi de 62,35% e 70,97%, respectivamente. Individualmente os QTLs mapeados nessa população explicaram de 0,25% (*qprol1h*) a 11,51% (*qprol2c*) da variância fenotípica e de 0,28% a 13,11% da variação genética para o caráter. O QTL *qprol2c* nessa população explicou a maior proporção da variância genética comparativamente a todos os demais QTLs mapeados para os diversos caracteres analisados no presente estudo.

Os QTLs mapeados na população U explicaram quase o dobro da variação fenotípica para o caráter em relação àqueles mapeados na população D. Em média, a proporção da variância fenotípica explicada por um QTL foi de 2,83% na população U e de 1,74% na população D. A maior proporção da variância explicada na população U é reflexo do maior número de QTLs mapeados e, principalmente, destes apresentarem maior efeito individual. Mesmo sendo mapeados QTLs de efeito pronunciado, 63,16% e 54,55% dos QTLs mapeados nas populações D e U, respectivamente, explicaram menos de 2% da variação fenotípica. QTLs com grandes efeitos na expressão do caráter têm sido relatados na literatura. Os três QTLs mapeados por Veldboom e Lee (1994) explicaram 34,5% da variação fenotípica do caráter. Ragot et al. (1995) mapearam um QTL para prolificidade no cromossomo 6 explicando cerca de 35% da variação fenotípica, contudo, ressaltaram que esse valor estaria superestimado. Ribaut et al. (1997) mapearam um QTL para número de espigas por parcela explicando quase 40% da variação fenotípica. Sob condições de estresse Li et al. (2003) mapearam quatro QTLs que responderam por cerca de 60% da variação fenotípica do caráter. Contudo, pelos resultados obtidos quanto ao número de QTLs

mapeados, e proporção da variância explicada por estes, pode-se inferir, ao menos em relação ao germoplasma empregado no presente trabalho, que a prolificidade tende a ser um caráter de alta complexidade controlado, principalmente, por QTLs de pequeno efeito individual.

Na população D os efeitos aditivos (a) dos QTLs variaram de $-2,43 \times 10^{-2}$ a $2,12 \times 10^{-2}$ e os efeitos de dominância (d) variaram de $-1,50 \times 10^{-2}$ a $2,08 \times 10^{-2}$. A interação alélica foi do tipo aditiva, de dominância parcial, dominância completa e sobredominância para três, seis, dois e oito QTLs, respectivamente. O grau médio de dominância foi de 1,07 indicando dominância completa. Na população U os valores para a variaram de $-6,21 \times 10^{-2}$ a $2,17 \times 10^{-2}$ e para d variaram de $-3,69 \times 10^{-2}$ a $6,43 \times 10^{-2}$. Quinze dos 22 QTLs mapeados (68,18%) apresentaram interação alélica do tipo sobredominância, dois dominância completa, quatro dominância parcial e um aditiva. O grau médio de dominância foi alto (2,92) indicando a presença de sobredominância.

Assim como observado para PG, na população U a maioria dos QTLs apresentou sobredominância. Alguns estudos suportam evidências de que o controle genético do caráter seja predominantemente aditivo (SOARES FILHO, 1987; ALVES; RAMALHO; SOUZA, 2002; AGUIAR, 2003). Contudo, trabalhos na literatura têm mapeado QTLs com efeitos variando de aditivo a sobredominante (VELDBOOM; LEE, 1994 e 1996; AGRAMA; MOUSSA, 1996; LI et al., 2003; LIMA et al., 2006). O grau de dominância do tipo sobredominante em populações $F_{2:3}$, pode ser função do desequilíbrio de ligação como mencionado por Stuber (1995). Para um entendimento mais preciso da interação alélica seria necessário um maior refinamento da análise, como, por exemplo, com uma maior saturação do mapa nas regiões onde QTLs com efeitos de sobredominância tenham sido mapeados.

Ambas linhagens parentais contribuíram com QTLs para expressão do caráter nas duas populações, todavia, em proporções variadas. Na população D, metade dos QTLs foram oriundos de cada uma das linhagens parentais. QTLs provenientes da linhagem mais vigorosa L02-03D explicaram uma maior proporção da variância fenotípica. Na população U a maioria dos QTLs mapeados (17 dos 22) foram provenientes da linhagem menos vigorosa L08-05F sendo constatados QTLs de grande efeito como *qprol2b* e *qprol2c*, oriundos dessa linhagem. Esses resultados demonstram que independente do vigor da linhagem parental, essa contribui com QTLs favoráveis à expressão do caráter, podendo estes apresentarem efeitos pronunciados.

Dos 19 QTLs mapeados na população D, 17 (89,47%) apresentaram interação QTL x ambientes significativa. Na população U essa relação foi de 15 para os 22 QTLs mapeados (68,18%). Em todos os ambientes foi observada a expressão de ao menos um QTL, sendo que, o efeito de um determinado QTL foi detectado desde um até vários ambientes. QTLs com grande efeito (como *qprol2c*, da população U) apresentaram, em geral, maior estabilidade. Na população U os sete QTLs com interação QTL x ambientes não-significativa explicaram, em média, 4,78% da variação fenotípica para o caráter, enquanto que os 15 QTLs com interação significativa explicaram, em média, 1,93% dessa variação. Na população D os dois QTLs que apresentaram interação não-significativa com os ambientes (*qprol5c* e *qprol5d*) foram os de maior efeito na expressão do caráter.

Os resultados indicam forte influência dos ambientes na expressão dos QTLs relacionados à prolificidade. A maior proporção de QTLs com efeito significativo para a interação QTL x A na população D em relação àqueles mapeados na população U está de acordo com as estimativas da interação progênie x ambientes, proporcionalmente bem maior na população D. A maior estabilidade de QTLs mapeados na população U poderia ser função do menor número de ambientes em que esta foi avaliada. Contudo, em média, os QTLs na população U explicaram uma proporção maior da variação do caráter que aqueles mapeados para a população D (2,83% contra 1,74% da variação fenotípica, respectivamente). Esses resultados, assim como indicados para PG, sugerem que QTLs mais estáveis seriam aqueles com maior efeito na expressão do caráter. A maior estabilidade dos QTLs mapeados na população U poderia ser função tanto do número de ambientes, quanto de os mesmos apresentarem maior efeito individual, comparativamente aos QTLs mapeados na população D.

2.3.4.3 Mapeamento de QTLs para florescimento

Para o intervalo entre florescimentos (IF) 16 e 34 QTLs foram mapeados nas populações D e U, respectivamente. Na população D os QTLs distribuíram-se nos cromossomos 1 (um QTL), 2 (três QTLs), 3 (quatro QTLs), 4 (um QTL), 5 (dois QTLs), 6 (três QTLs), 8 (um QTL) e 10 (um QTL). Na população U a maioria dos QTLs (20) foram mapeados nos cromossomos 1 e 2, sendo também mapeados QTLs nos cromossomos 3, 4, 7, 8, 9 e 10. Coincidências na posição dos QTLs mapeados entre as duas populações ocorreram nos cromossomos 1, 2, 3 e 4 (Tabelas 14 e 15).

Para florescimento feminino (FF) foram mapeados 14 e 28 QTLs nas populações D e U, respectivamente. Na população D os QTLs foram distribuídos nos cromossomos 1, 2, 4, 5, 6, 8, 9 e 10. Na população U os QTLs foram mapeados em todos os cromossomos, exceto o cromossomo 10, sendo a maior frequência de QTLs mapeada no cromossomo 1. Coincidências na posição dos QTLs mapeados entre as duas populações ocorreram nos cromossomos 1, 2, 5 e 6 (Tabelas 16 e 17). Em relação ao florescimento masculino (FM) foram mapeados 15 QTLs na população D e 17 QTLs na população U. Na população D os QTLs encontraram-se distribuídos nos cromossomos 1, 3, 4, 5 e 9, e na população U em todos os cromossomos com exceção dos cromossomos 6 e 9. Coincidências nas posições dos QTLs mapeados para as duas populações foram observadas para os cromossomos 1, 3, 4 e 5 (Tabelas 18 e 19).

O número de QTLs mapeados para FF e FM, no presente trabalho, sugere que o número de genes influenciando esses caracteres é bem maior que aquele relatado nas revisões de Soares Filho (1987) e de Koester, Sisco e Stuber (1993). Para IF o número de QTLs mapeados é bem maior que aqueles relatados na literatura. Considerando as duas populações, observou-se que QTLs referentes ao florescimento encontra-se distribuídos em todos os cromossomos do milho, com maior concentração nos cromossomos 1 e 2 para os três caracteres na população U, e 3 para os caracteres FM e IF na população D. QTLs influenciando caracteres relacionados ao florescimento têm sido mapeados em todos os cromossomos do milho principalmente nos cromossomos 1 e 9 para FF (RAGOT et al., 1995; KOZUMPLIK et al., 1996; RIBAUT et al., 1996; REBAÏ et al., 1997; KHAIRALLAH et al., 1998; JIANG et al., 1999; CHARDON et al., 2005), 1 e 8 para FM (RIBAUT et al., 1996; JIANG et al., 1999; SARI-GORLA et al., 1999; ZHANG et al., 2005; CHARDON et al., 2005) e 1 e 2 para IF (RIBAUT et al., 1996; KHAIRALLAH et al., 1998; JIANG et al., 1999; SARI-GORLA et al., 1999; LI et al., 2003; VARGAS et al., 2006).

O número de QTLs mapeados para FM foi praticamente o mesmo em ambas populações; contrariamente para FF e IF foram mapeados um número bem maior de QTLs na população U. As estimativas da variância genética de progênies para caracteres relacionados ao florescimento (Tabelas 7 e 8) mostraram uma maior $\hat{\sigma}_p^2$ para FF na população U e, conseqüentemente, o maior número de QTLs mapeados nessa população poderia ser função da maior variabilidade desta em relação à população D. Para IF a população U apresentou estimativa de variância de progênies cerca de 2,5 vezes menor, contudo, o número de QTLs mapeados foi maior. Resultado

semelhante foi observado para o caráter PG, e como mencionado naquela ocasião, este resultado poderia ser função das diferenças nos ambientes de avaliação. Na população U, por exemplo, 11 dos 27 QTLs com interação QTL x ambientes significativa apresentaram efeito também significativo para o ambiente Estação Experimental Areão no ano agrícola 2002/2003, sendo que, nesse ambiente a população D não foi avaliada.

Na população D a proporção da variância fenotípica explicada pelos QTLs variou de 0,26% (*qif3a*) a 6,54% (*qif5b*) para IF, 0,16% (*qff5b*) a 5,25% (*qff9a*) para FF e de 0,28% (*qfm1b*) a 11,95% (*qfm9a*) para FM. A proporção da variância genética explicada pelos QTLs variou de 0,28% a 7,22%, 0,18% a 5,65% e de 0,30% a 12,70% para os caracteres IF, FF e FM, respectivamente. No total, os QTLs explicaram 60,73%, 32,17% e 64,55% da variação fenotípica, e 67,11%, 34,64% e 68,59% da variância genética para os caracteres IF, FF e FM, respectivamente. A variação fenotípica explicada pelos QTLs na população U variou de 0,25% (*qif1f*) a 5,98% (*qif1g*) para IF, 0,02% (*qff4a*) a 7,75% (*qff6*) para FF e de 0,02% (*qfm4a*) a 7,28% (*qfm10a*) para FM. A variação genética explicada pelos QTLs variou de 0,33% a 7,80% para IF, 0,02% a 8,08% para FF e de 0,02% a 7,64% para FM. No total, os QTLs mapeados na população U explicaram 69,30%, 55,31% e 49,83% da variância fenotípica e 90,50%, 57,69% e 52,29% da variância genética para os caracteres IF, FF e FM, respectivamente.

Apesar de terem sido mapeados QTLs com efeitos pronunciados na expressão dos caracteres relacionados ao florescimento, como o *qfm9a* para FM mapeado na população D que, dentre todos os QTLs mapeados no presente estudo foi o que individualmente explicou mais da variância fenotípica, os QTLs apresentaram-se, em geral, com pequeno efeito. QTLs explicando mais de 11% da variância fenotípica têm sido relatados para FF (RAGOT et al., 1995; REBAÏ et al., 1997; RIBAUT et al., 1997), FM (RIBAUT et al., 1997; JIANG et al., 1999) e IF (RIBAUT et al., 1997; LI et al., 2003; KHAIRALLAH et al., 1998), com destaque para os trabalhos de Zhang et al. (2005), que mapearam um QTL para FM explicando 54% da variação para o caráter, e de Chardon et al. (2005) que mapearam um QTL no cromossomo 8, explicando 54,6% e 45,2% da variação fenotípica para os caracteres FM e FF, respectivamente.

Soares Filho (1987) relatou uma tendência de maior complexidade para o caráter FF em relação ao FM. Resultado semelhante foi observado no presente trabalho, com maior número de QTLs sendo mapeados para FF em relação a FM. Considerando a população D, por exemplo, onde o número de QTLs mapeados para FF e FM foi semelhante, os 14 QTLs mapeados para FF

explicaram 32,17% da variância fenotípica para o caráter, enquanto os 15 QTLs mapeados para FM explicaram quase 65% dessa variância. Esse resultado aponta para um menor número de QTLs envolvidos na expressão do caráter FM, em relação ao FF, os mesmos, apresentando maior efeito individual. Em relação ao IF, os 34 QTLs mapeados na população U explicaram mais de 90% da variância genética para o caráter. Do conhecimento do autor, esse foi o maior número de QTLs mapeados para o caráter, e considerando que QTLs para IF explicaram, em média, mais de 2% da variância genética para o caráter, esses resultados sugerem que o número de QTLs mapeados para intervalo entre florescimentos, ao menos em relação as populações tropicais avaliadas no presente trabalho, aproxima-se do número real de QTLs influenciando o caráter.

Na população D os efeitos aditivos (a) dos QTLs variaram de $-39,42 \times 10^{-2}$ a $33,72 \times 10^{-2}$ para IF, $-41,58 \times 10^{-2}$ a $55,27 \times 10^{-2}$ para FF e de $-57,53 \times 10^{-2}$ a $79,26 \times 10^{-2}$ para FM e os efeitos de dominância (d) variaram de $-53,73 \times 10^{-2}$ a $31,11 \times 10^{-2}$ para IF, $-44,90 \times 10^{-2}$ a $15,16 \times 10^{-2}$ para FF e de $-56,92 \times 10^{-2}$ a $79,57 \times 10^{-2}$ para FM. A interação alélica mais freqüente para os QTLs nessa população foi de dominância parcial para IF (sete dos 16 QTLs, 43,75%) e FF (cinco dos 14 QTLs, 35,71%) e sobredominância para FM (sete dos 15 QTLs, 46,47%). O grau médio de dominância foi de dominância completa para IF e FM e parcial para FF. Na população U as estimativas de a variaram de $-16,19 \times 10^{-2}$ a $23,62 \times 10^{-2}$ para IF, $-60,06 \times 10^{-2}$ a $91,81 \times 10^{-2}$ para FF e de $-62,57 \times 10^{-2}$ a $81,77 \times 10^{-2}$ para FM, e d variou de $-35,53 \times 10^{-2}$ a $15,32 \times 10^{-2}$ para IF, $-83,17 \times 10^{-2}$ a $84,15 \times 10^{-2}$ para FF e de $-42,38 \times 10^{-2}$ a $101,77 \times 10^{-2}$ para FM. Na população U prevaleceram as interações alélicas do tipo sobredominante. Dezesesseis dos 34 QTLs para IF (47,06%), 15 dos 28 QTLs para FF (53,57%) e sete dos 17 QTLs para FM (41,18%) apresentaram interação alélica do tipo sobredominante. O grau médio de dominância foi de sobredominância para os três caracteres.

Estimativas de grau médio de dominância têm mostrado que interação alélica do tipo sobredominância são pouco freqüentes para caracteres relacionados ao florescimento. Moll, Lindsey e Robinson (1964) relataram que as estimativas do nível médio de dominância em gerações avançadas de recombinação indicaram dominância parcial para FM. Soares Filho (1987) citou uma série de trabalhos sugerindo que o principal componente da variância genética para FF e FM é aditivo. Guei e Wasson (1992) constataram que sob condições normais de umidade os efeitos de sobredominância não foram a maior causa da variação para os caracteres FF, FM e IF. Sob condições ideais de umidade o grau médio de dominância para FF foi de sobredominância e

para FM e IF variou de dominância parcial a completa. Silva (2002) constatou a presença de dominância parcial para FF, FM e IF, com grau médio de dominância de 0,60, 0,61 e 0,54 para esses caracteres, respectivamente. Em trabalhos de mapeamento de QTLs Rebaï et al. (1997) observaram predominância de ação gênica aditiva em QTLs mapeados para FF. Khairallah et al. (1998) observaram predominância de efeito aditivos e de dominância parcial em QTLs mapeados para FF, e de dominância parcial em QTLs mapeados para IF. Li et al. (2003) relataram efeito de sobredominância para dois dos três QTLs mapeados para IF sob condições ideais de umidade. Sob estresse os dois QTLs mapeados apresentaram dominância completa. Vargas et al. (2006) observaram a predominância de QTLs com efeito aditivo para IF (cinco dos seis QTLs mapeados apresentaram esse tipo de interação). As estimativas de grau médio de dominância juntamente com os trabalhos de mapeamento sugerem que interação alélica do tipo sobredominância não seria a causa principal da variação alélica.

Na população D a interação alélica mais freqüente entre QTLs mapeados para caracteres relacionados ao florescimento foi de dominância parcial, com 16 dos 45 QTLs apresentando essa interação e o grau médio de dominância variou de parcial a completa concordando com os vários resultados obtidos na literatura. Na população U os efeitos de sobredominância foram mais frequentes para os três caracteres avaliados. Contudo, segundo a literatura, estimativas do grau médio de dominância parecem ser bastante dependentes das populações e das condições ambientes nas quais essas foram avaliadas. Esses fatos poderiam explicar a discrepância do tipo de interação alélica dos QTLs e do grau médio de dominância para os caracteres IF, FF e FM nas duas populações.

As duas linhagens parentais contribuíram com QTLs para expressão dos caracteres relacionados ao florescimento. Na população U prevaleceram QTLs provenientes da linhagem parental mais vigorosa, principalmente em relação a IF onde 24 dos 34 QTLs mapeados (70,59%) originaram-se de L14-04B. Na população D foi constatada a mesma tendência para os caracteres FF e FM, enquanto para o IF metade dos QTLs foram provenientes de cada uma das linhagem parentais. Na população U, QTLs para FF, FM e IF oriundos da linhagem L14-04B apresentaram efeitos mais pronunciados na expressão dos mesmos. Essa tendência foi observada na população D para o caráter FF, enquanto para FM e IF os QTLs apresentaram, em média, efeitos semelhantes.

QTLs relacionados ao florescimento apresentaram, em geral, interação significativa com os ambientes. Na população D, 78,58%, 60,00% e 50,00% dos QTLs para FF, FM e IF, respectivamente, apresentaram interação significativa com o ambiente. Essa porcentagem foi de 64,29%, 70,59% e 79,41%, para os caracteres FF, FM e IF, respectivamente, na população U. Nesta, os QTLs que apresentaram interação significativa com os ambientes explicaram, em média, 1,47%, 1,91% e 1,62% da variação fenotípica para os caracteres FF, FM e IF, respectivamente, e QTLs com interação não-significativa explicaram 2,89%, 5,37% e 3,66% dessa variação para os mesmos caracteres, respectivamente. Na população D, os QTLs que apresentaram interação QTL x ambientes significativa explicaram, em média, 1,78%, 3,41% e 2,66% e QTLs com interação não-significativa explicaram, em média, 4,19%, 5,65% e 4,93%, da variância fenotípica para os caracteres FF, FM e IF, respectivamente.

Os resultados mostraram que a maioria dos QTLs mapeados para caracteres relacionados ao florescimento apresentaram interação significativa com o ambiente, sendo que essa proporção dependeu da população avaliada. Para cada caráter os QTLs de maior efeito foram, em geral, mais estáveis. Essa tendência também foi observada entre populações, ao menos em relação aos caracteres FM e IF. Na população D, QTLs para FM e IF apresentaram, em média, efeitos mais pronunciados e foram, em geral, mais estáveis que aqueles mapeados na população U. Considerando os QTLs mapeados nas duas populações, a porcentagem de QTLs apresentando interação QTL x ambientes significativa foi de 71% para FF e 65% para FM e IF. Para caracteres como PG e prolificidade esse valor foi de 79%. Ribaut et al (1996) mostraram que QTLs estáveis para FF, FM e IF apresentaram, em geral, altos valores de *LOD score* e explicaram grande proporção da variância fenotípica para o caráter. Khairallah et al. (1998) relataram que dos nove QTLs mapeados para IF apenas três apresentaram interação significativa com o ambiente. Os autores não observaram qualquer relação entre proporção da variância explicada pelos QTLs e estabilidades dos mesmos. Sari-Gorla et al. (1999) observaram consistência no mapeamento de QTLs em dois regimes de umidade para o caráter FM, contudo, em relação a IF relataram grande variação no número e posição de QTLs mapeados. Li et al. (2003) relataram que apenas um QTL para IF foi equivalentemente mapeado em duas condições de umidade, contudo, para PG nenhum QTL foi mapeado no mesmo cromossomo para os dois regimes de umidade. Vargas et al. (2006) mapearam seis QTLs para IF dos quais apenas um apresentou interação com o ambiente.

Independente da população ou do caráter avaliado, QTLs com maior efeito tenderam a apresentar maior estabilidade.

2.3.4.4 Mapeamento de QTLs para número de ramificações do pendão

Foram mapeados 12 QTLs para número de ramificações do pendão na população D. Os QTLs estão distribuídos nos cromossomos 1 (dois QTLs), 2 (três QTLs), 4 (quatro QTLs), 7 (dois QTLs) e 8 (um QTL). Na população U foram mapeados 26 QTLs para o caráter, distribuídos nos cromossomos 1 (cinco QTLs), 2 (dois QTLs), 3 (cinco QTLs) e 4 (quatro QTLs), 5 (três QTLs), 7 (um QTL), 8 (três QTLs), 9 (dois QTLs) e 10 (um QTL). Regiões apresentando QTLs mapeados em posições coincidentes para as duas populações foram observadas, principalmente no cromossomo 4 (Tabelas 20 e 21).

O número de QTLs mapeados na população U foi bem maior que aquele observado na população D. Uma tendência de maior variabilidade genética para NRP na população U, uma maior saturação do mapa nessa população e diferenças nos ambientes de avaliação poderiam explicar a discrepância no número de QTLs mapeados entre as duas populações. No presente trabalho o número de QTLs mapeados para NRP é bem maior que aqueles relatados na literatura, e que o sugerido por Mock e Schuetz (1974), os quais, apontaram que cerca de nove fatores seriam responsáveis pela expressão do caráter, sendo, mais concordante com a sugestão proposta por Aguiar (2003), ou seja, a de que vários QTLs distribuídos pelo genoma estariam envolvidos na expressão do caráter. Considerando as duas populações, foram mapeados QTLs para NRP em todos os cromossomos, exceto no 6. Do conhecimento do autor não há relatos de QTLs para NRP mapeados no cromossomo 6. Os cromossomos 2, 4 e 7 (braço curto) apresentam um maior número de relatos de QTLs para NRP (DOEBLEY; STEC; KENT, 1995; JIANG et al., 1999; BERKE; ROCHEFORD, 1999; MICKELSON et al., 2002; LUNDE et al., 2005b; UPADYAYULA et al., 2006) sugerindo que esses cromossomos teriam maior relação com o caráter, enquanto o cromossomo 6 provavelmente teria pouca influência na expressão do NRP.

Na população D, os QTLs mapeados explicaram de 0,09% (*qnrp4a*) a 10,87% (*qnrp2c*) da variância fenotípica. A proporção da variância genética explicada destes QTLs foram de, respectivamente, 0,10% e 11,57%. Na população U, os QTLs explicaram de 0,04% (*qnrp3c*) a 7,97% (*qnrp4c*) da variação fenotípica do caráter. A proporção da variância genética explicada

variou de 0,04% a 8,69%. No total os 12 QTLs mapeados na população D responderam por 32,81% da variância fenotípica e 34,91% da variância genética, enquanto os 26 QTLs mapeados na população U foram responsáveis por 61,33% e 66,80% da variância fenotípica e genética, respectivamente, do caráter.

Os QTLs mapeados apresentaram, em geral, pequeno efeito na expressão do NRP. Na população U, por exemplo, 50% dos QTLs mapeados explicaram menos de 1% da variação fenotípica para o caráter. Na literatura têm-se observado o mapeamento de QTLs com efeito pronunciado para NRP (JIANG et al., 1999; BERKE; ROCHEFORD, 1999; MICKELSON et al., 2002; UPADYAYULA et al., 2006). Esses resultados são concordantes com a expectativa de menor complexidade na expressão do caráter sugerida em alguns trabalhos (MOCK; SCHUETZ, 1974; FLINT-GARCIA et al., 2005). Contudo, nas populações avaliadas no presente trabalho inúmeros QTLs influenciando a expressão do NRP foram mapeados. O material empregado na obtenção das populações D e U é proveniente de germoplasma tropical, tendo, provavelmente, variabilidade maior que aquela observada em outros germoplasmas, particularmente os de clima temperado, essa variabilidade sendo função, principalmente, de QTLs com pequenos efeitos expressos em ambas populações.

Na população D os efeitos aditivos (a) variaram de $-57,08 \times 10^{-2}$ a $40,03 \times 10^{-2}$ e os efeitos dominantes (d) variaram de $-58,81 \times 10^{-2}$ a $78,40 \times 10^{-2}$. A interação alélica predominante nesta população foi do tipo sobredominância, sendo que, dos 12 QTLs mapeados, oito apresentaram sobredominância (66,67%), três dominância parcial e um aditiva. O grau médio de dominância foi de 2,20 indicando sobredominância. Na população U, as estimativas de a variaram de $-64,43 \times 10^{-2}$ a $68,23 \times 10^{-2}$ e de d variaram de $-45,46 \times 10^{-2}$ a $87,13 \times 10^{-2}$. A interação alélica foi de sobredominância, dominância completa, dominância parcial e aditiva para 12, dois, oito e quatro QTLs, respectivamente. O grau médio de dominância (1,01) foi de dominância completa.

Relatos referentes ao grau de dominância para NRP sugerem que efeitos aditivos têm sido mais importantes na expressão do caráter em relação aos efeitos de dominância (GRIFFING, 1948; MOCK; SCHUETZ, 1974; SCHUETZ; MOCK, 1978; STOJSIN; KANNENBERG, 1994; BETRÁN; HALLAUER, 1996; AGUIAR, 2003). Os três QTLs mapeados por Berke e Rocheford (1999) mostraram interação alélica do tipo aditiva ou de dominância parcial. Vidal-Martinez, Clegg e Johnson (2001) relataram que ambos efeitos, aditivos e dominantes, influenciaram a expressão do caráter, contudo os efeitos dominantes foram mais importantes. Na população U o

grau médio de dominância foi de dominância completa indicando que tanto os efeitos aditivos quanto os de dominância foram importantes na expressão do caráter. Na população D os resultados obtidos são concordantes com aqueles relatados por Vidal-Martinez, Clegg e Johnson (2001) com maior influência dos efeitos dominantes na expressão do caráter.

As duas linhagens parentais contribuíram com QTLs para a expressão do caráter NRP, contudo, em ambas populações, cerca de 65% dos QTLs foram oriundos da linhagem parental menos vigorosa. Esses QTLs, em média, tenderam a apresentar efeito mais pronunciado na expressão do caráter que aqueles provenientes das linhagens mais vigorosas, sendo essa diferença ao redor de 10% na população U e de quase 100% na população D. O pendão é uma fonte de dreno e competição por fotoassimilados com a espiga e a redução no seu tamanho, pela seleção para menor número de ramificações, tem sido relacionada ao aumento na produção de grãos (GERALDI, 1977; ANDRADE, 1988). A observação de QTLs com maior efeito na expressão do caráter oriundos de linhagens menos vigorosas poderia, em parte, explicar a menor produção de grãos constatada para as mesmas.

As interações QTL x ambientes foram muito distintas entre populações. Na população D foi observada grande consistência para os QTLs mapeados, sendo que, metade destes apresentaram interação não-significativa com o ambiente. Em contraste, na população U, 21 dos 26 QTLs mapeados (80,77%) apresentaram interação significativa com o ambiente.

Trabalhos com o caráter NRP têm constatado que este apresenta alta herdabilidade. Os altos valores de herdabilidade poderiam estar associados, dentre outros, a uma menor atuação da interação genótipo x ambientes na expressão do caráter (GERALDI; MIRANDA FILHO; VENCOVSKY, 1985; SOUZA Jr.; GERALDI; ZINSLY, 1985; AGUIAR, 2003; FLINT-GARCIA et al., 2005). Jiang et al. (1999) relataram que entre os caracteres PG, prolificidade, FF, FM, IF e NRP, este último apresentou a menor interação genótipo x ambientes. Em trabalhos de mapeamento de QTLs, Mickelson et al. (2002) mapearam seis QTLs para NRP, nenhum dos quais apresentando interação significativa com o ambiente. Os resultados observados na população D são concordantes com os relatos da literatura. Um maior número de QTLs com interação significativa na população U indica que os ambientes onde essa população foi avaliada tiveram maior influência na expressão desses QTLs. Na população U, foram mapeados QTLs que, em média, explicaram menos da variância fenotípica para o caráter em relação àqueles mapeados na população D, e QTLs com menor efeito têm se mostrado menos estáveis para todos

os caracteres avaliados. Para NRP essa relação também foi observada. Na população D, os seis QTLs que apresentaram interação significativa com o ambiente explicaram, em média 1,15% da variância fenotípica, enquanto os demais QTLs explicaram, em média, 4,32% dessa variância. Os quatro QTLs com maior efeito na expressão do caráter foram consistentes entre ambientes para essa população. Na população U, os cinco QTLs com interação não-significativa explicaram, em média, 5,58% da variância fenotípica, enquanto os demais contribuíram, em média, com 1,59% dessa variância. QTLs com efeitos pronunciado como, *qnrp2a* e *qnrp2b*, apresentaram interação significativa, contudo, foram expressos em todos os ambientes, enquanto QTLs de pequeno efeito como *qnrp1a*, *qnrp3b*, *qnrp3c*, *qnrp5b* e *qnrp7*, foram expressos em apenas um ambiente.

2.3.4.5 Mapeamento de QTLs para stay-green

Na população D foram mapeados 20 QTLs para stay-green distribuídos nos cromossomos 1 (um QTL), 2 (dois QTLs), 3 (sete QTLs), 4 (três QTLs), 5 (quatro QTLs), 7 (um QTL), 8 (um QTL) e 10 (um QTL). Na população U foram mapeados 33 QTLs, dos quais 12 (36,36%) foram mapeados no cromossomo 1. Nos cromossomos 2, 3, 5, 6, 8, 9 e 10 foram mapeados seis, dois, cinco, dois, quatro, um e um QTLs, respectivamente. QTLs mapeados em posições coincidentes para ambas populações foram observados para os cromossomos 1, 2, 3, 5 e 8 (Tabelas 22 e 23).

O número de QTLs mapeados foi bem maior na população U. Uma maior saturação do mapa nessa população, diferenças na estrutura genética das populações e nos ambientes de avaliação poderiam explicar a discrepância no número de QTLs mapeados entre as duas populações. Considerando a soma das duas populações, o número de QTLs mapeados para stay-green (53 QTLs) foi o maior dentre os caracteres estudados. Trabalhos na literatura sobre mapeamento de QTLs para este caráter em milho são restritos aos resultados de Beavis et al. (1994). Estes autores mapearam um número bem menor de QTLs para SG, sendo dois no cromossomo 1 e um em cada um dos cromossomos 2, 6, 8 e 9. O número de QTLs mapeados no presente trabalho sugere que o caráter apresenta alta complexidade e que as linhagens parentais foram muito contrastantes para locos que controlam a expressão do mesmo.

Os QTLs mapeados na população D explicaram de 0,05% (*qsg7*) a 8,26% (*qsg3e*) da variância fenotípica do caráter. A proporção da variância genética explicada variou de 0,07% a 10,17%. No total os QTLs responderam por 49,85% e 61,41% da variância fenotípica e genética,

respectivamente. Na população U, a proporção da variância fenotípica explicada pelos QTLs variou de 0,04% (*qsg5e*) a 6,71% (*qsg8a*), e a proporção da variância genética explicada pelos QTLs variou de 0,05% a 8,57%. Os 33 QTLs mapeados explicaram 50,13% da variância fenotípica e 63,98% da variância genética total. Apesar da diferença no número de QTLs mapeados nas duas populações a proporção da variância fenotípica total explicada em ambas populações foi praticamente a mesma. Essa equivalência evidencia que QTLs mapeados na população D apresentaram maior magnitude. Nessa população os QTLs mapeados explicaram, em média, por 2,49%, enquanto na população U os QTLs explicaram, em média, 1,52% da variação fenotípica do caráter.

Os QTLs mapeados para SG apresentaram, em geral, pequeno efeito. Na população D, apenas dois QTLs explicaram mais de 5% da variância fenotípica do caráter. Vinte e sete dos 33 QTLs mapeados na população U (81,82%) explicaram menos de 2% da variância fenotípica para SG. Em outras espécies como o sorgo, (CRASTA et al., 1999; SUBUDHI; ROSENOW; NGUYEN, 2000; KEBEDE et al., 2001; HAUSSMANN et al., 2002), em trigo (VERMA et al., 2004) e em arroz (TOOJINDA et al., 2003; JIANG et al., 2004), têm sido mapeados QTLs de grande efeito na expressão do caráter, explicando mais de 20% da variância fenotípica para stay-green, destacando-se um QTL mapeado por Toojinda et al. (2003), que explicou 72,0% da variância fenotípica para SG. Os resultados obtidos no presente trabalho revelam uma maior complexidade do caráter em milho comparativamente às espécies citadas acima, ou, ao menos, em relação às populações avaliadas. Mesmo sendo escassos os trabalhos investigando a herança do caráter stay-green em milho, a constatação de que a expressão do mesmo parece ser fortemente influenciada pelas condições ambientais e que, este tende a apresentar herdabilidade mediana, são comportamentos típicos de caracteres que apresentam alta complexidade. A hipótese de que um grande número de QTLs, com pequeno efeito individual, estariam envolvidos na determinação do caráter stay-green em milho, é sugerida pelos resultados obtidos no presente estudo.

Os efeitos aditivos (*a*) dos QTLs variaram de $-11,09 \times 10^{-2}$ a $12,95 \times 10^{-2}$ na população D e de $-8,05 \times 10^{-2}$ a $5,74 \times 10^{-2}$ na população U. Os efeitos de dominância (*d*) variaram de $-14,25 \times 10^{-2}$ a $12,79 \times 10^{-2}$ na população D e de $-8,09 \times 10^{-2}$ a $11,27 \times 10^{-2}$ na população U. O Grau médio de dominância para o caráter foi de 1,69 e 1,88 para as populações D e U, respectivamente, indicando sobredominância em ambas populações. Na população D, foram mapeados dois QTLs

com efeito aditivo, quatro com dominância parcial, cinco com dominância completa e nove com sobredominância. Na população U foram mapeados um QTL com efeito aditivo, nove com dominância parcial, seis com dominância completa e 17 com sobredominância.

Os resultados obtidos sugerem que ambos efeitos, aditivos e dominantes, são importantes na expressão do caráter, com maior predominância para efeitos de dominância. As estimativas do grau médio de dominância e do tipo de interação alélica dos QTLs mapeados no presente trabalho são pouco passíveis de comparação, visto as limitadas informações disponíveis na literatura referentes ao mapeamento de QTLs para stay-green em milho. Os resultados obtidos por Beavis et al. (1994) revelaram que os efeitos aditivos foram, em geral, superiores aos efeitos de dominância. Em trabalhos envolvendo culturas como sorgo e arroz tem sido relatado QTLs com pronunciado efeito aditivo ou de dominância parcial (SUBUDHI; ROSENOW; NGUYEN, 2000; ABDELKHALIK et al., 2005).

Em trabalho utilizando o delineamento II para estudar a herança de vários caracteres Lee, Ahmadzadeh e Tollenaar (2005) relataram predominância dos efeitos aditivos na expressão do caráter em milho. Em culturas como sorgo, os efeitos de dominância têm prevalecido (WALULU et al., 1994; VAN OOSTEROM; JAYACHANDRAN; BIDINGER, 1996; SUBUDHI; ROSENOW; NGUYEN, 2000). No presente trabalho ambas populações apresentaram grau médio de dominância do tipo sobredominância. Contudo, como mencionado por Mangolin et al. (2004) interação alélica de sobredominância verdadeira é rara, e poderia ser função da existência de QTLs ligados com efeitos de dominância completa e/ou parcial. Assim, a saturação dos mapas desenvolvidos para essas populações poderia auxiliar no melhor entendimento desses efeitos.

Os QTLs mapeados para stay-green foram oriundos de ambas linhagens parentais. Na população D, oito QTLs são oriundos da linhagem L20-01F (que apresentou média para o caráter de 2,2), e 12 foram originários da linhagem L02-03D (com nota média de 4,2). Na população U, dois terços dos QTLs mapeados foram oriundos da linhagem L14-04B, que apresentou maior senescência (nota média de 4,2) e 11 QTLs foram provenientes de L08-05F (stay-green médio de 2,2). Observa-se que, em ambas populações, as linhagens mais vigorosas apresentaram menor expressão do caráter, mas contribuíram com um maior número de QTLs para o mesmo. Contudo, esses QTLs foram, em média, de menor efeito em relação aqueles provenientes da linhagem menos vigorosa. A expressão do caráter stay-green mostrou ser muito influenciado por fatores ambientais, e como mencionado anteriormente, QTLs de menor efeito tendem a ser mais

influenciados pelo ambiente. Esses resultados poderiam explicar a menor expressão do caráter nas linhagens mais vigorosas, mesmo estas apresentando maior número de QTLs para stay-green.

Quatorze dos 20 QTLs mapeados na população D (70,00%), e 29 dos 33 QTLs mapeados na população U (87,88%) apresentaram interação QTL x A significativa. Em todos os ambientes foi expresso ao menos um QTL, sendo que, os efeitos de um QTL foram detectados no máximo em cinco ambientes. Na população D os seis QTLs com interação não-significativa explicaram, em média, 4,86% da variância fenotípica, os demais QTLs explicaram, em média, 1,48% dessa variância. Resultados semelhantes foram observados na população U onde QTLs apresentando interação não-significativa com o ambiente explicaram, em média, 4,13% da variância fenotípica, ao passo que os demais QTLs responderam, em média, por 1,16% dessa variância.

Os resultados mostraram que a expressão dos QTLs mapeados foi fortemente influenciada pelas condições ambientais. Esses resultados concordam com aqueles apresentados por Walulu et al. (1994) que observaram forte influência do ambiente na expressão do caráter SG em sorgo. Ainda, QTLs com maior influência na expressão do caráter apresentaram maior estabilidade. Uma maior estabilidade dos QTLs mapeados na população D, comparativamente aqueles mapeados na população U, poderia ser função desses apresentarem maior efeito individual. Nessa população os 20 QTLs mapeados explicaram, em média, 2,49% da variância fenotípica para stay-green, enquanto na população U os 33 QTLs responderam, em média, por 1,52% da variância fenotípica para o caráter. Em sorgo, Kebede et al. (2001) observaram que um QTL com grande efeito foi consistentemente detectado em vários ambientes.

A exceção do trabalho conduzido por Beavis et al. (1994), não há relatos na literatura a respeito de estudos com mapeamento de QTLs envolvidos na expressão do caráter stay-green em milho. Pela importância do caráter, estudos que possibilitem investigar sua herança são de grande importância para o entendimento dos mecanismos que controlam a expressão do mesmo e, conseqüentemente, no desenvolvimento de estratégia de melhoramento mais apropriada a sua exploração.

2.3.4.6 Coincidência de QTLs mapeados para os diferentes caracteres

Nas duas populações avaliadas foram constatadas regiões genômicas de coincidências entre as posições de vários QTLs mapeados para os diferentes caracteres. Na população D, o

número de QTLs identificados em regiões genômicas coincidentes para cada par de caracteres variou de um (PG e IF, PROL e NRP, FF e NRP, FF e SG e NRP e SG) a nove (PG e PROL). No total, 32 regiões genômicas apresentaram coincidências nas posições de QTLs mapeados para ao menos dois caracteres. Essas regiões distribuíram-se da seguinte forma: três no cromossomo 1, cinco no cromossomo 2, sete no cromossomo 3, cinco no cromossomo 4, cinco no cromossomo 5, duas no cromossomo 6, duas no cromossomo 8, duas no cromossomo 9 e uma no cromossomo 10. O número de regiões coincidentes em cada cromossomo está de acordo com o número de QTLs mapeados por cromossomo (maior para os cromossomos 2, 3, 4 e 5). Não foram constatadas regiões coincidentes no cromossomo 7, provavelmente em função do pequeno número de QTLs mapeados nesse cromossomo (três QTLs apenas). Algumas regiões mapearam QTLs influenciando vários caracteres. No cromossomo 4, entre as marcas *umc1550* e *dupssr34* (bin 4.03-4.07), foram mapeados QTLs para PROL, IF, NRP e SG. O cromossomo 8 apresentou uma região, entre as marcas *bnlg1812* e *bnlg240* (bin 8.05-8.06), em que foram mapeados QTLs para PG, IF, FF e NRP (Tabelas 24 e 25).

O maior número de QTLs mapeados na população U (177) propiciou a identificação de um número bem maior de regiões coincidentes que na população D. Foram identificadas 52 regiões influenciando ao menos dois caracteres simultaneamente. Essas regiões foram distribuídas da seguinte forma: cromossomos 1 e 2, em praticamente toda a extensão dos mesmos, cromossomo 3 (quatro regiões), 4 (três regiões), 5 (cinco regiões), 7 (três regiões), 8 (cinco regiões), 9 (duas regiões) e 10 (uma região). No cromossomo 6, onde foram mapeados apenas três QTLs, não foram constatadas regiões coincidentes entre QTLs. Regiões influenciando vários caracteres podem ser observadas em diversas posições genômicas tais como, no cromossomo 1, entre as marcas *umc1021* e *bnlg2238* (bin 1.03-1.04), *umc2025* e *umc1601* (bin 1.05), *umc1431* e *phi120* (bin 1.09-1.11) e *bnlg2238* e *umc2025* (bin 1.04-1.05), no cromossomo 4, entre as marcas *dupssr34* e *bnlg2244* (bin 4.07-4.08), no cromossomo 8, entre as marcas *phi119* e *umc1034* (bin 8.02-8.03) e no cromossomo 9, entre as marcas *bnlg430* e *umc1107* (bin 9.03-9.04). O número de QTLs identificados em regiões genômicas coincidentes para cada par de caracteres variou de um (PG e FM) a 13 (FF e IF). Fixando-se um determinado caráter, observa-se que o maior número de regiões de coincidências foram entre PG e IF (nove regiões), PROL e IF ou SG (nove regiões), IF e FF (13 regiões), FF e IF (13 regiões), FM e FF (nove regiões), NRP e SG (10 regiões), e SG e IF (12 regiões) (Tabelas 26 e 27).

Os resultados apresentados na Tabela 9 mostraram que vários pares de caracteres apresentaram correlação genética significativa. O caráter PG apresentou correlação genética significativa com a maioria dos caracteres exceto NRP e IF, sendo essa correlação mais pronunciada com prolificidade. A análise das regiões de coincidências entre QTLs mostrou que, na soma dos resultados das duas populações, QTLs para PG apresentaram maior coincidência de posições com QTLs para prolificidade (16 regiões) e menor coincidência com QTLs para NRP (cinco regiões). Na população D, quase 50% dos QTLs para prolificidade foram mapeados em posições equivalentes a QTLs mapeados para PG. O caráter IF apresentou maior correlação com FF e, concordantemente, o maior número de regiões contendo QTLs coincidentes com as posições dos QTL mapeados para IF foi observado para o caráter FF (16 regiões). Os caracteres FF e FM, que mostraram a maior correlação genética dentre todos os pares de caracteres avaliados, apresentaram 16 regiões com QTLs coincidentes. Cerca de 43% dos QTLs para FF na população D foram mapeados na mesma região de QTLs para FM. O caráter NRP apresentou correlação genética baixa e não-significativa com os demais caracteres e as posições dos QTLs mapeados para NRP foi, em geral, pouco coincidente com os QTLs mapeados para os demais caracteres. O maior valor de correlação genética para NRP foi com IF na população U (0,25), concordantemente, nessa população foi observado um maior número regiões coincidente para QTLs relacionados a NRP com o caráter IF. O caráter stay-green só apresentou correlação genética significativa com os caracteres PG (população D) e IF (população U). Considerando os resultados das duas populações, foram mapeados 11 e 15 QTLs para SG em posições coincidentes aos dos QTLs mapeados para PG e IF, respectivamente. Contudo, alguns resultados discrepantes são constatados. Na população U, a correlação genética entre PG e FM foi alta (-0,74), entretanto, apenas uma região foi coincidente entre QTLs mapeados para ambos os caracteres. Da mesma forma, o caráter prolificidade não mostrou correlação genética significativa com NRP e SG, contudo, sete e 13 regiões genômicas foram coincidentes entre QTLs mapeados para prolificidade e NRP ou SG, respectivamente, apesar de na população D apenas uma região ter sido coincidente entre QTLs mapeados para prolificidade e NRP.

Segundo Tuberosa et al. (2002) a co-localização de dois picos de QTLs pode ser função de: a) dois genes estritamente ligados modulam a expressão de caracteres diferentes; b) um gene com função simples que levaria a uma seqüência de eventos casualmente relacionados (pleiotropia); c) um gene com efeito em dois ou mais caracteres independentes um do outro

(pleiotropia); e d) dois genes estreitamente ligados com efeitos nos mesmos dois ou mais caracteres (pleiotropia e ligação atuando conjuntamente). Pleiotropia e ligação gênica são as causas da correlação genética entre caracteres e, como relatado por Falconer e Mackay (1996), a observação de correlação entre diferentes caracteres, poderia ser função de um mesmo QTL estar afetando mais de uma característica simultaneamente.

Em milho, Edwards, Stuber e Wendel (1987) relataram uma simples região influenciando pelo menos 78 caracteres. Jiang et al. (1999) mapearam QTLs para produção de grãos FM, FF, IF e NRP e constataram que clusters de QTLs formam a base genética para a correlação entre esses caracteres no material avaliado. Silva (2002) estudando inúmeros caracteres, dentre os quais, PG, PROL, FF, FM e IF, observou que dez marcadores apresentaram significância simultânea para todos os caracteres, pois para caracteres correlacionados, grande parte dos marcadores que apresentaram significância foram comuns a ambos caracteres, verificando que entre caracteres que apresentavam alta correlação foram constatados muitos marcadores comuns, e caracteres com baixa correlação apresentavam poucos marcadores em comum. Contudo, assim como no presente trabalho, também foram observados caracteres apresentando baixa correlação tendo, entretanto, muitos marcadores comuns. Segundo o autor, esses resultados poderiam indicar que: i) os pares de caracteres com correlação elevada têm locos comuns devido a pleiotropia ou a sua proximidade física; ii) os caracteres que possuem correlação baixa e alto número de locos comuns, podem ter locos próximos e ligados ao mesmo marcador, sendo que estes locos não estão relacionados entre si; e iii) o desequilíbrio de ligação pode reduzir ou aumentar a correlação entre caracteres.

Upadyayula et al. (2006) citaram que uma das razões para a não detecção de QTLs comuns entre caracteres significativamente correlacionados poderia ser a limitação dos modelos de mapeamento de QTLs em explicar toda a fração da variância genética para os caracteres. Considerando que a correlação entre dois caracteres seja função de um grande número de QTLs de pequeno efeito, os quais poderiam ser responsáveis por uma grande proporção da variação para os caracteres de interesse, seria necessário um grande número de progênies e modelos estatísticos mais poderosos para que esses QTLs fossem mapeados. No presente caso a fração da variância genética explicada pelos QTLs mapeados variou de 34,64% (FF, população D) a 90,50% (IF, população U), o que poderia explicar, em parte, resultados discrepantes como aquele observado para PG e FM na população U.

A metodologia empregada no presente trabalho não distingue se QTLs coincidentes para diferentes caracteres são, na realidade, um único QTL de efeito pleiotrópico ou dois ou mais QTLs ligados controlando caracteres diferentes. Tuberosa et al. (2002) relataram que efeitos de ligação poderiam ser distinguidos de efeitos pleiotrópicos sempre que uma resolução do mapa seja melhorada (aumentando o número de progênies e/ou marcas na região de interesse), levando a identificação de progênies recombinantes para os dois caracteres associados. A não-identificação de progênies recombinantes poderia levar ao entendimento de que a causa da associação é a pleiotropia. A prova final de pleiotropia pode ser obtida com a clonagem e manipulação de genes envolvendo o QTL em questão. Em relação a associação entre PG e prolificidade, por exemplo, alguns resultados têm indicado que efeitos aditivos pleiotrópicos parecem ser importantes na associação desses caracteres (ROBINSON; COMSTOCK; HARVEY, 1949; SOUZA Jr., GERALDI; ZINSLY, 1985; HOLTHAUS; LAMKEY, 1995; AGUIAR, 2003). Uma maior saturação dos mapas empregados no presente trabalho, principalmente nas regiões onde foram mapeados QTLs coincidentes para vários caracteres poderia ajudar a distinguir se a associação entre caracteres seria função de QTLs ligados ou QTLs com efeitos pleiotrópicos.

2.3.4.7 Concordância de QTLs mapeados em diferentes populações

A correspondência entre posições de QTLs mapeados para cada caráter em diferentes populações foi obtida pela coincidência nas posições dos bins cromossômicos. A constatação da coincidência de posição para um ou mais QTLs sendo mapeados em diferentes trabalhos, referentes ao mesmo caráter, sugere que estes, provavelmente, seriam um mesmo QTL. Para auxiliar nas comparações, foi utilizado o banco de dados do “*Maize Genetics and Genomics Database*” referentes ao mapeamento de QTLs na cultura do milho catalogados até outubro de 2006, e que pode ser obtido no sítio <http://www.maizegdb.org>.

Vários QTLs para produção de grãos foram mapeados em posições coincidentes entre as duas populações. Os bins que apresentaram coincidência foram: 1.11, 2.01-2.03, 2.05, 2.08, 3.07-3.08 e 8.02-8.04 (Tabelas 10 e 11). Três QTLs estão concentrados no cromossomo 2 ao redor do bin 2.02. Nesse bin, um QTL para PG foi descrito por Melchinger; Utz e Schön (1998). Trabalhos mapeando QTLs com coincidência de posição para uma e/ou outra população foram

relatados no cromossomo 1 bins 1.02, 1.10 e 1.11, cromossomo 2 bins 2.00, 2.02, 2.03, 2.04, 2.05, 2.07, 2.08 e 2.09, cromossomo 3 bins 3.04, 3.05, 3.06, 3.07 e 3.08, cromossomo 4 bins 4.06, 4.07, 4.08 e 4.10, cromossomo 5 bins 5.03, 5.04, 5.06 e 5.07, cromossomo 8 bins 8.02, 8.03, 8.05, 8.06 e 8.07, cromossomo 9 bins 9.01, 9.03 e 9.04 e cromossomo 10 bins 10.01, 10.02 e 10.07 (BEAVIS et al., 1994; AJMONE-MARSAN et al., 1995; AGRAMA; MOUSSA, 1996; AJMONE-MARSAN et al., 1996; KOZUMPLIK et al., 1996; VELDBOOM; LEE, 1996; RIBAUT et al., 1997; AUSTIN; LEE, 1998; MELCHINGER; UTZ; SCHÖN, 1998; TUBEROSA et al., 2002; LI et al., 2003; LIMA et al., 2006).

Regiões coincidentes de QTLs mapeados para o caráter prolificidade nas duas populações avaliadas foram observadas nos bins 1.10-1.11, 2.01-2.04, 3.09, 4.07, 5.02-5.03, 5.05, e 8.02-8.03 (Tabelas 12 e 13). Trabalhos mapeando QTLs para prolificidade em posições coincidentes àquelas relatadas em ao menos uma das populações do presente estudo foram publicados para os bins 1.01-1.02, 1.03, 1.06, 1.10, 2.01, 2.02, 2.03, 2.04, 3.04, 3.05, 3.08, 4.05, 5.05, 5.07-5.08, 8.02-8.03 e 8.07-8.08 (VELDBOOM; LEE; WOODMAN, 1994; AGRAMA; MOUSSA, 1996; AUSTIN; LEE, 1996; VELDBOOM; LEE, 1996; RIBAUT et al., 1997; AUSTIN; LEE, 1998; LI et al., 2003; LIMA et al., 2006).

Para o caráter intervalo entre florescimentos, as coincidências nas posições dos QTLs mapeados entre as duas populações ocorreram nos bins 1.08-1.10, 2.08, 3.06, 3.09-3.10 e 4.06-4.07 (Tabelas 14 e 15). Em trabalhos de mapeamento para o caráter, QTLs em posições coincidentes àquelas relatadas em ao menos uma das populações do presente estudo foram observados no cromossomo 1 bins 1.01, 1.07 e 1.08, cromossomo 2 bins 2.02, 2.03, 2.07 e 2.08, cromossomo 5 bin 5.03, cromossomo 6 bins 6.03 e 6.05, cromossomo 8 bin 8.03 e cromossomo 10 bin 10.04 (VELDBOOM; LEE; WOODMAN, 1994; VELDBOOM; LEE, 1996; AGRAMA; MOUSSA, 1996; RIBAUT et al., 1996; KHAIRALLAH et al., 1998; LI et al., 2003).

Coincidências para as duas populações nas posições dos bins cromossômicos para QTLs relacionados ao caráter florescimento feminino ocorreram apenas para as posições 1.07-1.08, 2.02, 5.04-5.05 e 6.01 (Tabelas 16 e 17). Relatos do mapeamento de QTLs com coincidência de posição para uma e/ou outra população foram descritos para o cromossomo 1 bins 1.01, 1.03, 1.07-1.09, 1.08 e 1.10, cromossomo 2 bin 2.04, cromossomo 3 bins 3.06 e 3.09, cromossomo 4 bins 4.05 e 4.06, cromossomo 5 bins 5.03, 5.04 e 5.06, cromossomo 6 bin 6.01, cromossomo 8 bins 8.03, 8.05 e 8.06, cromossomo 9 bins 9.03, 9.04, 9.05 e 9.06 e cromossomo 10 bins 10.03 e

10.03-10.06 (ABLER; EDWARDS; STUBER, 1991; RIBAUT et al., 1996; REBAÏ et al., 1997; KHAIRALLAH et al., 1998; CHARDON et al. 2005).

QTLs apresentando coincidência nas posições de mapeamento em ambas populações para o caráter florescimento masculino foram observados nos bins cromossômicos 1.07-1.10, 3.08-3.09, 4.07 e 5.04 (Tabelas 18 e 19). Trabalhos relatando o mapeamento de QTLs com coincidência de posição em relação a uma ou a ambas populações avaliadas foram descritos para o cromossomo 1 bins 1.03, 1.06, 1.07 e 1.11, cromossomo 2 bins 2.08 e 2.09, cromossomo 5 bin 5.03, cromossomo 8 bin 8.05, cromossomo 9 bins 9.04, 9.05, 9.06 e 9.07 e cromossomo 10 bin 10.06 (KOESTER; SISCO; STUBER, 1993; CIMMYT, 1994; BERKE; ROCHEFORD, 1995; KOZUMPLIK et al., 1996; RIBAUT et al., 1996; CHARDON et al., 2005).

Poucos QTLs para número de ramificações do pendão foram mapeados em posições coincidentes para as duas populações. Os bins apresentando coincidência foram observados apenas nos cromossomos 4 (bins 4.07 e 4.10) e 8 (bin 8.05-8.06) (Tabelas 20 e 21). Alguns trabalhos têm mapeado QTLs para NRP com coincidência de posição para ao menos uma das populações avaliadas no presente trabalho. Mickelson et al. (2002) mapearam QTLs para NRP nos bins 1.01-1.02, 2.02, 2.05-2.06, 2.07-2.08, 3.05 e 4.08, e Upadyayula et al. (2006) nos bins 4.05 e 7.00. Lunde et al. (2005b) relataram a presença de dois QTLs no cromossomo 7 (bin 7.00) responsável pelo número de ramificações do pendão.

Relatos do mapeados de QTLs para stay-green são apresentados no trabalho conduzido por Beavis et al. (1994). Dos QTLs mapeados pelos autores, quatro (bins 1.03, 2.03, 6.07 e 8.03) foram mapeados em bins coincidentes com aqueles relatados em ao menos uma das populações do presente estudo. Entre as populações D e U coincidências nas posições dos QTLs ocorreram para os bins 1.08-1.09, 2.02-2.03, 2.05, 3.06-3.08, 5.03-5.05, 5.07-5.08 e 8.02-8.03 (Tabelas 22 e 23).

Os resultados revelaram que algumas regiões genômicas apresentaram maior correspondência na comparação dos diferentes estudos. QTLs como aqueles mapeados ao redor dos bins 3.07 (*qpg3e*, *qpg3*), 5.03 (*qpg5a*) e 8.03-8.05 (*qpg8a* e *qpg8b*) para produção de grãos, bins 1.10 (*qpro11*, *qpro11g*) e 2.04 (*qpro12d*, *qpro12c*) para prolificidade, bins 1.08 (*qif1*, *qif1h* e *qif1i*), 2.07-2.08 (*qif2a*, *qif2b*, *qif2c*, *qif2g*) e 6.05 (*qif6c*) para intervalo entre florescimentos, bins 5.04 (*qff5b*) e 6.01 (*qff6*, *qff6a* e *qff6b*) para florescimento feminino, bins 1.07 (*qfm1a*, *qfm1d*) e 9.07 (*qfm9a*, *qfm9b* e *qfm9c*) para florescimento masculino, bins 2.08 (*qnrp2c*) e 7.00 (*qnrp7a*)

para número de ramificações de pendão e bins 3.08 (*qsg3e*, *qsg3b*) e 8.03 (*qsg8*, *qsg8c* e *qsg8d*) para stay-green, foram mapeados em diversas populações. Considerando os 20% dos QTLs com maior efeito na população U, em todos os caracteres foi observado que a maioria desses QTLs foram mapeados em regiões coincidentes para mais de uma população. Na população D essa relação ocorreu para os caracteres produção de grãos, florescimento masculino e número de ramificações do pendão. O QTL mapeado para produção de grãos no cromossomo 8 na posição 16,83 cM e 32,58 cM, nas populações D e U, respectivamente, apresentou um dos maiores efeitos na expressão do caráter. Esse QTL foi mapeado entre os bins 8.02-8.03 onde vários QTLs para PG foram mapeados (AGRAMA; MOUSSA, 1996; MELCHINGER; UTZ; SCHÖN, 1998; TUBEROSA et al., 2002). Ajmone-Marsan et al. (1995) relataram que QTLs com grandes efeitos apresentaram consistência entre populações.

Apesar de várias regiões genômicas apresentarem congruência com outros estudos, a maioria dos QTLs mapeados no presente trabalho não apresentou correspondência com nenhum outro estudo. Fatores como: i) fontes das linhagens parentais; ii) tipos de progênies; iii) efeitos da interação genótipo x ambientes; iv) diferenças no tamanho amostral; v) polimorfismo na população estudada; vi) saturação do mapa de ligação; vii) diferenças no conjunto de marcadores; viii) limitado poder de detecção de QTLs de pequeno efeito pelos métodos de mapeamento; e ix) diferenças de germoplasmas, têm sido citadas como causas das diferenças nas posições de QTLs mapeados nos diversos trabalhos (STUBER, 1995; RAGOT et al., 1995; RIBAUT et al., 1996; AJMONE-MARSAN et al., 1996; FROVA et al., 1999; AUSTIN; LEE; VELDBOOM, 2001; MANGOLIN et al., 2004). O QTL para IF localizado no bin 6.05, denominado por Ribaut et al (1996) como QTL “universal”, por exemplo, foi mapeado na população D mas não na população U. Segundo os autores, resultados dessa natureza podem ser devidos a não-segregação para o QTL na população avaliada.

Um importante aspecto a respeito da eficiência do uso de QTLs na seleção assistida por marcadores (MAS) é a congruência das posições dos QTLs entre diferentes populações (UPADYAYULA et al., 2006). Corriqueiramente a maior limitação dos programas de MAS é a “instabilidade” da expressão dos QTLs entre diferentes ambientes e entre diferentes “backgrounds” genéticos (RIBAUT; HOISINGTON, 1998). Dessa forma, o desafio para programas de MAS é prever os genótipos com alelos que possam ser ranqueados como elites, para que se utilize a informação genética existente, a partir de diferentes procedimentos sem a

necessidade do mapeamento de QTLs em novos cruzamentos, atividade que consome muito tempo e recursos financeiros (VARGAS et al., 2006). Assim, a identificação e caracterização de QTLs estáveis em diferentes condições ambientais e para diferentes “backgrounds” genéticos, representa um elemento chave para o sucesso da abordagem da MAS.

2.3.5 Considerações gerais

A maioria dos caracteres de interesse no melhoramento de plantas, tais como os avaliados no presente trabalho, apresentam variação quantitativa. Geralmente, admite-se que essa variação resulta da segregação de múltiplos genes, sendo sua expressão dependente de fatores ambientais. Essa constatação gera grandes dificuldades nos trabalhos de melhoramento, visto que o desempenho de um determinado fenótipo reflete apenas parcialmente seu valor genético. Em função dessa complexidade, sofisticadas estratégias de avaliação e seleção têm sido desenvolvidas, principalmente com base em parâmetros genéticos estimados nas populações de interesse. A implementação dessas técnicas tem gerado informações úteis a respeito dos caracteres quantitativos, no desenvolvimento e no melhoramento genético dos mesmos. Contudo, esses métodos consideram o genótipo como um todo, dificultando estimativas mais realistas da arquitetura desses caracteres, como o número de genes e seus efeitos individuais. A partir dos anos 1980, o desenvolvimento das técnicas de marcadores moleculares permitiu identificar regiões genômicas (QTLs) envolvidas na variação de um grande número de caracteres, e estimar seus efeitos. Mesmo que a maioria dos genes responsáveis pela expressão dos caracteres seja desconhecido é possível com essa abordagem usar a associação marcador-QTL para identificar fenótipos que tenham alelos favoráveis.

A primeira metodologia desenvolvida para mapear regiões de interesse foi o mapeamento de marcas simples (single-marker analysis), que consiste na associação da expressão do QTL à presença de um marcador, sendo realizadas análises para cada marcador separadamente. Vários procedimentos estatísticos podem ser utilizados, como o teste t , análise de variância, regressão linear simples ou método da máxima verossimilhança (ZENG, 1994; DOERGE; ZENG; WEIR, 1997; BEARZOTI, 2000). Contudo, essa abordagem apresenta várias limitações como a caracterização do número real de QTLs, dos seus efeitos e posição. Com o crescente interesse no uso das informações advindas do mapeamento de QTLs, estratégias de mapeamento mais

robustas têm sido constantemente desenvolvidas, como o mapeamento por múltiplos intervalos (KAO; ZENG; TEASDALE, 1999) que considera os efeitos epistáticos envolvidos na expressão do caráter, ou o mapeamento por intervalos composto expandido para múltiplos caracteres ou ambientes (JIANG; ZENG, 1995), que permite analisar múltiplos caracteres correlacionados ou ainda analisar um único caráter em múltiplos ambientes, visando estudar a interação QTL x ambientes, e tem demonstrado ser uma ferramenta muito poderosa no mapeamento de QTLs. Essas estratégias têm levado a obtenção de informações cada vez mais realistas sobre a constituição genética dos caracteres e sobre as interações influenciando sua expressão.

Apesar dos altos valores adotados (limite crítico ou “*threshold*”) para que um QTL fosse considerado existente (LOD *score* de 6,48 ou 5,72 e 5,77, para as populações D e U, respectivamente), o número de QTLs mapeados no presente trabalho foi, em geral, bem maior que aqueles relatados na literatura referentes aos mesmos caracteres avaliados neste estudo. O grande número de QTLs mapeados é função da diversidade genética das linhagens parentais, da acurácia na tomada de dados, como observado pelos altos valores de herdabilidade, do número razoável de marcadores empregados, que possibilitou a construção de mapas relativamente saturados e cobrindo grande parte do genoma do milho, e, principalmente, do grande poder de detecção de QTLs associado ao modelo de mapeamento empregado no presente trabalho. Khairallah et al. (1998) utilizaram o mesmo modelo de mapeamento empregado neste estudo, para mapear QTLs em diversos caracteres de milho. O grande número de QTLs mapeados (40), em relação a estudos anteriores foi atribuído ao tamanho da população utilizada (472 F_{2.3}), e ao aumento do poder de detecção de QTLs com o uso do mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes (mCIM). Segundo os autores, de acordo com a teoria e resultados de simulação, o poder de detecção de QTLs é função do coeficiente de herdabilidade e do tamanho populacional. Ainda, o mCIM tem vantagens em relação ao mapeamento por intervalo composto (CIM) pois: i) detecta a interação de um específico QTL com o ambiente; ii) o teste de hipótese apresenta um alto poder estatístico; e iii) apresenta uma menor variância amostral para estimação de parâmetros.

O grande número de QTLs mapeados propiciou identificar boa parte da variância genética dos caracteres (variando de 34,64% para FF na população D, a 90,50% para IF na população U). Pela análise desses valores, constata-se que o número de QTLs detectados é apenas uma amostra do número real de locos que governam a expressão desses caracteres. O tamanho da amostra, o

número e a densidade de marcadores, a interação genótipo x ambientes, o delineamento experimental, a metodologia de análise estatística e a própria limitação em relação a interpretação genética dos dados experimentais, são alguns dos fatores que contribuem para a dificuldade em se mapear todos os QTLs que governam um caráter. Caso dois ou mais QTLs esteja intimamente ligados, esses podem ser considerados como um só se os mesmos estiverem ligados em associação (todos os locos aumentam a expressão do caráter) ou podem não ser detectados se estiverem associados em dispersão. Segundo Falconer e Mackay (1996) todas as estimativas de número de QTLs são estimativas mínimas do número verdadeiro de locos que afetam o caráter por três razões: (i) os experimentos têm poder limitado para separar locos muito próximos; (ii) sempre devem existir locos com efeito tão pequeno que só seriam detectados por experimentos com número elevado de genótipos e; (iii) locos mapeados são aqueles contrastantes para o específico material avaliado. Outros locos seriam provavelmente detectados para outros cruzamentos.

Foram constatadas inúmeras regiões genômicas coincidentes entre as posições de vários QTLs mapeados para os diferentes caracteres. Algumas regiões mapearam QTLs influenciando inúmeras características, justificando a presença de correlação genética significativa observada para vários pares de caracteres. A congruência na posição dos QTLs mapeados refletiu, como esperado, a relação entre os caracteres, uma vez que, em geral, caracteres com maior correlação apresentaram maior número de QTLs mapeados em regiões coincidentes. Como mencionado por Silva (2002), distorções nessa relação poderiam ser função de mesmo que dois caracteres apresentem correlação baixa tenham locos próximos e ligados ao mesmo marcador mas estes locos não estejam relacionados entre si.

As informações advindas dos estudos de mapeamento de QTLs oferecem novas possibilidades para seleção, e vários procedimentos têm sido propostos para incluir a informação de marcadores moleculares em esquemas de melhoramento, tais como na Seleção Assistida por Marcadores (MAS) (FRANCIA et al., 2005). O emprego da MAS em programas de melhoramento tem demonstrado relativa eficiência na introgressão, via retrocruzamento, de caracteres mendelianos ou de QTLs com efeito pronunciado na expressão dos caracteres, sendo esta estratégia rotineiramente usada em muitos programas de melhoramento (JEFFERIES et al., 2003; TIAN et al., 2003; CHARCOSSET; MOREAU, 2004; LANGELLA et al., 2004; THABUIS et al., 2004). Em contrapartida, as aplicações da MAS para caracteres quantitativos

são bem documentadas em estudos teóricos, todavia, poucos exemplos relatando sua eficiência têm sido publicados (STUBER; SISCO, 1991; YOUSEF; JUVIK, 2001). A utilização das informações advindas do mapeamento de QTLs é limitada por vários fatores, principalmente pela inconsistência com que esses QTLs são mapeados em diferentes estudos. Dentre as causas mais prováveis da inconsistência das informações provenientes do mapeamento de QTLs, a mais citada é a interação QTL x ambientes (BEAVIS et al., 1994; RAGOT et al., 1995; STUBER, 1995; RIBAUT et al., 1996; AJMONE-MARSAN et al., 1996; AUSTIN; LEE; VELDBOOM, 2001).

Tuberosa et al. (2005) relataram que sob uma visão estrita de melhoramento, a aplicação da MAS para o melhoramento da tolerância a estresse abiótico tem sido tentado em poucos e limitados número de casos, uma consequência direta da dificuldade de identificar QTLs de grande efeito com comportamento suficientemente estável para se justificar o investimento requerido para a adoção da MAS. Uma alternativa para a utilização da MAS poderia ser a obtenção de linhagens isogênicas contendo uma região que apresente um QTL alvo na aplicação rotineira para melhorar o desempenho de linhagens ou populações existentes. No primeiro caso, desde que um QTL de grande efeito seja identificado, a MAS pode ser utilizada na introgressão dos alelos desejáveis desse QTL em diferentes arranjos genéticos para obtenção de linhagens derivadas de retrocruzamento e, a partir de seus cruzamentos, híbridos isogênicos contendo as regiões de interesse. Utilizando uma abordagem semelhante Stuber e Sisco (1991) transferiram QTLs para produção de grãos entre linhagens elites por meio de três gerações de retrocruzamento e obtiveram linhagens melhoradas que originaram vários híbridos com desempenho superior ao original.

A partir do entendimento da complexidade genética de um caráter, a principal abordagem da análise de QTLs é a identificação de regiões genômicas apropriadas para serem incluídas em programas de MAS (VARGAS et al., 2006). O grande número de informações gerado no mapeamento de QTLs pode ser usado efetivamente na construção de mapas consensos para investigação de vários atributos, como tolerância ao estresse hídrico, a partir da identificação de regiões genômicas alvos (aquelas que acumulem a maioria dos QTLs/genes entre os cruzamentos e ambientes). Essa estratégia tem sido utilizada pelo *Centro Internacional de Mejoramiento de Maiz y Trigo* (CIMMYT) na identificação de genes para tolerância à seca, e alelos desses têm sido caracterizados em diferentes linhagens de milho (SAWKINS et al., 2003). Na validação das

informações dos QTLs e de genes candidatos para cada cruzamento, têm sido conduzidos experimentos com seleção assistida por marcadores, baseada somente nessas regiões. No presente estudo, algumas regiões genômicas apresentaram grande estabilidade entre ambientes e/ou coincidência entre populações. QTLs como, por exemplo, *qpg3d*, *qpg3e*, *qpg8a*, *qpg8b*, *qprol2d*, *qif1*, *qif6c*, *qff6b*, *qfm3b*, *qnrp4d* e *qsg3e*, na população D, e *qpg2f*, *qpg3*, *qpg8a*, *qpg8b*, *qprol2c*, *qif1h*, *qif1i*, *qff6*, *qfm3*, *qnrp4d* e *qsg3b* na população U, que foram consistentemente detectados em diversos estudos, e/ou apresentaram grande estabilidade para os diversos ambientes avaliados, e/ou explicaram boa parte da variação para os caracteres, poderiam ser usados como ponto de partida no desenvolvimento de estratégias para seleção assistida por marcadores. Resultados dessa natureza são importantes no desenvolvimento de estratégias de melhoramento baseadas em MAS, particularmente em regiões de clima tropical onde, freqüentemente é observado grande variabilidade nas condições ambientais nas áreas cultivadas com milho. A utilização de QTLs estáveis e a estratificação dos ambientes para minimizar a interação QTL x ambientes, poderiam viabilizar a implementação da MAS. Nesse caso, a MAS seria conduzida com um conjunto específico de QTLs em um subconjunto de ambientes e, assim, a interação QTL x ambientes dentro desses subconjuntos de ambientes seria minimizada, o que poderia aumentar a eficiência da seleção.

Além das dificuldades relatadas anteriormente, uma outra limitação da MAS é o alto custo associado ao mapeamento de QTLs e a validação de seus efeitos. Entretanto, como mencionado por Tuberosa et al. (2005), no futuro a liberação de híbridos de milho com alta produtividade e estabilidade será amplamente dependente de nossa habilidade em aumentar a tolerância a estresses abióticos. Em particular, a tolerância à seca deverá ser o maior foco para melhorar e estabilizar a produção de grãos em milho. Assim, a utilização de técnicas que possibilitem um melhor entendimento da expressão de caracteres relacionados a produção de grãos e à tolerância ao estresse hídrico é de suma importância na manipulação destes caracteres e no desenvolvimento de estratégias de seleção que possibilitem obter cultivares com alto desempenho, reduzindo-se ambos, custos e tempo para obtenção.

No presente trabalho foram avaliados caracteres relacionados à tolerância à deficiência hídrica, entretanto, os dados foram coletados na ausência de estresse. A avaliação de caracteres em ambientes sob estresse hídrico requer que as condições experimentais sejam cuidadosamente manejadas tornando essas avaliações mais laboriosas e prolongando os programas de

melhoramento (RIBAUT et al., 1997; KEBEDE et al., 2001). Os experimentos podem apresentar maiores problemas como perdas de parcelas experimentais em função do estresse, e a qualidade dos dados tende a ser comprometida, conseqüentemente, torna-se difícil a avaliação e a seleção de genótipos superiores. A avaliação de caracteres relacionados à tolerância ao estresse hídrico na ausência de estresse visa pesquisar a herança desses caracteres para incluí-los nos programas de melhoramento em condições normais de cultivo. Em regiões tropicais a ocorrência de estresses hídricos, denominados “veranicos”, tem sido freqüentemente observada principalmente em plantios fora de época, chamado “milho safrinha”. A utilização de caracteres relacionados ao déficit hídrico e a incorporação da informação advinda do mapeamento de QTLs em programas de melhoramento poderia propiciar a obtenção de cultivares com estabilidade na produção de grãos quando da ocorrência dessas intempéries.

3 CONCLUSÕES

Os resultados obtidos no presente trabalho indicam que:

1. A metodologia de mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes propiciou o mapeamento de um grande número de QTLs mostrando ser esta uma ferramenta poderosa para o mapeamento de QTLs em milho;
2. Os QTLs para produção de grãos e para caracteres relacionados à tolerância ao déficit hídrico nas populações de milho tropical avaliadas encontram-se distribuídos por todo o genoma, com menor concentração nos cromossomos 6, 7, 9 e 10;
3. Os QTLs mapeados explicaram apenas parte da variância fenotípica e genética dos caracteres avaliados, mostrando que esses são apenas uma amostra do número real de QTLs que influenciam a expressão dos caracteres;
4. Para cada caráter as diferenças no número de QTLs, na posição em que estes foram mapeados, nos seus efeitos e interação alélica é reflexo das diferenças nas estruturas genéticas das populações e das diferenças nas condições ambientes onde estas populações foram avaliadas;
5. Nas duas populações avaliadas os QTLs para caracteres relacionados à tolerância ao estresse hídrico e para produção de grãos apresentam, em geral, pequeno efeito individual;
6. Os QTLs com efeitos mais pronunciados tendem a ser mais estáveis entre ambientes em relação a QTLs de menor efeito, e a apresentarem correspondência nas posições de mapeamento com QTLs mapeados em outras populações descritas na literatura.

REFERÊNCIAS

ABDELKHALIK, A. F.; SHISHIDO, R.; NOMURA, K.; IKEHASHI, H. QTL-based analysis of leaf senescence in an indica/japonica hybrid in rice (*Oryza sativa* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 110, n. 7, p. 1226-1235, 2005.

ABLER, B. S. B.; EDWARDS, M. D.; STUBER, C. W. Isoenzymatic identification of quantitative trait loci in crosses of elite maize inbreds. **Crop Science**, Madison, v. 31, n. 2, p. 267-274, 1991.

AGRAMA, H. A. S. Sequential path analysis of grain yield and its components in maize. **Plant Breeding**, Berlin, v. 115, n. 5, p. 343-346, 1996.

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

AGUIAR, A. M. **Controle genético do ‘stay green’ no feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.)**. 1999. 55 p. Dissertação (Mestrado em Genética e melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 1999.

AGUIAR, A. M. **Uso do Delineamento III com marcadores moleculares para a análise genética da produção de grãos e seus componentes em milho**. 2003. 127 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2003.

AJMONE-MARSAN, P.; MONFREDINI, G.; BRANDOLINI, A.; MELCHINGER, A. E.; GARAY, G.; MOTTO, M. Identification of QTL for grain yield in an elite hybrid of maize: repeatability of map position and effects in independent samples derived from the same population. **Maydica**, Bergamo, v. 41, n. 1, p. 49- 57, 1996.

AJMONE-MARSAN, P.; MONFREDINI, G.; LUDWIG, W. F.; MELCHINGER, A. E.; FRANCESCHINI, P.; PAGNOTTO, G. In an elite cross of maize a major quantitative trait locus controls one-fourth of the genetic variation for grain yield. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 90, n. 3-4, p. 415-424, 1995.

AJMONE-MARSAN, P.; GORNI, C.; CHITTÒ, A.; REDAELLI, R.; VAN VIJK, R.; STAM, P.; MOTTO, M. Identification of QTLs for grain yield and grain-related traits of maize (*Zea mays* L.) using an AFLP map, different testers and cofactor analysis. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 102, n. 2/3, p. 230-243, Feb. 2001.

ALVES, G. F.; RAMALHO, M. A. P.; SOUZA, J. C. Alterações nas propriedades genéticas da população CMS-39 submetida à seleção massal para a prolificidade. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 1, n. 3, p. 89-101, 2002.

ANDERSON, I. C. Possible practical applications of chemical pollen control in corn and sorghum seed production. In: ANNUAL HYBRID CORN INDUSTRY-RESEARCH CONFERENCE, 26, 1971, Chicago. **Proceedings...** Washington: ASTA, 1971.p. 22-26

ANDRADE, J. A. C. **Seleção divergente para tamanho do pendão e posição da espiga na população ESALQ-PB 1 de milho (*Zea mays* L.)**. 1988. 136 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo. Piracicaba, 1988.

ARAÚJO, P. M. de. **Variabilidade genética em subpopulações de milho (*Zea mays* L.) obtidas por seleção divergente**. 1992. 153 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo. Piracicaba, 1992.

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

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

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

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

AUSTIN, D. F.; LEE, M.; VELDBOOM, L. R.; HALLAUER, A. R. Genetic mapping in maize with topcross progeny across testers and generations: Grain yield and grain moisture. **Crop Science**, Madison, v. 40, n. 1, p. 30–39, 2000.

BÄNZINGER, M.; EDMEADES, G. O.; BECK, D.; BELLON, M. **Breeding for drought and nitrogen stress tolerance in maize: from theory to practice**. Mexico, D.F.: CIMMYT. 2000. 68p.

BASSETTI, P.; WESTGATE, M. E. Floral asynchrony and kernel set in maize quantified by image analysis. **Agronomy Journal**, Madison, v. 86, n. 4, p. 699-703, 1994.

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

BEARZOTI, E. Mapeamento de QTL. In: PINHEIRO, J. B. **Análise de QTL no melhoramento de plantas**: Segunda jornada em Genética e melhoramento de plantas. Goiânia: FUNAPE. 2000. p. 63-209.

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

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

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

BERKE, T. G.; ROCHEFORD, T. R. Quantitative trait loci for tassel traits in maize. **Crop science**, Madison, v. 39, n.5, p. 1439–1443, Sep.–Oct. 1999.

BETRÁN, F. J.; HALLAUER, A. R. Characterization of interpopulation genetic variability in three hybrid maize populations. **Journal of Heredity**, Cary, v. 87, n. 4, p. 319-328, 1996.

BETRÁN, F. J.; BECK, D.; BÄNZIGER, M.; EDMEADES, G. O. Secondary traits in parental inbreds and hybrids under stress and non-stress environments in tropical maize. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 83, n. 1, p. 51–65, 2003.

BOHN, M.; KHAIRALLAH, M. M.; GONZÁLEZ-DE-LEÓN, D.; HOISINGTON, D. A.; UTZ, H. F.; DEUTSCH, J. A.; JEWELL, D. C.; MIHM, J. A.; MELCHINGER, A. E. QTL mapping in tropical maize: I. Genomic regions affecting leaf feeding resistance to sugarcane borer and other traits. **Crop Science**, Madison, v. 36, n. 5, p. 1352-1361, 1996.

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

BOLAÑOS, J.; EDMEADES, G. O. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. I. Responses in grain yield, biomass, and radiation utilization. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 31, n. 3-4, p. 233-252, 1993a.

BOLAÑOS, J.; EDMEADES, G. O.; Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. II. Responses in reproductive behaviour. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 31, n. 3-4, p. 253-268, 1993b.

BOLAÑOS, J.; EDMEADES, G. O. The importance of the anthesis-silking interval in breeding for drought tolerance in tropical maize. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 48, n. 1, p. 65-80, 1996.

BOLAÑOS, J.; EDMEADES, G. O.; MARTINEZ, L. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. III. Responses in drought-adaptive physiological and morphological traits. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 31, n. 3-4, p. 269-286, 1993.

BOYLE, M. G.; BOYER, J. S.; MORGAN, P. W. Stem infusion of liquid culture-medium prevents reproductive failure of maize at low water potential. **Crop Science**, Madison, v. 31, n. 5, p. 1246-1252, 1991.

BROTSLAW, D. J.; DARRAH, L. L.; ZUBER, M. S.; KRAUSE, G. F. Effect of prolificacy on grain yield and root and stalk strength in maize. **Crop Science**, Madison, v. 28, n. 5, p. 750–755, 1988.

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

BUREN, L. L.; MOCK, J. J.; ANDERSON, I. C. Morphological and physiological traits in maize associated with tolerance to high plant density. **Crop Science**, Madison, v. 14, n. 3, p. 426-429, 1974.

BUTRUILLE, D. V.; SILVA, H. D.; KAEPPPLER, S. K.; COORS, J. G. Response to Selection and Genetic Drift in Three Populations Derived from the Golden Glow Maize Population. **Crop Science**, Madison, v. 44, n. 5, p. 1527-1534, 2004.

CAMPOS, H.; COOPER, M.; HABBEN, J. E.; EDMEADES, G. O.; SCHUSSLER, J. R. Improving drought tolerance in maize: a view from industry. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 90, n. 1, p. 19-34, 2004.

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

CARENA, M. J.; SANTIAGO, I.; ORDÁS, A. Direct and correlated responses to recurrent selection for prolificacy in maize at two plant densities. **Maydica**, Bergamo, v. 43, n. 2, p. 95-102, 1998.

CHAPMAN, S. C.; EDMEADES, G. O. Selection improves drought tolerance in tropical maize populations: II. Direct and correlated responses among secondary traits. **Crop Science**, Madison, v. 39, n. 5, p. 1315-1324, 1999.

CHAPMAN, S. C.; CROSSA, J.; BASFORD, K. E.; KROONENBERG, P. M. Genotype by environment effects and selection for drought tolerance in tropical maize .2. Three-mode pattern analysis. **Euphytica**, Dordrecht, v. 95, n. 1, p. 11-20, 1997.

CHARCOSSET, A.; MOREAU, L. Use of molecular markers for the development of new cultivars and the evaluation of genetic diversity. **Euphytica**, Dordrecht, v. 137, p. 81-94, 2004.

CHARDON, F.; HOURCADE, D.; COMBES, V.; CHARCOSSET, A. Mapping of a spontaneous mutation for early flowering time in maize highlights contrasting allelic series at two-linked QTL on chromosome 8. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 112, n. 1, p. 1-11, 2005.

CHARDON, F.; VIRLON, B.; MOREAU, L.; FALQUE, M.; JOETS, J.; DECOUSSET, L.; MURIGNEUX, A.; CHARCOSSET, A. Genetic architecture of flowering time in maize as inferred from quantitative trait loci meta-analysis and synteny conservation with the rice genome. **Genetics**, Baltimore, v. 168, n. 4, p. 2169-2185, 2004.

CHOI, K. J.; CHIN, M. S.; PARK, K. Y.; LEE, H. S.; SEO, J.H.; SONG, D. Y. Heterosis and heritability of Stay-green characters. **Maize genetics cooperation newsletter**, Columbia, v. 69, p. 122-123, 1995a.

CHOI, K. J.; LEE, H. S.; CHIN, M. S.; PARK, K. Y.; CHA, S. W.; PARK, S. E. Stay-green characteristics and characters related to stay-green in inbred lines. **Maize genetics cooperation newsletter**, Columbia, v.69, p.122, 1995b.

CIMMYT. **QTL data for populations Ki3 x CML139 and CML131 x CML67**. Mexico, D.F. 1994. Unpublished.

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

CRASTA, O. R.; XU, W. W.; ROSENOW, D. T.; MULLET, J.; NGUYEN, H. T. Mapping of post-flowering drought resistance traits in grain sorghum: association between QTLs influencing premature senescence. **Molecular and General Genetics**, New York, v. 262, n. 3, p. 579-588, 1999.

CROSBIE, T. M. Changes in physiological traits associated with long-term breeding efforts to improve grain yield of maize. In: ANNUAL HYBRID CORN INDUSTRY-RESEARCH CONFERENCE, 38, 1983, Chicago. **Proceedings...** Washington: ASTA, 1983. p. 206-223.

DINTINGER, J.; VERGER, D.; CAIVEAU, S.; RISTERUCCI, A. M.; GILLES, J.; CHIROLEU, F.; COURTOIS, B.; REYNAUD, B.; HAMON, P. Genetic mapping of maize stripe disease resistance from the Mascarene source. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 111, n. 2, p. 347-359, Jul. 2005.

DOEBLEY, J.; STEC, A.; KENT, B. Suppressor of sessile spikelets1 (SOS1) - a dominant mutant affecting inflorescence development in maize. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 82, n. 5, p. 571-577, 1995.

DOERGE, R. W.; ZENG, Z. B.; WEIR, B. S. Statistical issues in the search for genes affecting quantitative traits in experimental populations. **Statistical Science**, Hayward, v. 12, n. 3, p. 195-219, 1997.

DON, R. H.; COX, P. T.; WAINWRIGHT, B. J.; BAKER, K.; MATTICK, J. S. Touchdown PCR to circumvent spurious priming during gene amplification. **Nucleic Acid Research**, Oxford, v. 19, n. 14, p. 4008, Jul. 1991.

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

DUDLEY, J. W. Linkage disequilibrium in crosses between Illinois maize strains divergently selected for protein percentage. **Theoretical Applied of Genetics**, New York, v. 87, n. 8, p. 1016-1020, 1994.

DUNCAN, R. R.; BOCKHOLT, A. J.; MILLER, F. R. Descriptive comparison of senescent and non-senescent sorghum genotypes. **Agronomy Journal**, Madison, v. 73, n. 5, p. 849-853, 1981.

DUVICK, D. N. Genetic contributions to yield gains of U.S. hybrid maize, 1930 to 1980. In: FEHR, W.R., (Ed.) **Genetic contributions to yield gains of five major crop plants**. Madison: ASA and CSSA, 1984. Publ. 7, p. 15-47.

DUVICK, D. N. Genetic progress in yield of United States maize (*Zea mays* L.). **Maydica**, Bergamo, v. 50, n. 3-4, p. 193-202, 2005.

DUVICK, D. N.; CASSMAN, K. G. Post-green revolution trends in yield potential of temperate maize in the North-Central United States. **Crop Science**, Madison, v. 39, n. 6, p. 1622-1630, 1999.

EDMEADES, G. O.; BOLAÑOS, J.; CHAPMAN, S. C.; LAFITTE, H.R. BÄNZIGER, M. Selection improves drought tolerance in tropical maize population: I. Gains in biomass, grain yield and harvest index, **Crop Science**, Madison, v. 39, n. 5, p. 1306-1315, 1999.

EDWARDS, M. D.; STUBER, C. W.; WENDEL, J. F. Molecular-marker-facilitated investigations of quantitative-trait loci in maize .1. Numbers, genomic distribution and types of gene-action. **Genetics**, Baltimore, v. 116, n. 1, p. 113-125, May. 1987.

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

ELINGS, A.; WHITE, J. W.; EDMEADES, G. O. Options for breeding for greater yields in the tropics. **European Journal of Agronomy**, Amsterdam, v. 7, n. 1-3, p. 119-132, 1997.

FALCONER, D. S. **Introdução à genética quantitativa**. 2 ed. Viçosa: Impr. Univ., 1989. 279 p.

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

FARIAS NETO, A. L. **Sexto ciclo de seleção divergente para tamanho do pendão e altura de espiga na população de milho (*Zea mays* L.) ESALQ PB-1**. 1995. 108 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo. Piracicaba, 1995.

FISCHER, K. S.; EDMEADES, G. O.; JOHNSON, E. C. Recurrent selection for reduced tassel branch number and reduced leaf-area density above the ear in tropical maize populations. **Crop Science**, Madison, v. 27, n. 6, p. 1150-1156, 1987.

FLINT-GARCIA, S. A.; DARRAH, L. L.; McMULLEN, M. D.; HIBBARD, B. E. Phenotypic versus marker-assisted selection for stalk strength and second-generation European corn borer resistance in maize. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 107, n. 7, p. 1331-1336, 2003.

FLINT-GARCIA, S. A.; THUILLET, A. C.; YU, J. M.; PRESSOIR, G.; ROMERO, S. M.; MITCHELL, S. E.; DOEBLEY, J.; KRESOVICH, S.; GOODMAN, M. M.; BUCKLER, E. S. Maize association population: a high-resolution platform for quantitative trait locus dissection. **Plant Journal**, Oxon, v. 44, n. 6, p. 1054-1064, 2005.

FRANCIA, E.; TACCONI, G.; CROSATTI, C.; BARABASCHI, D.; BULGARELLI, D.; DALL'AGLIO, E.; VALÈ, G. Marker assisted selection in crop plants. **Plant Cell Tissue and Organ Culture**, Dordrecht, v.82, n.3, p.317-342, Set, 2005.

FROVA, C.; KRAJEWSKI, P.; DI FONZO, N.; VILLA, M.; SARI-GORLA, M. Genetic analysis of drought tolerance in maize by molecular markers. I. Yield components. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 99, p. 280-288, 1999.

GARDNER, C. O.; LONQUIST, J. H. Linkage and the degree of dominance of genes controlling quantitative characters in maize. **Agronomy Journal**, Madison, v. 51, p. 524-528, 1959.

GENTINETTA, E.; CEPPI, D.; LPORI, C.; PERICO, G.; MOTTO, M.; SALAMINI, F. A major gene for delayed senescence in maize. Pattern of photosynthates accumulation and inheritance. **Plant Breeding**, Berlin, v. 97, n. 3, p. 193-203, 1986.

GERALDI, I. O. **Estimação de parâmetros genéticos de caracteres do pendão em milho (*Zea mays* L.) e perspectivas de melhoramento**. 1977. 103 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo. Piracicaba, 1977.

GERALDI, I. O.; MIRANDA FILHO, J. B.; VENCOVSKY, R. Estimates of genetic parameters for tassel characters in maize and breeding perspectives. **Maydica**, Bergamo, v. 30, n. 1, p. 1-14, 1985.

GRANT, R. F.; JACKSON, B. S.; KINIRY, J. R.; ARKIN, G. F. Water deficit timing effects on yield components in maize. **Agronomy Journal**, Madison, v. 81, n. 1, p. 61-65, 1989.

GRIFFING, B. Type of gene action determining number of lateral tassel branches in maize. **Genetics**, Baltimore, v. 33, n. 1, p. 107-108, 1948.

GROH, S.; KHAIRALLAH, M. M.; GONZÁLEZ-DE-LEÓN, D.; WILLCOX, M.; JIANG, C.; HOISINGTON, D. A.; MELCHINGER, A. E. Comparison of QTLs mapped in RILs and their test-cross progenies of tropical maize for insect resistance and agronomic traits. **Plant Breeding**, Berlin, v. 117, n. 3, p. 193-202, 1998.

GUEI, R. G.; WASSON, C. E. Inheritance of some drought adaptative traits in maize. I. Interrelationships between yield, flowering, and ears per plant. **Maydica**, Bergamo, v. 37, n. 2, p. 157-164, 1992.

HALLAUER, A. R. Heritability of prolificacy in maize. **The Journal of Heredity**, Oxford, v. 65, n. 3, p. 163-168, May/June, 1974.

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

HALLAUER, A. R.; TROYER, A. F. Prolific corn hybrids and minimizing risk of stress. In: ANNUAL HYBRID CORN INDUSTRY-RESEARCH CONFERENCE, 27, 1972, Chicago. **Proceedings...** Washington: ASTA, 1972. p. 1-19.

HAN, G. C.; HALLAUER, A. R. Estimates of genetic variability in F2 maize populations. **Journal of Iowa Academy of Science**, v. 96, p. 14-19, 1989.

HANOCQ, E.; NIARQUIN, M.; HEUMEZ, E.; ROUSSET, M.; LE GOUIS, J. Detection and mapping of QTL for earliness components in a bread wheat recombinant inbred lines population. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 110, n. 1, p. 106-115, Dec. 2004.

HAUSSMANN, B. I. G.; MAHALAKSHMI, V.; REDDY, B. V. S.; SEETHARAMA, N.; HASH, C. T.; GEIGER, H. H. QTL mapping of stay-green in two sorghum recombinant inbred populations **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 106, n. 1, p. 133-142, 2002.

HERRERO, M. P.; JOHNSON, R. R. Drought stress and its effects on maize reproductive systems. **Crop Science**, Madison, v. 21, n. 1, p. 105-110, 1981.

HOISINGTON, D.; KHAIRALLAH, M. M.; GONZALEZ-DE-LEÓN, D. Laboratory protocols. **CIMMYT applied molecular genetics laboratory**. 2 ed. México: CIMMYT, 1994. 180 p.

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

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Indicadores agropecuários 1996-2003**. Rio de Janeiro: IBGE, 2004. 68 p.

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

JEFFERIES, S. P.; KING, B. J.; BARR, A. R.; WARNER, P.; LOGUE, S. J.; LANGRIDGE, P. Marker-assisted backcross introgression of the Yd2 gene conferring resistance to barley yellow dwarf virus in barley. **Plant Breeding**, Berlin, v. 122, n. 1, p. 52-56, 2003.

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

JIANG, G. H.; HE, Y. Q.; XU, C. G.; LI, X. H.; ZHANG, Q. The genetic basis of stay-green in rice analyzed in a population of doubled haploid lines derived from an indica by japonica cross. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 108, n. 4, p. 688-698, 2004.

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

KAMARA, A. Y.; MENKIR, A.; AJALA, S. O.; KUREH, I. Performance of diverse maize genotypes under nitrogen deficiency in the northern Guinea savanna of Nigeria. **Experimental Agriculture**, New York, v. 41, n. 2, p. 199-212, 2005.

KAMARA, A. Y.; MENKIR, A.; BADU-APRAKU, B.; IBIKUNLE, O. Reproductive and stay-green trait responses of maize hybrids, improved open-pollinated varieties and farmers' local varieties to terminal drought stress. **Maydica**, Bergamo, v. 48, n. 1, p. 29-37, 2003.

KAO, C. H.; ZENG, Z. B.; TEASDALE, R. D. Multiple interval mapping for quantitative trait loci. **Genetics**, Baltimore, v. 152, n. 3, p. 1203-1216, 1999.

KEBEDE, H.; SUBUDHI, P. K.; ROSENOW, D. T.; NGUYEN, H. T. Quantitative trait loci influencing drought tolerance in grain sorghum. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 103, p. 266-276, 2001.

KHAIRALLAH, M. M.; BOHN, M.; JIANG, C.; DEUTSCH, J. A.; JEWELL, D. C.; MIHM, J. A.; MELCHINGER, A. E.; GONZALEZ-DE-LEON, D.; HOISINGTON, D. A. Molecular mapping of QTL for southwestern corn borer resistance, plant height and flowering in tropical maize. **Plant Breeding**, Berlin, v. 117, n. 4, p. 309-318, 1998.

KOESTER, R. P.; SISCO, P. H.; STUBER, C. W. Identification of quantitative trait loci controlling days to flowering and plant height in 2 near-isogenic lines of maize. **Crop Science**, Madison, v. 33, n. 6, p. 1209-1216, 1993.

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

KOZUMPLIK, V.; PEJIC, I.; SENIOR, L.; PAVLINA, R.; GRAHAM, G.; STUBER, C. W. Molecular markers for QTK detection in segregating maize populations derived from exotic germplasm. **Maydica**, Bergamo, v. 41, n. 3, p. 211-217, 1996.

LAFITTE, H. R.; EDMEADES, G. O. Improvement for tolerance to low soil-nitrogen in tropical maize .1. Selection criteria. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 39, n. 1, p. 1-14, 1994.

LAMBERT, R. J.; JOHNSON, R. R. Leaf angle, tassel morphology, and performance of maize hybrids. **Crop Science**, Madison, v. 18, n. 3, p. 499-502, 1978.

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

LANDER, E. S.; GREEN, P.; ABRAHAMSON, J.; BARLOW, A.; DALY, M. J.; LINCOLN, S. E.; NEWBURG, L. Mapmaker: an interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations. **Genomics**, San Diego, v. 1, n. 2, p. 174-181, 1987.

LANGELLA, R.; ERCOLANO, M. R.; MONTI, L. M.; FRUSCIANTE, L.; BARONE, A. Molecular marker assisted transfer of resistance to TSWV in tomato elite lines. **Journal of Horticultural Science & Biotechnology**, Kent, v. 79, n. 5, p. 806-810, 2004.

LEE, C.; WU, X.L.; Evaluation of cofactor markers for controlling genetic background noise in QTL mapping. **Asian-Australasian Journal of Animal Sciences**, Seoul, v. 16, n. 4, p. 473-480, 2003.

LEE, E. A.; AHMADZADEH, A.; TOLLENAAR, M. Quantitative genetic analysis of the physiological processes underlying maize grain yield. **Crop Science**, Madison, v. 45, n. 3, p. 981-987, 2005.

LEE, E. A.; BAXTER, D. R.; DARRAH, L. L.; COE Jr., E. H. Chromosome arm dosage analysis - identification of potential QTLs on the short arm of chromosome 5. **Maize genetics cooperation newsletter**, Columbia, v. 65, p. 58, 1991.

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

LIMA, M. D. A.; SOUZA Jr., C. L.; BENTO, D. A. V.; SOUZA, A. P.; CARLINI-GARCIA, L. A. Mapping QTL for grain yield and plant traits in a tropical maize population. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v.17, n.3, p.227–239, 2006.

LINCOLN, S. E.; DALY, M. J.; LANDER, E. S. **Constructing genetic maps with Mapmaker Exp 3.0**. 3 ed. Cambridge: Whitehead Institute for Biometrical Research, 1992. 230 p.

LONNQUIST, J. H. Mass selection for prolificacy in maize. **Der Zuchter**, Berlin, v. 37, p. 185-188, 1967.

LOPES, M. T. G. **Mapeamento de genes de resistência a mancha de *Phaeosphaeria* em milho**. 2003. 117 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2003.

LU, H.; ROMERO-SEVERSON, J.; BERNARDO, R. Genetics basis of heterosis explored by simple sequence repeat markers in a random-mated maize population. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 107, n. 3, p. 494-502, 2003.

LUNDE, C.; SCHULTZ, J.; ROCHEFORD, T.; HAKE, S. Thick tassel dwarf1 maps to a QTL for spikelet density in long tassel branches. **Maize genetics cooperation newsletter**, Columbia, n. 79, p. 2, 2005a.

LUNDE, C.; SCHULTZ, J.; BOMMERT, P.; REZAPOUR, M.; ROCHEFORD, T.; HAKE, S. Zmkin1, a CLAVATA1-like sequence from maize, maps near two QTL for tassel long branch number. **Maize genetics cooperation newsletter**, Columbia, n. 79, p. 2, 2005b.

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

MA, B. L.; DWYER, L. M. Nitrogen uptake and use of two contrasting maize hybrids differing in leaf senescence. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 199, n. 2, p. 283–291, 1998.

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

MANGOLIN, C. A. **Mapeamento de QTLs associados com o teor de óleo em linhagens tropicais de milho**. 2002. 123 p. Tese (Doutorado em Genética e Biologia Molecular) - Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas, 2002.

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

MEDICI, L. O.; PEREIRA, M. B.; LEA, P. J.; AZEVEDO, R. A. Identification of maize lines with contrasting responses to applied nitrogen. **Journal of Plant Nutrition**, Philadelphia, v. 28, n. 5, p. 903-915, 2005.

MEGHJI, M. R.; DUDLEY, J. W.; LAMBERT, R. J.; SPRAGUE, G. F. Inbreeding depression, inbred and hybrid grain yields, and other traits of maize genotypes representing 3 eras. **Crop Science**, Madison, v. 24, n. 3, p. 545-549, 1984.

MELCHINGER, A. E.; UTZ, H. SCHÖN, C. C. Quantitative trait locus (QTL) mapping using different testers and independent Population Samples in Maize Reveals Low Power of QTL Detection and Large Bias in Estimates of QTL Effects. **Genetics**, Austin, v. 149, n. 1, p. 383-343, May. 1998.

MICKELSON, S. M.; STUBER, C. S.; SENIOR, L.; KAEPLER, S. M. Quantitative trait loci controlling leaf and tassel traits in a B73 x MO17 population of maize. **Crop Science**, Madison v. 42, n. 6, p. 1902-1909, 2002.

MIHALJEVIC, R.; SCHÖN, C. C.; UTZ, H. F.; MELCHINGER, A. E. Correlations and QTL correspondence between line per se and testcross performance for agronomic traits in four populations of european maize. **Crop Science**, Madison, v. 45, n. 1, p. 114-122, 2005.

MIRANDA FILHO, J. B.; VENCOVSKY, R. **Estimativas da variância genética aditiva de diversas populações locais de milho**. Piracicaba: ESALQ, Depto. de Genética, 1972. p. 61-66. (Relatório Científico do Departamento e Instituto de Genética, 6).

MOCK, J. J.; SCHUETZ, S. H. Inheritance of tassel branch number in maize. **Crop Science**, Madison, v. 14, n. 6, p. 885-888, 1974.

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

MONNEVEUX, P.; ZAIDI, P. H.; SANCHEZ, C. Population density and low nitrogen affects yield-associated traits in tropical maize. **Crop Science**, Madison, v. 45, n. 2, p. 535-545, 2005.

MONNEVEUX, P.; SÁNCHEZ, C.; BECK, D.; EDMEADES, G. O. Drought tolerance improvement in tropical maize source populations: Evidence of progress. **Crop Science**, Madison, v. 46, n. 1, p. 180-191, 2006.

MORENO-GONZÁLEZ, J.; DUDLEY, J. W.; LAMBERT, R. J. A design III study of linkage disequilibrium for percent oil in maize. **Crop Science**, Madison, v. 15, n. 6, p. 840-843, 1975.

MOTTO, M.; MOLL, R. H. Prolificacy in maize: A review. **Maydica**, Bergamo, v. 28, n. 1, p. 53-76, 1983.

MUGO, S. N.; EDMEADES, G. O.; KIRUBI, D. T. Genetic improvement for drought tolerance increases tolerance to high plant density in tropical maize under low input levels. In: ARNEL R. HALLAUER INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PLANT BREEDING, 2003, Mexico City. **Book of Abstracts...** Mexico City: CIMMYT, 2003. p. 50-51.

NAKASEKO, K.; GOTOH, K.; SATO, H. Phisio-ecological studies on prolificacy in maize. **Japanese Journal of Crop Science**, Tokyo, v. 47, n. 2, p. 212-220, 1978.

NASS, L. L. **Variabilidade genética de populações semi-exóticas de milho (*Zea mays* L.)**. 1992. 136 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo. Piracicaba, 1992.

OIKEH, S. O.; KLING, J.; G.; HORST, W. J.; CHUDE, V. O.; CARSKY, R. J. Growth and distribution of maize roots under nitrogen fertilization in plinthite soil. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 62, n. 1, p. 1-13, 1999.

ORDAS, A.; STUCKER, R. E. Effect of planting density on correlations among yield and its components in two corn populations. **Crop Science**, Madison, v. 17, n. 6, p. 926-929, 1977.

OTEGUI, M. E. Prolificacy and grain yield components in modern Argentinian maize hybrids. **Maydica**, Bergamo, v. 40, n. 1, p. 371-376, 1995.

PATERNIANI, E. Seleção massal com controle biparental para prolificidade em milho. **Relatório Científico do Instituto de Genética (ESALQ/USP)**, v. 14, p. 69-76, 1980.

PATERNIANI, E. Influence of tassel size on ear placement in maize (*Zea mays* L.). **Maydica**, Bergamo, v. 26, n. 2, p. 85-91, 1981.

PEREIRA R. S. B. **Caracteres correlacionados com a produção e suas alterações no melhoramento genético do milho (*Zea mays* L.)**. 1990. 99 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo. Piracicaba, 1990.

PROVINCE, M. A. Sequential methods of analysis for genome scans. **Advances in Genetics**, New York, v. 42, p. 499-514, 2001.

RAGOT, M.; SISCO, P. H.; HOISINGTON, D. A.; STUBER, C. W. Molecular-marker-mediated characterization of favorable exotic alleles at quantitative trait loci in maize. **Crop Science**, Madison, v. 35, n. 5, p. 1306-1315, Set.-Oct. 1995.

RAJCAN, I.; TOLLENAAR, M. Source: sink ratio and leaf senescence in maize: II. Nitrogen metabolism during grain filling. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 60, p. 255-265, 1999.

REBAÏ, A.; BLANCHARD, P.; PERRET, D.; VINCOURT, P. Mapping quantitative trait loci controlling silking date in a diallel cross among four lines of maize **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 95, n. 3, p. 451-459, Aug. 1997.

RIBAUT, J. M.; HOISINGTON, D. Marker-assisted selection: new tools and strategies. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 3, n. 6, p. 236-239, Jun. 1998.

RIBAUT, J. M.; BÄNZIGER, M.; SETTER, T.; EDMEADES, G.; HOISINGTON, D. Genetic dissection of drought tolerance in maize: a case study. In: Nguyen, H.; Blum, A. (Ed.). **Physiology and biotechnology integration for plant breeding**. New York, Marcel Dekker Inc., 2004. p. 571-611.

RIBAUT, J. M.; EDMEADES, G. O.; BETRÁN, F. J.; JIANG, C.; BÄNZIGER, M. Marker-assisted selection for improving drought tolerance in tropical maize. In: O'Toole, J.; Hardy, B. (Ed.) **Proceedings of the International Workshop on Genetic Improvement for Water-Limited Environments**. Los Baños, Philippines: IRRI, 1999. p. 193-209.

RIBAUT, J. M.; HOISINGTON, D. A.; DEUTSCH, J. A.; JIANG, C.; GONZALEZ-DE-LEON, D. Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. 1. Flowering parameters and the anthesis-silking interval. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 92, n. 7, p. 905-914, 1996.

RIBAUT, J. M.; JIANG, C.; GONZALEZ-DE-LEON, D.; EDMAN, G. O.; HOISINGTON, D. A. Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. 2. Yield components and marker-assisted selection strategies. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 94, n. 6-7, p. 887-896, 1997.

RICHARDS, R. A. Physiological traits used in the breeding of new cultivars for water-scarce environments. **Agricultural Water Management**, Amsterdam, v. 80, n. 1-3, p. 197-211, 2006.

ROBINSON, H. F.; COMSTOCK, R. E.; HARVEY, P. H. Estimates of heritability and the degree of dominance in corn. **Agronomy Journal**, Madison, v. 41, n. 6, p. 353-359, Jun. 1949.

ROMÁN, B.; TORRES, A. M.; RUBIALES, D.; CUBERO, J. I.; SATOVIC, Z. Mapping of quantitative trait loci controlling broomrape (*Orobanche crenata* Forsk.) resistance in faba bean (*Vicia faba* L.). **Genome**, Ontario, v. 45, n. 6, p. 1057-1063, Dec. 2002.

RUSSELL, W. A. Contributions of breeding to maize improvement in the United States, 1920s-1980s. **Iowa State Journal of Research**, Ames, v. 61, n. 1, p. 5-34, 1986.

SALAZAR, A. M.; HALLAUER, A. R. Divergent mass selection for ear length in maize. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, v. 2, n. 9, p. 281-294, 1986.

SAMPAIO, N. F. **Propriedades genéticas e potencial para o melhoramento dos compostos de milho (*Zea mays* L.) ESALQ PB-4 e ESALQ PB-5**. 1986. 105 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo. Piracicaba, 1986.

SANTOS, M. X. dos. **Estudo do potencial genético de duas raças brasileiras de milho (*Zea mays* L.) para fins de melhoramento**. 1985. 186 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo. Piracicaba, 1985.

SARI-GORLA, M.; KRAJEWSKI, P.; DI FONZO, N.; VILLA, M.; FROVA, C. Genetic analysis of drought tolerance in maize by molecular markers. II. Plant height and flowering. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 99, n. 1-2, p. 289-295, 1999.

SATTERTHWAITE, R. E. An approximate distribution of estimates of variance components. **Biometrics**, Washington, v. 2, n. 6, p. 110-114, 1946.

SAWKINS, M. C.; GUTIÉRREZ NAVA, M. L.; BÄNZINGER, M.; RIBAUT, J. M. Drought tolerance in tropical maize: strategies for understanding response of maize to water stress during flowering. In: ARNEL R. HALLAUER INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PLANT BREEDING, 2003, Mexico City. **Book of Abstracts...** Mexico City: CIMMYT, 2003. p. 71.

SCHUETZ, S. H.; MOCK, J. J. Genetics of tassel branch number in maize and its implications for a selection program for small tassel size. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 53, n. 6, p. 265-271, 1978.

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

SILVA, A. R. **Análise genética de caracteres quantitativos em milho com o delineamento III e marcadores moleculares**. 2002. 143 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2002.

SMALLEY, M. D.; DAUB, J. L.; HALLAUER, A. R. Estimation of heritability in maize by parent-offspring regression. **Maydica**, Bergamo, v. 49, n. 3, p. 221-229, 2004.

SOARES FILHO, W. S. **Características fenotípicas e genéticas das populações de milho (*Zea mays* L.) braquítico Piranão-VD2B e Piranão-VF1B**. 1987. 185 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo. Piracicaba, 1987.

SOUZA Jr., C. L.; GERALDI, I. O.; ZINSLY, J. R. Influence of tassel size on the expression of prolificacy in maize. **Maydica**, Bergamo, v. 30, n. 3, p. 321-328, 1985.

SOUZA Jr., C. L.; SANTOS, M. X.; MAGNAVACA, R.; GAMA, E. E. G. Estimativas de parâmetro genéticos na interpopulação de milho BR-105 x BR-106 e suas implicações no melhoramento. **Pesquisa Agropecuária brasileira**, Brasília, v. 28, n. 4, p. 473-479, 1993.

STANGLAND, G. R.; RUSSELL, W. A.; SMITH, O. S. Agronomic evaluation of 4 maize synthetics and their crosses after recurrent selection for yield. **Maydica**, Bergamo, v. 27, n. 4, p. 199-212, 1982.

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

STOJSIN, D.; KANNENBERG, L. W. Genetic changes associated with different methods of recurrent selection in 5 maize populations. II. Indirectly selected traits. **Crop Science**, Madison, v. 34, n. 6, p. 1473-1479, 1994.

STRUIK, P. C.; DOORGEEST, M.; BOONMAN, J. G. Environmental effects on flowering characteristics and kernel set of maize. **Netherlands Journal of Agricultural Science**, Wageningen, v. 34, n. 4, p. 469-484, 1986.

STUBER, C. W. Mapping and manipulating quantitative traits in maize. **Trends in Genetics**, Oxon, v. 11, n. 12, p. 477-481, 1995.

STUBER; C. W.; SISCO, P. H. Marker-facilitated transfer of QTL alleles between elite inbred lines and responses in hybrids. In: ANNUAL CORN & SORGHUM RESEARCH CONFERENCE, 46, 1991, Chicago. **Proc...**, Chicago: ASTA, 1991. p. 105-113.

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

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

SUBUDHI, P. K.; ROSENOW, D. T.; NGUYEN, H. T. Quantitative trait loci for the stay green trait in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench): consistency across genetic backgrounds and environments. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 101, n. 5-6, p. 733-741, 2000.

SULLIVAN, C. Y.; BLUM, A. Drought and heat resistance of sorghum and corn. In: ANNUAL HYBRID CORN INDUSTRY-RESEARCH CONFERENCE, 25, 1970, Chicago. **Proceedings...** Washington: ASTA, 1970. p. 55-66.

TANG, H.; YAN, J. B.; HUANG, Y. Q.; ZHENG, Y. L.; LI, J. S. QTL mapping of five agronomic traits in maize. **Acta Genetica Sinica**, Beijing, v. 32, n. 2, p. 203-209, 2005.

THABUIS, A.; PALLOIX, A.; SERVIN, B.; DAUBEZE, A. M.; SIGNORET, P.; HOSPITAL, F.; LEFEBVRE, V. Marker-assisted introgression of 4 *Phytophthora capsici* resistance QTL alleles into a bell pepper line: validation of additive and epistatic effects. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 14, n. 1, p. 9-20, 2004.

THOMAS, H.; HOWARTH, C. J. Five ways to stay green. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 51, p. 329-337, 2000.

THOMAS, H.; SMART, C. M. Crops that stay green. **Annals of Applied Biology**, Warwick, v. 123, n. 1, p. 193-219, 1993.

THOMISON, P. R.; JORDAN, D. M. Plant population effects on maize hybrids differing in ear growth habit and prolificacy. **Journal of Production Agriculture**, Madison, v. 8, n. 3, p. 394-400, Jul./Sep. 1995.

TIAN, Q. Z.; LI, X. H.; JIANG, W.; LI, M. S.; XIA, X. C.; ZHANG, S. H. Marker assisted selection for quality protein maize. In: ARNEL R. HALLAUER INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PLANT BREEDING, 2003, Mexico City. **Book of Abstracts...** Mexico City: CIMMYT, 2003. p. 140-141.

TOLLENAAR, M.; AHMADZADEH, A.; LEE, E. A. Physiological Basis of Heterosis for Grain Yield in Maize. **Crop Science**, Madison, v. 44, n. 6, p. 2086-2094, 2004.

TOOJINDA, T.; SIANGLIW, M.; TRAGOONRUNG, S.; VANAVICHIT, A. Molecular genetics of submergence tolerance in rice: QTL analysis of key traits. **Annals of Botany**, Oxford, v. 91, p. 243-253, 2003.

TUBEROSA, R.; FRASCAROLI, E.; SALVI, S.; SANGUINETI, M. C.; CONTI, S.; LANDI, P. QTLs for tolerance to abiotic stresses in maize: present status and prospects. **Maydica**, Bergamo, v. 50, n. 3-4, p. 559-569, 2005.

TUBEROSA, R.; SALVI, S.; SANGUINETI, M. C.; LANDI, P.; MACCAFERRI, M.; CONTI, S. Mapping QTLs regulating morpho-physiological traits and yield: Case studies, shortcomings and perspectives in drought-stressed maize. **Annals of Botany**, Oxford, v. 89, p. 941-963, 2002.

UNGERER, M. C.; HALLDORSOTTIR, S. S.; PURUGGANAN, M. A.; MACKAY, T. F. C. Genotype-environment interactions at quantitative trait loci affecting inflorescence development in *Arabidopsis thaliana*. **Genetics**, Baltimore, v. 165, n. 1, p. 353-365, Sep. 2003.

UPADYAYULA, N.; da SILVA, H. S.; BOHN, M. O.; ROCHEFORD, T. R. Genetic and QTL analysis of maize tassel and ear inflorescence architecture. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 112, n. 4, p. 592-606, 2006.

VALENTINUZ, O. R.; TOLLENAAR, M. Vertical profile of leaf senescence during the grain-filling period in older and newer maize hybrids. **Crop Science**, Madison, v. 44, p. 827-834, 2004.

VAN EEUWIJK, F. Genotype by environment interaction: Basics and beyond. In: ARNEL R. HALLAUER INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PLANT BREEDING, 2003, Mexico City. **Book of Abstracts...** Mexico City: CIMMYT, 2003. p. 28-29.

VAN OOSTEROM, E. J.; JAYACHANDRAN, R.; BIDINGER, F. R. Diallel analysis of the stay-green trait and its components in sorghum. **Crop Science**, Madison, v. 36, p. 549-555, 1996.

VARGA, B.; SVECNJAK, Z.; KNEZEVIC, M.; GRBESA, D. Performance of prolific and nonprolific maize hybrids under reduced-input and high-input cropping systems. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 90, p. 203-212, 2004.

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

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

VELDBOOM, L. R.; LEE, M. Genetic mapping of quantitative trait loci in maize in stress and nonstress environments: I. Grain yield and yield components. **Crop Science**, Madison, v. 36, n. 5, p. 1310-1319, Sept./Oct. 1996.

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

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

VERMA, V.; FOULKES, M. J.; WORLAND, A. J.; SYLVESTER-BRADLEY, R.; CALIGARI, P. D. S.; SNAPE, J. W. Mapping quantitative trait loci for flag leaf senescence as a yield determinant in winter wheat under optimal and drought-stressed environments **Euphytica**, Dordrecht, v. 135, n. 3, p. 255-263, 2004.

VIDAL-MARTINEZ, V. A.; CLEGG, M. D.; JOHNSON, B. E. Genetic studies on maize pollen and grain yield and their yield components. **Maydica**, Bergamo, v. 46, n. 1, p. 35-40, 2001.

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

WALULU, R. S.; ROSENOW, D. T.; WESTER, D. B.; NGUYEN, H. T. Inheritance of the stay green trait in sorghum. **Crop Science**, Madison, v. 34, n. 4, p. 970-972, 1994.

WEERATHAWORN, P.; THIRAPORN, R.; SOLDATI, A.; STAMP, P. Yield and agronomic characters of tropical maize (*Zea-mays* L.) cultivars under different irrigation regimes. **Journal of Agronomy and Crop Science-Zeitschrift fur Acker und Pflanzenbau**, Berlin, v. 168, n. 5, p. 326-336, 1992.

WESTERBERGH, A.; DOEBLEY, J. Morphological traits defining species differences in wild relatives of maize are controlled by multiple quantitative trait loci. **Evolution**, Lawrence, v. 56, n. 2, p. 273-283, 2002.

WESTGATE, M. E.; LIZASO, J.; BATCHELOR, W. Quantitative relationships between pollen shed density and grain yield in maize, **Crop Science**, Madison v. 43, n. 3, p. 934-942, 2003.

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

XIAO, Y. N.; LI, X. H.; ZHANG, S. H.; WANG, X. D.; LI, M. S.; ZHENG, Y. L. Identification of quantitative trait loci (QTLs) for flowering time using SSR marker in maize under water stress. **Korean Journal of Genetics**, Seoul, v. 26, n. 4, p. 405-413, 2004.

XIN-HAI, L.; XIAN-DE, L.; MING-SHUN, L.; SHI-HUANG, Z. Identification of Quantitative Trait Loci for Anthesis-Silking Interval and Yield Components Under Drought Stress in Maize. **Acta Botanica Sinica**, Beijing, v. 45, n. 7, p. 852-857, 2003.

YOUSEF, G. G.; JUVIK, J. A. Comparison of phenotypic and marker-assisted selection for quantitative traits in sweet corn. **Crop Science**, Madison, v. 41, n. 3, p. 645-655, 2001.

ZAIDI, P. H.; SRINIVASAN, G.; CORDOVA, H. S.; SANCHEZ, C. Gains from improvement for mid-season drought tolerance in tropical maize (*Zea mays* L.). **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 89, p. 135-152, 2004.

ZENG, Z. B. Precision mapping of quantitative trait loci. **Genetics**, Austin, v. 136, n. 4, p. 1457-1466, 1994.

ZHANG, Y. M.; MAO, Y. C.; XIE, C. Q.; SMITH, H.; LUO, L.; XU, S. Z. Mapping quantitative trait loci using naturally occurring genetic variance among commercial inbred lines of maize (*Zea mays* L.). **Genetics**, Baltimore, v. 169, n. 4, p. 2267-2275, 2005.

ANEXOS

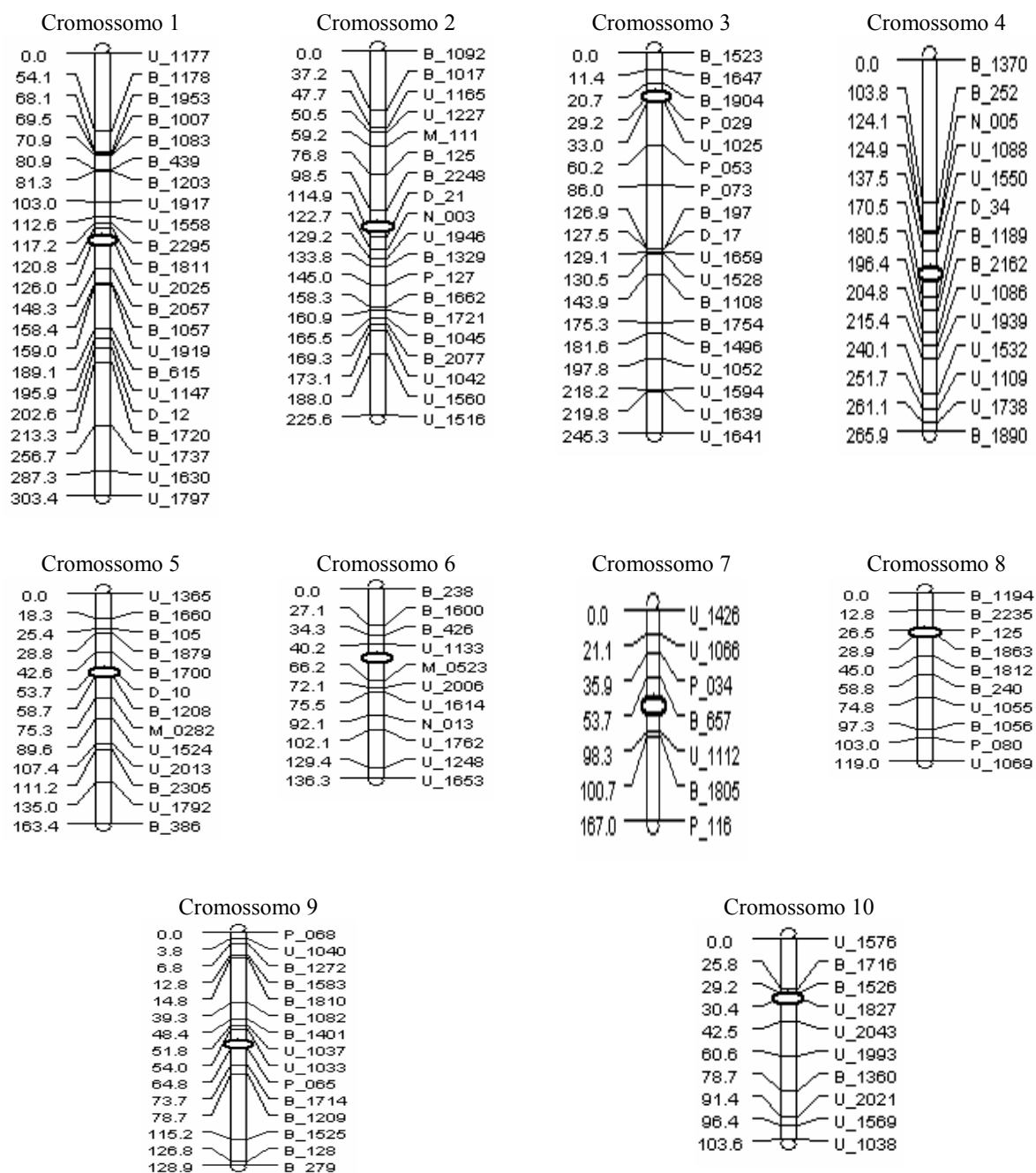


Figura 1- Mapa genético dos 10 cromossomos do milho para a população D construído com 139 microssatélites. Posições e distâncias dos marcadores (cM) em relação ao primeiro marcador de cada cromossomo, de acordo com a função de Kosambi. A marca em elipse indica a posição do centrômero. As iniciais nos nomes dos marcadores correspondem às abreviaturas: B (BNLG); U (UMC), P (PHI), N (NC), D (DUPSSR), M (MMC).

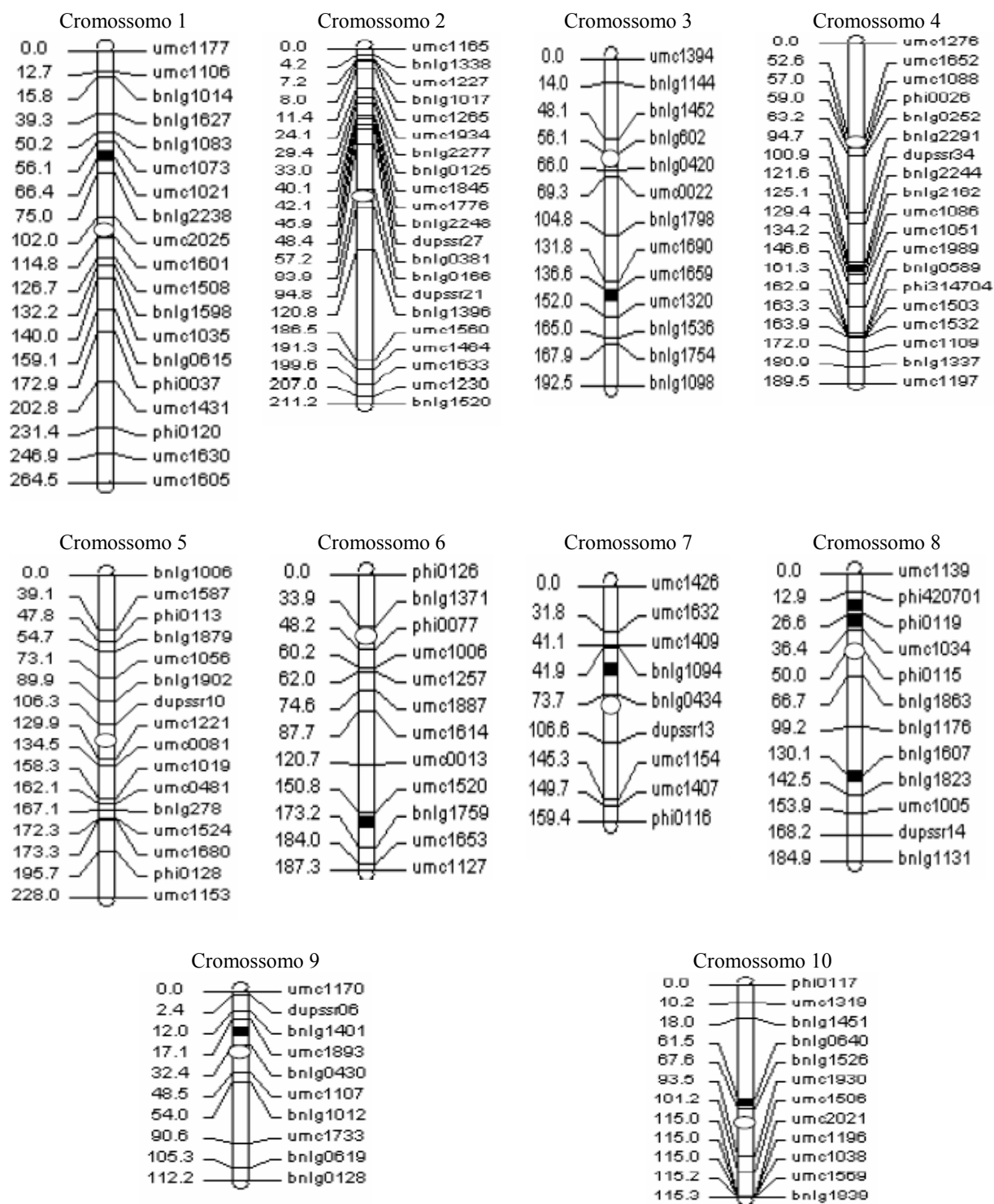


Figura 2- Mapa genético dos 10 cromossomos do milho para a população U construído com 143 microssatélites. Posições e distâncias dos marcadores (cM) em relação ao primeiro marcador de cada cromossomo, de acordo com a função de Kosambi. A marca em elipse indica a posição do centrômero.

Tabela 1 - Esquema da análise de variância conjunta

Fonte de variação	GL	QM	E (QM)	F
Ambientes (A)	$a - 1$			
Repetições (R) / A	$a(r - 1)$			
Blocos / A / R	$ar(b - 1)$			
Progênes (P)	$p - 1$	QM_P	$\sigma_E^2 + r\sigma_{PA}^2 + ra\sigma_P^2$	QM_P / QM_{PA}
P x A	$(p - 1)(a - 1)$	QM_{PA}	$\sigma_E^2 + r\sigma_{PA}^2$	QM_{PA} / QM_E
Erro médio	$a(b - 1)(rb - b - 1)$	QM_E	σ_E^2	

a, r, b, p referem-se ao número de ambientes, repetições, blocos e progênes, respectivamente.

Tabela 2 – Esquema da análise de covariância entre os caracteres X e Y e esperanças dos produtos médios

FV	GL	PM	E (PM)
Ambientes (A)	$a - 1$	PM_A	
Progênes (P)	$p - 1$	PM_{Pxy}	$COV_{E_{xy}} + rCOV_{PA_{xy}} + raCOV_{P_{xy}}$
P x A	$(p - 1)(a - 1)$	$PM_{PA_{xy}}$	$COV_{E_{xy}} + rCOV_{PA_{xy}}$
Erro médio	$a(b - 1)(rb - b - 1)$	$PM_{E_{xy}}$	$COV_{E_{xy}}$

a, r e p referem-se aos números de ambientes, repetições e progênes, respectivamente.

Tabela 3 - Valores e significâncias dos quadrados médios (QM) das análises de variâncias individuais, coeficiente de variação experimental (CV), médias gerais, erro padrão da média (s) e intervalos de variação para os caracteres avaliados na população D em diversos ambientes

(continua)

Caráter		Produção de grãos (g planta ⁻¹)								
Ambientes ^a		1	2	3	4	5	6	7	8	9
FV	GL	QM								
Repetições	1	192,45 ^{ns}	570,54 ^{ns}	525,81 ^{ns}	4.340,96 [*]	38,48 ^{ns}	1.005,43 ^{**}	1.995,53 ^{**}	2.568,98 ^{**}	1.157,31 [*]
Progênes	255	265,97 ^{**}	489,25 ^{**}	160,31 ^{**}	320,69 ^{**}	316,98 ^{**}	200,93 ^{**}	225,01 ^{**}	270,23 ^{**}	335,04 ^{**}
E. Efetivo	224	117,74	243,15	53,66	126,02	101,39	53,29	60,31	84,12	108,81
CV (%)		41,23	27,64	29,47	33,68	19,41	23,14	16,19	17,81	15,73
Médias		26,32	56,42	24,85	33,34	51,88	31,54	47,96	51,49	66,31
s (média)		7,67	11,03	5,18	7,94	7,12	5,16	5,49	6,49	7,38
Int. Var.		5,25; 70,95	8,76; 102,27	1,56; 51,59	4,94; 75,43	24,56; 86,34	7,07; 66,60	17,31; 76,97	18,59; 81,55	29,49; 99,13
L02-03D ^b		15,52	...	46,86	...	40,82	...	76,96
L20-01F ^b		19,70	...	40,83	...	36,74	...	43,50

Caráter		Prolificidade (espiga planta ⁻¹)								
Ambientes ^a		1	2	3	4	5	6	7	8	9
FV	GL	QM ^c								
Repetições	1	7,25 ^{ns}	2,67 ^{ns}	48,93 ^{**}	40,52 [*]	35,88 ^{**}	4,23 ^{ns}	20,54 ^{**}	50,92 ^{**}	1,69 ^{ns}
Progênes	255	6,59 ^{**}	4,91 ^{**}	3,43 ^{**}	3,60 ^{**}	2,74 ^{**}	3,63 ^{**}	2,18 ^{**}	2,57 ^{**}	1,14 ^{ns}
E. Efetivo	224	4,59	3,07	1,87	2,25	1,85	1,78	1,12	1,36	0,86
CV (%)		35,93	31,88	19,03	27,58	16,80	23,00	12,05	15,25	10,72
Médias		0,60	0,55	0,72	0,54	0,81	0,58	0,88	0,76	0,86
s (média)		0,16	0,12	0,10	0,11	0,10	0,09	0,07	0,08	0,07
Int. Var.		0,10; 1,72	0,21; 1,09	0,31; 1,01	0,19; 0,91	0,49; 1,10	0,21; 0,95	0,48; 1,12	0,47; 1,13	0,62; 1,07
L02-03D ^b		0,70	...	0,87	...	0,94	...	0,96
L20-01F ^b		0,78	...	0,88	...	0,86	...	0,92

Tabela 3 - Valores e significâncias dos quadrados médios (QM) das análises de variâncias individuais, coeficiente de variação experimental (CV), médias gerais, erro padrão da média (s) e intervalos de variação para os caracteres avaliados na população D em diversos ambientes

(continuação)

Caráter		Intervalo entre florescimentos (dias)								
Ambientes ^a		1	2	3	4	5	6	7	8	9
FV	GL	QM ^d								
Repetições	1	1,58 ^{ns}	853,14 ^{**}	0,70 ^{ns}	0,08 ^{ns}	0,70 ^{ns}	61,25 [*]	32,83 [*]
Progênies	255	49,92 ^{**}	54,34 ^{**}	25,67 ^{**}	49,93 ^{**}	31,34 ^{**}	29,21 ^{**}	34,33 ^{**}
E. Efetivo	225	14,94	24,65	7,58	12,99	8,42	8,80	7,38
CV (%)		89,29	53,63	371,42	59,55	419,36	67,07	75,71
Médias		1,37	2,93	0,23	1,91	-0,22	1,40	1,13
s (média)		0,86	1,11	0,62	0,81	0,65	0,66	0,61
Int. Var.		-3,19; 8,16	-0,22; 8,00	-3,09; 3,66	-2,03; 7,03	-3,84; 3,56	-1,94; 6,47	-1,81; 5,63
L02-03D ^b		0,00	...	-1,00	...	-0,50	...	-0,50
L20-01F ^b		0,50	...	0,50	...	0,00	...	2,00

Caráter		Florescimento feminino (dias)								
Ambientes ^a		1	2	3	4	5	6	7	8	9
FV	GL	QM								
Repetições	1	2,97 ^{ns}	137,16 ^{**}	0,24 ^{ns}	58,46 ^{**}	17,26 ^{**}	1,32 ^{ns}	152,03 ^{**}
Progênies	255	12,15 ^{**}	9,92 ^{**}	6,30 ^{**}	12,74 ^{**}	5,49 ^{**}	7,08 ^{**}	6,35 ^{**}
E. Efetivo	225	4,24	3,59	0,99	3,22	1,07	2,45	1,52
CV (%)		2,99	2,87	1,54	2,80	1,62	2,52	1,93
Médias		68,79	66,02	64,38	64,14	64,09	62,16	63,90
s (média)		1,46	1,34	0,70	1,27	0,73	1,11	0,87
Int. Var.		63,63; 79,47	60,97; 72,34	60,13; 68,97	59,47; 73,09	60,38; 69,19	58,06; 68,72	59,34; 69,53
L02-03D ^b		68,00	...	64,00	...	65,00	...	64,50
L20-01F ^b		70,50	...	69,00	...	69,00	...	69,00

Tabela 3 - Valores e significâncias dos quadrados médios (QM) das análises de variâncias individuais, coeficiente de variação experimental (CV), médias gerais, erro padrão da média (s) e intervalos de variação para os caracteres avaliados na população D em diversos ambientes

(continuação)

Caráter		Florescimento masculino (dias)								
Ambientes ^a		1	2	3	4	5	6	7	8	9
FV	GL	QM								
Repetições	1	4,50 ^{ns}	6,13 ^{ns}	0,56 ^{ns}	59,81 ^{**}	15,13 ^{**}	13,13 ^{ns}	110,63 ^{**}
Progênes	255	9,20 ^{**}	7,15 ^{**}	5,65 ^{**}	8,75 ^{**}	6,15 ^{**}	9,95 ^{**}	6,85 ^{**}
E. Efetivo	225	2,94	2,14	0,71	2,50	1,12	2,46	1,31
CV (%)		2,54	2,32	1,32	2,54	1,64	2,58	1,82
Médias		67,42	63,09	64,14	62,23	64,31	60,76	62,77
s (média)		1,21	1,03	0,60	1,12	0,75	1,11	0,81
Int. Var.		62,59; 73,06	59,91; 68,47	59,66; 69,28	58,75; 67,97	60,13; 69,44	56,31; 67,31	58,53; 68,75
L02-03D ^b		68,00	...	65,00	...	65,50	...	65,00
L20-01F ^b		70,00	...	68,50	...	69,00	...	67,00

Caráter		Número de ramificações do pendão (n°)								
Ambientes ^a		1	2	3	4	5	6	7	8	9
FV	GL	QM								
Repetições	1	68,88 ^{**}	0,69 ^{ns}	14,65 ^{**}	79,85 ^{**}	19,53 ^{**}	4,06 ^{ns}	18,00 [*]
Progênes	255	7,08 ^{**}	6,73 ^{**}	9,84 ^{**}	7,28 ^{**}	7,76 ^{**}	9,45 ^{**}	7,39 ^{**}
E. Efetivo	225	2,36	1,77	1,38	2,40	1,75	2,11	2,24
CV (%)		12,82	10,49	8,12	11,42	9,67	10,49	10,72
Médias		11,99	12,68	14,49	13,58	13,67	13,84	13,96
s (média)		1,09	0,94	0,83	1,10	0,93	1,03	1,06
Int. Var.		6,31; 17,34	7,72; 17,63	8,72; 21,49	9,13; 19,52	7,73; 21,68	8,19; 19,90	8,07; 20,94
L02-03D ^b		13,00	...	13,20	...	14,80	...	14,70
L20-01F ^b		10,40	...	13,90	...	13,30	...	11,90

Tabela 3 - Valores e significâncias dos quadrados médios (QM) das análises de variâncias individuais, coeficiente de variação experimental (CV), médias gerais, erro padrão da média (s) e intervalos de variação para os caracteres avaliados na população D em diversos ambientes

Caráter		Stay-green (nota)									(conclusão)
Ambientes ^a		1	2	3	4	5	6	7	8	9	
FV	GL	QM ^d									
Repetições	1	64,14**	0,21 ^{ns}	40,58**	320,87**	167,62**	223,71**	195,09**	
Progênes	255	6,85**	6,26**	7,69**	6,92**	5,36**	6,93**	4,53**	
E. Efetivo	224	2,48	2,69	2,68	3,65	1,65	3,39	1,31	
CV (%)		14,48	21,90	14,60	18,81	10,31	16,07	9,24	
Médias		3,44	2,37	3,55	3,21	3,94	3,62	3,93	
s (média)		0,35	0,37	0,37	0,43	0,29	0,41	0,26	
Int. Var.		1,41; 4,63	0,83; 3,70	1,15; 4,69	1,53; 4,91	2,12; 5,03	2,07; 4,99	2,05; 4,88	
L02-03D ^b		4,50	...	3,60	...	4,30	...	4,40	
L20-01F ^b		2,90	...	1,50	...	1,90	...	2,30	

^a 1 - Areão 2001/2002; 2 - Caterpillar 2001/2002; 3 - Anhembi 2003/2004; 4 - Areão 2002/2003; 5 - Areão 2003/2004; 6 - Caterpillar 2002/2003; 7 - Caterpillar 2003/2004; 8 - ESALQ 2002/2003; 9 - ESALQ 2003/2004. ^b Linhagens parentais. ^c x10². ^d x 10.

ns, *, ** - não significativo, significativo a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste *F*.

Tabela 4 - Valores e significâncias dos quadrados médios (QM) das análises de variâncias individuais, coeficiente de variação experimental (CV), médias gerais, erro padrão da média (s) e intervalos de variação para os caracteres avaliados na população U em diversos ambientes

(continua)

Caráter		Produção de grãos (g planta ⁻¹)						
Ambientes ^a		1	2	3	4	5	6	7
FV	GL	QM						
Repetições	1	0,21 ^{ns}	645,83 ^{ns}	6.045,27 ^{**}	614,78 ^{ns}	1.669,28 ^{**}	1.368,24 [*]	974,26 ^{ns}
Progênes	255	671,50 ^{**}	545,93 ^{**}	835,81 ^{**}	737,15 ^{**}	713,49 ^{**}	617,55 ^{**}	1.044,37 ^{**}
E. Efetivo	224	117,93	101,74	149,59	109,72	98,95	149,80	149,70
CV (%)		20,81	27,42	33,49	26,23	17,15	28,98	16,54
Médias		52,19	36,79	36,52	39,94	58,01	42,23	73,98
s (média)		7,68	7,13	8,65	7,41	7,03	8,65	8,65
Int. Var.		16,19; 146,00	10,05; 112,53	-3,75; 128,91	9,61; 121,70	25,85; 150,64	8,72; 115,43	33,18; 209,14
L14-04B ^b		...	97,51	60,38	...	120,33
L08-05F ^b		...	12,71	23,91	...	39,85

Caráter		Prolificidade (espiga planta ⁻¹)						
Ambientes ^a		1	2	3	4	5	6	7
FV	GL	QM ^c						
Repetições	1	0,12 ^{ns}	8,20 ^{ns}	70,98 ^{**}	2,92 ^{ns}	11,93 [*]	0,16 ^{ns}	0,00 ^{ns}
Progênes	255	5,90 ^{**}	6,03 ^{**}	8,19 ^{**}	7,39 ^{**}	6,30 ^{**}	7,85 ^{**}	6,82 ^{**}
E. Efetivo	224	2,22	2,69	2,65	2,28	2,48	3,22	2,19
CV (%)		19,51	18,98	27,36	23,55	15,34	24,67	12,45
Médias		0,76	0,86	0,59	0,64	1,03	0,73	1,19
s (média)		0,11	0,12	0,12	0,11	0,11	0,13	0,10
Int. Var.		0,26; 1,29	0,19; 1,28	0,15; 1,22	0,20; 1,14	0,61; 1,59	0,23; 1,31	0,63; 1,78
L14-04B ^b		...	1,11	1,10	...	1,48
L08-05F ^b		...	0,48	0,59	...	0,70

Tabela 4 - Valores e significâncias dos quadrados médios (QM) das análises de variâncias individuais, coeficiente de variação experimental (CV), médias gerais, erro padrão da média (s) e intervalos de variação para os caracteres avaliados na população U em diversos ambientes

(continuação)

Caráter	Intervalo entre florescimentos (dias)							
	Ambientes ^a	1	2	3	4	5	6	7
FV	GL	QM ^d						
Repetições	1	115,80**	2.746,58**	195,31**	2,81 ^{ns}	21,27 ^{ns}	98,46*	20,00 ^{ns}
Progênes	255	21,85**	24,58 ^{ns}	35,47**	29,00**	31,39**	39,09**	20,63**
E. Efetivo	225	12,54	34,38	18,01	13,13	12,09	12,43	6,42
CV (%)		96,36	692,93	89,71	133,36	182,22	83,59	106,32
Médias		1,16	-0,27	1,50	0,86	-0,60	1,33	0,75
s (média)		0,79	1,31	0,95	0,81	0,78	0,79	0,57
Int. Var.		-1,69; 5,47	-3,63; 2,69	-1,34; 6,03	-1,59; 4,91	-4,81; 3,31	-2,25; 5,53	-3,06; 4,34
L14-04B ^b		...	-1,00	-3,00	...	0,00
L08-05F ^b		...	1,30	2,00	...	4,50

Caráter	Florescimento feminino (dias)							
	Ambientes ^a	1	2	3	4	5	6	7
FV	GL	QM						
Repetições	1	6,57 ^{ns}	17,26 ^{ns}	90,28**	68,30**	86,96**	12,19 ^{ns}	39,94**
Progênes	255	9,63**	19,75**	15,69**	16,40**	15,94**	21,21**	12,41**
E. Efetivo	225	1,49	4,34	2,92	2,94	1,76	3,04	1,34
CV (%)		1,79	2,81	2,44	2,47	1,89	2,53	1,68
Médias		68,19	74,16	70,12	69,43	70,30	68,85	68,71
s (média)		0,86	1,47	1,21	1,21	0,94	1,23	0,82
Int. Var.		61,88; 75,59	65,66; 83,41	63,09; 79,47	61,22; 75,84	61,94; 77,09	60,09; 78,38	61,78; 76,38
L14-04B ^b		...	68,00	63,00	...	64,00
L08-05F ^b		...	77,50	78,50	...	75,00

Tabela 4 - Valores e significâncias dos quadrados médios (QM) das análises de variâncias individuais, coeficiente de variação experimental (CV), médias gerais, erro padrão da média (s) e intervalos de variação para os caracteres avaliados na população U em diversos ambientes

(continuação)

Caráter		Florescimento masculino (dias)						
Ambientes ^a		1	2	3	4	5	6	7
FV	GL	QM						
Repetições	1	0,71 ^{ns}	3,61 ^{ns}	25,83 ^{**}	59,81 ^{**}	116,28 ^{**}	0,13 ^{ns}	24,06 [*]
Progênes	255	8,56 ^{**}	14,25 ^{**}	11,37 ^{**}	12,59 ^{**}	12,75 ^{**}	13,83 ^{**}	9,76 ^{**}
E. Efetivo	225	1,68	3,33	2,17	2,42	1,55	2,18	1,36
CV (%)		1,93	2,49	2,15	2,27	1,76	2,19	1,72
Médias		67,03	73,43	68,62	68,57	70,91	67,51	67,96
s (média)		0,92	1,29	1,04	1,10	0,88	1,04	0,83
Int. Var.		61,06; 73,09	65,94; 80,50	62,22; 78,84	60,59; 74,91	62,78; 77,28	59,81; 77,03	60,97; 74,47
L14-04B ^b		...	69,00	66,00	...	64,00
L08-05F ^b		...	76,50	76,50	...	70,50

Caráter		Número de ramificações do pendão (n°)						
Ambientes ^a		1	2	3	4	5	6	7
FV	GL	QM						
Repetições	1	111,94 ^{**}	3,28 ^{ns}	3,06 ^{ns}	141,75 ^{**}	62,44 ^{**}	0,80 ^{ns}	135,92 ^{**}
Progênes	255	9,78 ^{**}	11,22 ^{**}	12,61 ^{**}	8,62 ^{**}	9,94 ^{**}	17,08 ^{**}	16,20 ^{**}
E. Efetivo	225	2,92	4,13	2,91	3,03	2,17	4,09	3,49
CV (%)		11,65	16,35	12,88	12,98	10,75	14,24	11,91
Médias		14,68	12,42	13,23	13,40	13,69	14,20	15,69
s (média)		1,21	1,44	1,21	1,23	1,04	1,43	1,32
Int. Var.		9,71; 21,65	6,23; 21,33	6,81; 20,54	9,38; 20,12	7,51; 22,03	7,20; 24,41	7,69; 24,68
L14-04B ^b		...	13,80	12,60	...	13,40
L08-05F ^b		...	13,60	14,80	...	17,30

Tabela 4 - Valores e significâncias dos quadrados médios (QM) das análises de variâncias individuais, coeficiente de variação experimental (CV), médias gerais, erro padrão da média (s) e intervalos de variação para os caracteres avaliados na população U em diversos ambientes

Caráter		Stay-green (nota)							(conclusão)
Ambientes ^a		1	2	3	4	5	6	7	
FV	GL	QM ^d							
Repetições	1	8,86 [*]	6,32 ^{ns}	130,09 ^{**}	37,94 ^{**}	66,35 ^{**}	13,54 [*]	204,65 ^{**}	
Progênes	255	1,83 ^{**}	1,82 ^{**}	4,68 ^{**}	4,56 ^{**}	4,03 ^{**}	4,32 ^{**}	9,51 ^{**}	
E. Efetivo	224	0,87	1,21	2,60	1,75	1,87	1,97	2,41	
CV (%)		6,30	7,74	15,01	10,22	9,88	10,21	14,07	
Médias		4,67	4,50	3,40	4,10	4,38	4,35	3,49	
s (média)		0,21	0,25	0,36	0,30	0,31	0,31	0,35	
Int. Var.		3,50; 5,20	3,19; 5,12	2,03; 4,65	2,34; 5,02	3,00; 5,29	2,65; 5,17	1,67; 4,91	
L14-04B ^b		...	4,60	4,50	...	3,50	
L08-05F ^b		...	4,00	3,50	...	2,80	

^a 1 - Anhembi 2002/2003; 2 - Anhembi 2003/2004; 3 - Areão 2002/2003; 4 - Caterpillar 2002/2003; 5 - Caterpillar 2003/2004; 6 - ESALQ 2002/2003; 7 - ESALQ 2003/2004.

^b linhagens parentais. ^c x 10². ^d x 10.

ns, *, ** - não significativo, significativo a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste *F*.

Tabela 5 - Valores e significâncias dos quadrados médios (QM)^a da análise de variância conjunta, coeficiente de variação experimental (CV), médias gerais, intervalo de confiança (IC)^b e intervalo de variação das médias das progênies para os caracteres^c avaliados na população D

Caracteres	QM				QM				
	PG		PROL		SG	IF	FF	FM	NRP
FV	GL			GL					
Amb. (A)	8	49.969,00**	489,96**	6	737,47**	2.770,88**	1.121,26**	1.120,12**	183,60**
Prog. (P)	255	641,61**	5,12**	255	10,46**	87,44**	21,02**	19,85**	20,39**
A x P	2040	84,75**	1,36**	1530	1,97**	8,32**	1,50**	1,17**	1,23**
E. Médio	2060	52,69	1,04	1575	1,28	6,05	1,22	0,94	1,00
CV (%)		16,53	14,62		10,39	62,17	1,70	1,53	7,43
Médias		43,91	0,70		3,44	1,25	64,78	63,53	13,46
IC		39,04; 48,77	0,64; 0,76		3,17; 3,70	0,70; 1,80	64,05; 65,52	62,88; 64,18	12,79; 14,12
Int. Var.		21,83; 64,35	0,46; 0,87		2,30; 4,31	-1,22; 4,95	61,23; 71,20	60,29; 68,42	8,86; 18,22
L02-03D ^d		45,04	0,86		4,20	-0,50	65,38	65,88	13,93
IC		21,00; 69,07	0,70; 1,03		3,73; 4,67	-2,58; 1,58	62,92; 67,83	64,14; 67,61	12,98; 14,87
L20-01F ^d		35,19	0,86		2,15	0,75	69,38	68,63	12,38
IC		23,06; 47,33	0,77; 0,95		1,23; 3,07	-0,42; 1,92	67,86; 70,89	67,21; 70,04	10,37; 14,38

^a QM PROL x10²; QM IF e QM SG x10. ^b Intervalo de confiança com $\alpha = 95\%$ de probabilidade. ^c PG - produção de grãos (g planta⁻¹); PROL - prolificidade (espiga planta⁻¹); SG - stay-green (nota); IF - intervalo entre florescimentos (dias); FF - florescimento feminino (dias); FM - florescimento masculino (dias); NRP - número de ramificações do pendão (n°). ^d Linhagens parentais avaliadas em 4 ambientes no ano agrícola 2003/2004.

**Significativo a 1% de probabilidade pelo teste *F*.

Tabela 6 - Valores e significâncias dos quadrados médios (QM)^a da análise de variância conjunta, coeficiente de variação experimental (CV), médias gerais, intervalo de confiança (IC)^b e intervalo de variação das médias das progênies para os caracteres^c avaliados na população U

Caracteres	QM			QM					
	PG	PROL	SG	IF	FF	FM	NRP		
FV	GL			GL					
Amb. (A)	6	48.913,08**	1.172,48**	636,91**	6	1.667,84**	1.024,20**	1.306,45**	290,66**
Prog. (P)	255	1.972,06**	14,02**	6,69**	255	41,99**	44,50**	32,41**	28,64**
A x P	1530	101,81**	1,70**	1,45**	1530	9,84**	1,84**	1,52**	2,35**
E. Médio	1568	62,67	1,27	0,91	1575	7,79	1,27	1,05	1,62
CV (%)		16,32	13,57	7,29		130,47	1,61	1,48	9,17
Médias		48,52	0,83	4,13		0,68	69,96	69,15	13,90
IC		43,19; 53,86	0,76; 0,90	3,92; 4,33		0,15; 1,20	69,25; 70,68	68,49; 69,80	13,09; 14,71
Int. Var.		19,47; 136,35	0,41; 1,32	3,21; 4,81		-0,97; 3,49	62,70; 76,80	62,54; 76,31	8,68; 19,94
L14-04B ^d		92,74	1,23	4,20		-1,33	65,00	66,33	13,27
IC		54,13; 131,34	0,96; 1,50	3,49; 4,91		-3,44; 0,78	61,84; 68,16	63,31; 69,35	11,38; 15,16
L08-05F ^d		25,49	0,59	3,43		2,60	77,00	74,50	15,23
IC		4,67; 46,31	0,38; 0,80	2,70; 4,17		-0,41; 5,61	74,42; 79,58	70,28; 78,72	11,69; 18,78

^a QM PROL x10²; QM IF e QM SG x10. ^b Intervalo de confiança com $\alpha = 95\%$ de probabilidade. ^c PG - produção de grãos (g planta⁻¹); PROL - prolificidade (espiga planta⁻¹); SG - stay-green (nota); IF - intervalo entre florescimentos (dias); FF - florescimento feminino (dias); FM - florescimento masculino (dias); NRP - número de ramificações do pendão (n°). ^d Linhagens parentais avaliadas em 3 ambientes no ano agrícola 2003/2004.

**Significativo a 1% de probabilidade pelo teste *F*.

Tabela 7 - Estimativas das variâncias fenotípicas ($\hat{\sigma}_F^2$), de progênies ($\hat{\sigma}_p^2$), interação progênies x ambientes ($\hat{\sigma}_{PA}^2$), erro experimental ($\hat{\sigma}_E^2$), coeficiente de herdabilidade para médias de progênies (\hat{h}_p^2) e intervalos de confiança (IC)¹ correspondentes relativos aos caracteres² avaliados na população D

Parâmetro	PG	PROL ^a	IF ^b	FF	FM	NRP	SG ^c
$\hat{\sigma}_F^2$	71,29	5,69	12,49	3,00	2,84	2,91	14,94
IC	60,37; 85,48	4,82; 6,82	10,58; 14,98	2,54; 3,60	2,40; 3,40	2,47; 3,49	12,65; 17,92
$\hat{\sigma}_p^2$	61,87	4,18	11,30	2,79	2,67	2,74	12,13
IC	51,15; 76,39	3,35; 5,38	9,41; 13,83	2,33; 3,39	2,24; 3,24	2,29; 3,32	9,90; 15,22
$\hat{\sigma}_{PA}^2$	32,05	3,14	2,27	0,28	0,22	0,23	6,94
IC	26,76; 39,10	2,32; 4,49	1,71; 3,15	0,20; 0,42	0,16; 0,34	0,16; 0,36	5,58; 8,86
$\hat{\sigma}_E^2$	52,69	10,42	6,05	1,22	0,94	1,00	12,75
IC	49,72; 55,94	9,83; 11,06	5,65; 6,50	1,14; 1,31	0,88; 1,01	0,93; 1,07	11,90; 13,69
\hat{h}_p^2 (%)	86,79	73,52	90,48	92,86	94,12	93,97	81,18
IC	84,01; 88,94	67,95; 77,83	88,44; 92,06	91,33; 94,04	92,86; 95,10	92,68; 94,97	77,15; 84,30

¹ Intervalos de confiança com $\alpha = 95\%$ de probabilidade;

² PG - produção de grãos; PROL - prolificidade; IF - intervalo entre florescimentos; FF - florescimento feminino; FM - florescimento masculino; NRP - número de ramificações do pendão; SG - stay-green;

^a x 10³; ^b x 10; ^c x 10².

Tabela 8 - Estimativas das variâncias fenotípicas ($\hat{\sigma}_F^2$), de progênies ($\hat{\sigma}_p^2$), interação progênies x ambientes ($\hat{\sigma}_{PA}^2$), erro experimental ($\hat{\sigma}_E^2$), coeficiente de herdabilidade para médias de progênies (\hat{h}_P^2) e intervalos de confiança (IC)¹ correspondentes relativos aos caracteres² avaliados na população U

Parâmetro	PG	PROL ^a	IF ^b	FF	FM	NRP	SG ^c
$\hat{\sigma}_F^2$	281,72	20,03	6,00	6,36	4,63	4,09	9,55
IC	238,57; 337,81	16,96; 24,02	5,08; 7,19	5,38; 7,62	3,92; 5,55	3,47; 4,91	8,09; 11,46
$\hat{\sigma}_p^2$	267,18	17,59	4,59	6,10	4,41	3,76	7,49
IC	224,28; 323,76	14,57; 21,67	3,70; 5,85	5,13; 7,37	3,71; 5,34	3,14; 4,58	6,06; 9,48
$\hat{\sigma}_{PA}^2$	39,13	4,37	2,05	0,56	0,47	0,72	5,43
IC	31,89; 49,17	3,19; 6,35	1,39; 3,33	0,43; 0,76	0,37; 0,64	0,56; 0,98	4,40; 6,87
$\hat{\sigma}_E^2$	62,67	12,66	7,79	1,27	1,05	1,62	9,05
IC	58,51; 67,30	11,82; 13,60	7,27; 8,36	1,19; 1,37	0,98; 1,13	1,52; 1,74	8,45; 9,72
\hat{h}_P^2 (%)	94,84	87,85	76,58	95,88	95,30	91,81	78,34
IC	93,73; 95,69	85,25; 89,87	71,56; 80,46	94,99; 96,56	94,29; 96,08	90,05; 93,17	73,70; 81,94

¹ Intervalos de confiança com $\alpha = 95\%$ de probabilidade;

² PG - produção de grãos; PROL - prolificidade; IF - intervalo entre florescimentos; FF - florescimento feminino; FM - florescimento masculino; NRP - número de ramificações do pendão; SG - stay-green;

^a x 10³; ^b x 10; ^c x 10².

Tabela 9 - Valores e significâncias dos coeficientes de correlação genética (\hat{r}_G) acima da diagonal, e fenotípica (\hat{r}_F) abaixo da diagonal entre diversos caracteres¹ em duas populações de milho tropical

Populações		PG	PROL	IF	FF	FM	NRP	SG
D	PG	..	0,88**	-0,31 ^{ns}	-0,44**	-0,25 ^{ns}	0,11 ^{ns}	-0,50**
U			0,79**	-0,32 ^{ns}	-0,76**	-0,74**	0,12 ^{ns}	-0,12 ^{ns}
D	PROL	0,82**	..	-0,25 ^{ns}	-0,50**	-0,35*	-0,06 ^{ns}	-0,14 ^{ns}
U		0,77**		-0,53**	-0,69**	-0,59**	-0,11 ^{ns}	0,06 ^{ns}
D	IF	-0,30**	-0,23**	..	0,35*	-0,29 ^{ns}	-0,02 ^{ns}	0,31 ^{ns}
U		-0,28**	-0,45**		0,53**	0,23 ^{ns}	0,25 ^{ns}	-0,37*
D	FF	-0,43**	-0,46**	0,37**	..	0,79**	-0,07 ^{ns}	-0,13 ^{ns}
U		-0,74**	-0,66**	0,48**		0,95**	-0,10 ^{ns}	-0,20 ^{ns}
D	FM	-0,24**	-0,32**	-0,29**	0,79**	..	-0,06 ^{ns}	-0,33 ^{ns}
U		-0,71**	-0,56**	0,18**	0,94**		-0,20 ^{ns}	-0,12 ^{ns}
D	NRP	0,11 ^{ns}	-0,04 ^{ns}	-0,02 ^{ns}	-0,08 ^{ns}	-0,07 ^{ns}	..	-0,15 ^{ns}
U		0,13*	-0,08 ^{ns}	0,22**	-0,11 ^{ns}	-0,20**		-0,06 ^{ns}
D	SG	-0,46**	-0,11 ^{ns}	0,27**	-0,11 ^{ns}	-0,30**	-0,14*	..
U		-0,13*	0,04 ^{ns}	-0,28**	-0,18**	-0,10 ^{ns}	-0,05 ^{ns}	

¹ PG – produção de grãos; PROL – prolificidade; IF – intervalo entre florescimentos; FF – florescimento feminino; FM – florescimento masculino; NRP – número de ramificações do pendão; SG – stay-green.
ns, *, ** - não significativo, significativo a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste *t*.

Tabela 10 - Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter produção de grãos na população D. Localização, valores do TRV para o efeito do QTL e da interação, ambientes nos quais foi detectada presença do QTL, efeitos genéticos, tipo de interação alélica¹ e proporção da variância fenotípica (\hat{R}_{IF}^2) e genética (\hat{R}_{IG}^2) individual e total explicadas pelos QTLs

QTL ^a	Posição			TRV		Ambientes ^c	Efeitos ^d			GD	Direção	\hat{R}_{IF}^2	\hat{R}_{IG}^2
	Bin	cM	Intervalo	Conj.	Int. ^b		a	d	$ d / a $				
qpg1	1.10-1.11	270,67	umc1737-umc1630	43,99	<u>41,37</u>	3, 8	116,16	-49,10	0,42	DP	L02-03D	1,03	1,19
qpg2a	2.01-2.02	37,25	bnlg1017-umc1165	36,31	<u>32,47</u>	6	-117,55	38,14	0,32	DP	L20-01F	1,02	1,18
qpg2b	2.02	70,23	mmc111-bnlg125	35,30	<u>28,97</u>	3, 8, 9	-100,41	231,58	2,31	SD	L20-01F	2,59	2,98
qpg2c	2.02-2.03	82,79	bnlg125-bnlg2248	36,21	<u>33,51</u>	3, 8, 9	-40,34	148,50	3,68	SD	L20-01F	0,89	1,02
qpg2d	2.05-2.06	121,90	dupssr21-nc003	37,93	<u>35,82</u>	3, 6, 8	-23,55	-120,40	5,11	SD	L20-01F	0,55	0,63
qpg2e	2.08	158,33	bnlg1662-bnlg1721	38,80	<u>35,07</u>	6, 8	-151,14	8,33	0,06	A	L20-01F	1,60	1,85
qpg2f	2.07	180,09	umc1042-umc1560	31,15	<u>30,89</u>	8	-33,21	1,05	0,03	A	L20-01F	0,08	0,09
qpg3a	3.04	20,72	bnlg1904-phi029	37,08	<u>30,36</u>	2, 5	165,47	49,21	0,30	DP	L02-03D	2,01	2,31
qpg3b	3.04-3.05	47,02	umc1025-phi053	58,70	<u>41,91</u>	1, 3, 5, 6	324,34	50,91	0,16	A	L02-03D	7,47	8,61
qpg3c	3.05	80,22	phi053-phi073	78,51	<u>70,65</u>	3, 5, 6	209,30	-0,60	0,00	A	L02-03D	3,07	3,54
qpg3d	3.06-3.07	126,93	bnlg197-dupssr17	36,98	<u>33,18</u>	4, 6	-121,92	57,27	0,47	DP	L20-01F	1,16	1,33
qpg3e	3.07-3.08	135,48	umc1528-bnlg1108	39,07	<u>33,32</u>	4, 6, 8	-157,38	128,10	0,81	DC	L20-01F	2,31	2,66
qpg4a	4.10	244,09	umc1532-umc1109	36,77	<u>34,47</u>	2	-92,75	-78,40	0,84	DC	L20-01F	0,82	0,94
qpg4b	4.10	258,75	umc1109-umc1738	36,35	<u>33,71</u>	2	-73,97	101,60	1,37	SD	L20-01F	0,75	0,86
qpg4c	4.10-4.11	265,12	umc1738-bnlg1890	36,61	<u>33,48</u>	2	-113,89	-2,90	0,03	A	L20-01F	0,91	1,05
qpg5a	5.03-5.04	42,63	bnlg1700-dupssr10	33,35	<u>28,73</u>	1, 4, 5, 9	133,59	28,21	0,21	DP	L02-03D	1,25	1,47
qpg5b	5.06-5.07	95,62	umc1524-umc2013	46,28	<u>37,91</u>	2, 3, 4, 5, 7, 9	200,56	-62,40	0,31	DP	L02-03D	2,95	3,41
qpg5c	5.07-5.08	121,19	bnlg2305-umc1792	47,75	<u>33,27</u>	1, 2, 3, 4, 5, 7, 9	275,59	-45,30	0,16	A	L02-03D	5,40	6,22
qpg8a	8.02-8.03	16,83	bnlg2235-phi125	36,93	<u>28,56</u>	1, 2, 5	218,28	29,67	0,14	A	L02-03D	3,37	3,89
qpg8b	8.03-8.05	28,87	bnlg1863-bnlg1812	31,71	<u>26,64</u>	1, 2, 7, 9	107,86	164,04	1,52	SD	L02-03D	1,75	2,03
qpg8c	8.05-8.06	50,01	bnlg1812-bnlg240	31,07	<u>30,26</u>	7	45,31	87,37	1,93	SD	L02-03D	0,41	0,47
qpg8d	8.06-8.07	66,81	bnlg240-umc1055	31,16	<u>30,75</u>	7	-4,77	70,50	14,76	SD	L20-01F	0,16	0,20
qpg9a	9.01	0,01	phi068-umc1040	34,31	<u>28,13</u>	1, 4, 8, 9	147,74	131,61	0,89	DC	L02-03D	2,14	2,46
qpg9b	9.00-9.01	10,78	bnlg1272-bnlg1583	35,39	<u>28,13</u>	1, 8, 9	166,51	171,94	1,03	DC	L02-03D	2,95	3,43
							GMD	0,69	DP	Total	46,72	53,83	

^a Os nomes dos QTLs são compostos por código indicando o caráter correspondente (qpg – QTL para produção de grãos), seguido por número indicando o cromossomo no qual se encontra o QTL e por letra identificando os vários QTLs localizados em um mesmo cromossomo.

^b Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTLs x ambientes.

^c Ambientes: 1 (Anhembí 03/04); 2 (Areão 02/03); 3 (Areão 03/04); 4 (Caterpillar 02/03); 5 (Caterpillar 03/04); 6 (ESALQ 02/03); 7 (ESALQ 03/04); 8 (Areão 01/02); 9 (Caterpillar 01/02). ^d x 10².

¹ A - aditiva; DP - dominância parcial; DC - dominância completa; SD – sobredominância.

Tabela 11 - Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter produção de grãos na população U. Localização, valores do TRV para o efeito do QTL e da interação, ambientes nos quais foi detectada a presença do QTL, efeitos genéticos, tipo de interação alélica¹ e proporção da variância fenotípica (\hat{R}_{IF}^2) e genética (\hat{R}_{IG}^2) individual e total explicadas pelos QTLs

QTL ^a	Posição			TRV		Ambientes ^c	Efeitos ^d		d / a	GD	Direção	\hat{R}_{IF}^2	\hat{R}_{IG}^2	
	Bin	cM	Intervalo	Conj.	Int. ^b		a	d						
qpg1a	1.02	44,35	bnlg1627-bnlg1083	28,97	21,69		-247,35	340,88	1,38	SD	L08-05F	2,12	2,23	
qpg1b	1.11-1.12	263,93	umc1630-umc1605	30,25	<u>30,08</u>		-40,38	36,12	0,89	DC	L08-05F	0,04	0,04	
qpg2a	2.00-2.02	2,01	umc1165-bnlg1338	32,19	<u>30,15</u>	3, 7	1,25	-239,66	191,05	SD	L14-04B	0,51	0,54	
qpg2b	2.01-2.02	6,23	bnlg1338-umc1227	34,69	<u>32,84</u>	7	-1,81	-221,76	122,77	SD	L08-05F	0,44	0,46	
qpg2c	2.02	18,39	umc1265-umc1934	26,85	<u>26,27</u>	4	-122,84	-98,62	0,80	DP	L08-05F	0,35	0,37	
qpg2d	2.03-2.04	48,45	dupssr27-bnlg381	29,64	21,26		-280,03	255,22	0,91	DC	L08-05F	1,97	2,08	
qpg2e	2.04	69,18	bnlg381-bnlg166	34,96	17,30		-581,48	42,99	0,07	A	L08-05F	6,02	6,34	
qpg2f	2.04-2.05	86,94	bnlg166-dupssr21	32,17	18,19		-485,46	-81,45	0,17	A	L08-05F	4,24	4,47	
qpg2g	2.08-2.09	208,98	umc1230-bnlg1520	28,52	<u>27,23</u>		-120,84	75,08	0,62	DP	L08-05F	0,31	0,33	
qpg3	3.07-3.08	149,61	umc1659-umc1320	35,16	<u>24,51</u>	1, 2, 3, 4, 5, 7	-213,86	-517,33	2,42	SD	L08-05F	3,19	3,36	
qpg4a	4.06	81,18	bnlg252-bnlg2291	32,99	<u>23,45</u>	2, 4, 5	449,64	68,53	0,15	A	L14-04B	3,63	3,83	
qpg4b	4.07-4.08	107,91	dupssr34-bnlg2244	29,14	20,12		368,93	113,97	0,31	DP	L14-04B	2,53	2,67	
qpg8a	8.02-8.03	32,58	phi119-umc1034	36,76	<u>24,08</u>	1, 6	-157,52	645,15	4,10	SD	L08-05F	4,13	4,36	
qpg8b	8.02-8.04	37,37	umc1034-phi115	31,52	18,68		-153,68	608,32	3,96	SD	L08-05F	3,70	3,90	
qpg9	9.03-9.04	40,41	bnlg430-umc1107	28,23	11,11		-390,64	654,12	1,67	SD	L08-05F	6,51	6,86	
qpg10a	10.01-10.02	17,24	umc1319-bnlg1451	27,37	<u>24,77</u>	1, 4	-145,95	199,62	1,37	SD	L08-05F	0,73	0,77	
qpg10b	10.07	115,02	umc1196-umc1038	37,85	<u>32,96</u>	2, 6, 7	-180,03	281,82	1,57	SD	L08-05F	1,28	1,35	
									GMD	5,08	SD	Total	41,70	43,97

^a Os nomes dos QTLs são compostos por código indicando o caráter correspondente (qpg - QTL para produção de grãos), seguido por número indicando o cromossomo no qual se encontra o QTL e por letra identificando os vários QTLs localizados em um mesmo cromossomo.

^b Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTLs x ambientes.

^c Ambientes: 1 (Anhembi 02/03); 2 (Anhembi 03/04); 3 (Areão 02/03); 4 (Caterpillar 02/03); 5 (Caterpillar 03/04); 6 (ESALQ 02/03); 7 (ESALQ 03/04). ^d x 10².

¹ A - aditiva; DP - dominância parcial; DC - dominância completa; SD - sobredominância.

Tabela 12 - Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter prolificidade na população D. Localização, valores do TRV para o efeito do QTL e da interação, ambientes nos quais foi detectada presença do QTL, efeitos genéticos, tipo de interação alélica¹ e proporção da variância fenotípica (\hat{R}_{IF}^2) e genética (\hat{R}_{IG}^2) individual e total explicadas pelos QTLs

QTL ^a	Posição		TRV		Ambientes ^c	Efeitos ^d		d / a	GD	Direção	\hat{R}_{IF}^2	\hat{R}_{IG}^2		
	Bin	cM	Intervalo	Conj.		Int. ^b	a						d	
qprol1	1.10-1.11	270,67	umc1737-umc1630	37,93	<u>37,11</u>	3, 8	-0,20	-0,90	5,51	SD	L20-01F	0,37	0,51	
qprol2a	2.01-2.02	57,53	umc1227-mmcc111	37,42	<u>26,61</u>	1, 2, 4	-1,60	1,96	1,26	SD	L20-01F	3,80	5,16	
qprol2b	2.02	70,23	mmcc111-bnlgl125	47,41	<u>43,67</u>	3, 4, 9	-0,80	1,44	1,82	SD	L20-01F	1,45	1,97	
qprol2c	2.02-2.03	81,79	bnlg125-bnlgs2248	43,36	<u>42,62</u>	3, 4, 9	-0,30	0,42	1,43	SD	L20-01F	0,15	0,21	
qprol2d	2.03-2.05	114,53	bnlg2248-dupssr21	60,89	<u>55,82</u>	2, 6, 7	1,84	0,48	0,26	DP	L02-03D	3,06	4,16	
qprol2e	2.07	180,09	umc1042-umc1560	35,77	<u>29,32</u>	7, 8	1,36	-1,50	1,07	DC	L02-03D	2,62	3,58	
qprol3a	3.04	21,72	bnlg1904-phi029	54,80	<u>45,60</u>	2, 5	1,65	0,53	0,32	DP	L02-03D	2,52	3,43	
qprol3b	3.04-3.05	38,02	umc1025-phi053	34,95	<u>30,02</u>	3, 5, 6	1,39	-0,60	0,40	DP	L02-03D	1,84	2,50	
qprol3c	3.05	83,22	phi053-phi073	41,13	<u>39,56</u>	5, 9	0,75	0,11	0,15	A	L02-03D	0,50	0,68	
qprol3d	3.09-3.10	225,81	umc1639-umc1641	37,47	<u>36,18</u>	1	0,17	-1,10	6,10	SD	L02-03D	0,52	0,71	
qprol4	4.03-4.07	157,49	umc1550-dupssr34	42,57	<u>39,16</u>		0,96	2,08	2,18	SD	L02-03D	2,71	3,68	
qprol5a	5.02-5.03	18,27	bnlg1660-bnlgl105	33,33	<u>29,87</u>	8	-1,20	0,06	0,05	A	L20-01F	1,25	1,70	
qprol5b	5.04-5.05	65,74	bnlg1208-mmcc0282	34,12	<u>33,76</u>	1	0,04	0,64	16,46	SD	L02-03D	0,18	0,25	
qprol5c	5.07	110,41	umc2013-bnlgl2305	38,00	<u>22,89</u>		2,12	-0,70	0,35	DP	L02-03D	4,17	5,67	
qprol5d	5.07-5.08	118,19	bnlg2305-umc1792	42,27	<u>25,40</u>		-2,43	-1,40	0,58	DP	L20-01F	6,04	8,21	
qprol6a	6.01-6.04	64,18	umc1133-mmcc0523	31,00	<u>30,88</u>	8	-0,20	0,07	0,35	DP	L20-01F	0,04	0,05	
qprol6b	6.04	68,20	mmcc0523-umc2006	32,03	<u>31,95</u>	8	-0,20	0,03	0,16	A	L20-01F	0,02	0,03	
qprol8a	8.02-8.03	22,83	bnlg2235-phi125	34,94	<u>30,92</u>	1, 2	1,00	1,14	1,14	DC	L02-03D	1,44	1,96	
qprol8b	8.07-8.08	95,80	umc1055-bnlgl1056	31,85	<u>30,65</u>	2, 8	-0,20	-1,00	3,92	SD	L20-01F	0,45	0,61	
									GMD	1,07	DC	Total	33,13	45,06

^a Os nomes dos QTLs são compostos por código indicando o caráter correspondente (qprol – QTL para prolificidade), seguido por número indicando o cromossomo no qual se encontra o QTL e por letra identificando os vários QTLs localizados em um mesmo cromossomo.

^b Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTLs x ambientes.

^c Ambientes: 1 (Anhemi 03/04); 2 (Areão 02/03); 3 (Areão 03/04); 4 (Caterpillar 02/03); 5 (Caterpillar 03/04); 6 (ESALQ 02/03); 7 (ESALQ 03/04) 8 (Areão 01/02); 9 (Caterpillar 01/02). ^d x 10².

¹ A - aditiva; DP - dominância parcial; DC - dominância completa; SD – sobredominância.

Tabela 13 - Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter prolificidade na população U. Localização, valores do TRV para o efeito do QTL e da interação, ambientes nos quais foi detectada a presença do QTL, efeitos genéticos, tipo de interação alélica¹ e proporção da variância fenotípica (\hat{R}_{IF}^2) e genética (\hat{R}_{IG}^2) individual e total explicadas pelos QTLs

QTL ^a	Posição			TRV		Ambientes ^c	Efeitos ^d		d / a	GD	Direção	\hat{R}_{IF}^2	\hat{R}_{IG}^2	
	Bin	cM	Intervalo	Conj.	Int. ^b		a	d						
qprol1a	1.00-1.01	0,01	umc1177-umc1106	26,94	<u>23,00</u>	2	-0,73	-2,59	3,53	SD	L08-05F	0,97	1,11	
qprol1b	1.02	44,35	bnlg1627-bnlg1083	37,06	<u>29,77</u>	1, 2	-0,49	4,31	8,71	SD	L08-05F	2,38	2,70	
qprol1c	1.03-1.04	74,46	umc1021-bnlg2238	31,14	<u>27,14</u>	3, 6	-1,58	2,24	1,42	SD	L08-05F	1,25	1,42	
qprol1d	1.05	101,98	umc2025-umc1601	27,44	<u>23,51</u>	7	2,17	1,35	0,62	DP	L14-04B	1,40	1,59	
qprol1e	1.05-1.06	122,85	umc1601-umc1508	29,59	<u>17,12</u>		0,74	5,21	7,01	SD	L14-04B	3,52	4,01	
qprol1f	1.06	128,74	umc1508-bnlg1598	28,63	16,51		0,84	4,77	5,71	SD	L14-04B	3,02	3,43	
qprol1g	1.09-1.11	229,79	umc1431-phi120	27,79	<u>26,87</u>	6	-0,85	0,96	1,13	DC	L08-05F	0,30	0,34	
qprol1h	1.11	236,43	phi120-umc1630	29,52	<u>28,76</u>	6	-0,85	0,74	0,86	DC	L08-05F	0,25	0,28	
qprol1i	1.11-1.12	263,93	umc1630-umc1605	35,45	<u>31,27</u>	4, 6	-0,25	2,97	11,68	SD	L08-05F	1,12	1,27	
qprol2a	2.01-2.02	4,23	bnlg1338-umc1227	32,04	<u>30,00</u>	3	0,11	-2,08	19,43	SD	L14-04B	0,54	0,62	
qprol2b	2.03	45,92	bnlg2248-dupssr27	57,81	<u>25,52</u>	1, 2, 3, 4, 6, 7	-5,51	2,86	0,52	DP	L08-05F	8,61	9,80	
qprol2c	2.03-2.04	54,45	dupssr27-bnlg381	61,01	22,08		-6,21	3,89	0,63	DP	L08-05F	11,51	13,11	
qprol3	3.08-3.09	151,96	umc1320-bnlg1536	31,01	<u>23,45</u>	2, 3, 4	-1,68	-3,69	2,19	SD	L08-05F	2,41	2,74	
qprol4a	4.07-4.08	113,91	dupssr34-bnlg2244	28,12	<u>25,06</u>	4, 5, 6	1,56	2,25	1,44	SD	L14-04B	1,24	1,41	
qprol4b	4.10-4.11	180,91	bnlg1337-umc1197	28,16	22,10		-2,72	-0,48	0,18	A	L08-05F	1,88	2,14	
qprol5a	5.02-5.03	71,68	bnlg1879-umc1056	28,13	<u>23,16</u>	7	-2,02	2,62	1,30	SD	L08-05F	1,87	2,13	
qprol5b	5.03	76,08	umc1056-bnlg1902	28,62	<u>24,16</u>	1, 7	-1,83	2,77	1,51	SD	L08-05F	1,80	2,05	
qprol5c	5.05-5.06	162,09	mme0481-bnlg278	26,77	<u>23,47</u>	2	-1,27	-2,27	1,79	SD	L08-05F	1,05	1,20	
qprol7	7.05	145,36	umc1154-umc1407	28,29	19,51		-3,74	1,84	0,49	DP	L08-05F	3,92	4,46	
qprol8a	8.00-8.02	18,88	phi420701-phi119	30,51	18,76		-1,27	6,43	5,08	SD	L08-05F	5,56	6,33	
qprol8b	8.02-8.03	29,58	phi119-umc1034	27,48	17,97		-1,23	5,42	4,41	SD	L08-05F	4,04	4,60	
qprol9	9.03-9.04	41,41	bnlg430-umc1107	31,45	<u>24,62</u>	1	-1,24	5,15	4,14	SD	L08-05F	3,69	4,21	
GMD										2,92	SD	Total	62,35	70,97

^a Os nomes dos QTLs são compostos por código indicando o caráter correspondente (qprol – QTL para prolificidade), seguido por número indicando o cromossomo no qual se encontra o QTL e por letra identificando os vários QTLs localizados em um mesmo cromossomo.

^b Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTLs x ambientes.

^c Ambientes: 1 (Anhembi 02/03); 2 (Anhembi 03/04); 3 (Areão 02/03); 4 (Caterpillar 02/03); 5 (Caterpillar 03/04); 6 (ESALQ 02/03); 7 (ESALQ 03/04). ^d x 10².

¹ A - aditiva; DP - dominância parcial; DC - dominância completa; SD – sobredominância.

Tabela 14 - Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter intervalo entre florescimentos na população D. Localização, valores do TRV para o efeito do QTL e da interação, ambientes nos quais foi detectada presença do QTL, efeitos genéticos, tipo de interação alélica¹ e proporção da variância fenotípica (\hat{R}_{IF}^2) e genética (\hat{R}_{IG}^2) individual e total explicadas pelos QTLs

QTL ^a	Posição			TRV		Ambientes ^c	Efeitos ^d		d / a	GD	Direção	\hat{R}_{IF}^2	\hat{R}_{IG}^2	
	Bin	cM	Intervalo	Conj.	Int. ^b		a	d						
qif1	1.08-1.10	211,61	dupssr12-bnlgl1720	28,94	<u>25,94</u>	5	5,23	18,47	3,53	SD	L02-03D	0,79	0,88	
qif2a	2.08	145,03	phi127-bnlgl662	31,35	11,73		33,19	-5,50	0,17	A	L02-03D	4,47	4,94	
qif2b	2.07-2.08	160,90	bnlg1721-bnlgl1045	39,15	21,02		30,67	8,65	0,28	DP	L02-03D	3,91	4,33	
qif2c	2.07-2.08	166,51	bnlg1045-bnlgl2077	35,03	16,14		32,38	-2,00	0,06	A	L02-03D	4,21	4,65	
qif3a	3.02-3.03	2,01	bnlg1523-bnlgl1647	27,08	<u>26,07</u>	7	-7,90	-1,64	0,21	DP	L20-01F	0,26	0,28	
qif3b	3.06-3.07	127,52	dupssr17-umc1659	43,78	<u>25,72</u>	2, 3, 4, 5, 6, 7	32,57	-15,88	0,49	DP	L02-03D	4,75	5,25	
qif3c	3.07	130,10	umc1659-umc1528	43,37	<u>25,83</u>	2, 3, 4, 5, 6, 7	33,72	-11,42	0,34	DP	L02-03D	4,81	5,32	
qif3d	3.09-3.10	197,80	umc1052-umc1594	28,14	<u>22,81</u>	1, 3, 4, 6	-8,63	-21,53	2,49	SD	L20-01F	1,23	1,35	
qif4	4.03-4.07	154,49	umc1550-dupssr34	26,94	11,37		-39,42	1,72	0,04	A	L20-01F	6,22	6,88	
qif5a	5.02-5.03	33,78	bnlg1879-bnlgl1700	27,41	20,45		-22,56	-25,84	1,15	DC	L20-01F	3,37	3,73	
qif5b	5.04	53,71	dupssr10-bnlgl208	40,01	18,12		-33,90	31,11	0,92	DC	L20-01F	6,54	7,22	
qif6a	6.01-6.04	53,18	umc1133-mm0523	46,64	<u>38,35</u>	3, 4, 6, 7	-31,05	-7,20	0,23	DP	L20-01F	3,96	4,38	
qif6b	6.04	68,20	mmc0523-umc2006	32,02	21,90		-32,69	5,72	0,17	A	L20-01F	4,34	4,80	
qif6c	6.04-6.05	77,46	umc1614-nc013	42,66	<u>27,78</u>	1, 3, 5, 6, 7	-31,32	14,80	0,47	DP	L20-01F	4,36	4,82	
qif8	8.05-8.06	53,01	bnlg1812-bnlgl240	29,29	<u>26,48</u>	5	16,48	4,71	0,29	DP	L02-03D	1,13	1,25	
qif10	10.07	81,67	bnlg1360-umc2021	26,74	10,35		12,10	-53,73	4,44	SD	L02-03D	6,36	7,03	
									GMD	0,90	DC	Total	60,73	67,11

^a Os nomes dos QTLs são compostos por código indicando o caráter correspondente (qif – QTL para intervalo entre florescimentos), seguido por número indicando o cromossomo no qual se encontra o QTL e por letra identificando os vários QTLs localizados em um mesmo cromossomo.

^b Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTLs x ambientes.

^c Ambientes: 1 (Anhembi 03/04); 2 (Areão 02/03); 3 (Areão 03/04); 4 (Caterpillar 02/03); 5 (Caterpillar 03/04); 6 (ESALQ 02/03); 7 (ESALQ 03/04). ^d x 10².

¹ A - aditiva; DP - dominância parcial; DC - dominância completa; SD – sobredominância.

Tabela 15 - Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter intervalo entre florescimentos na população U. Localização, valores do TRV para o efeito do QTL e da interação, ambientes nos quais foi detectada a presença do QTL, efeitos genéticos, tipo de interação alélica¹ e proporção da variância fenotípica (\hat{R}_{IF}^2) e genética (\hat{R}_{IG}^2) individual e total explicadas pelos QTLs

QTL ^a	Posição		TRV		Ambientes ^c	Efeitos ^d		d / a	GD	Direção	\hat{R}_{IF}^2	\hat{R}_{IG}^2	
	Bin	cM	Intervalo	Conj.		Int. ^b	a						d
	qif1a	1.00-1.01	12,66	umc1106-bnlgl1014		37,81	<u>34,40</u>						3, 7
qif1b	1.02-1.03	50,22	bnlg1083-umc1073	57,59	<u>36,06</u>	3, 4, 5, 7	23,62	-11,69	0,49	DP	L14-04B	5,22	6,82
qif1c	1.03	61,12	umc1073-umc1021	42,21	<u>28,16</u>	3, 4, 7	22,35	-4,86	0,22	DP	L14-04B	4,26	5,56
qif1d	1.03-1.04	70,46	umc1021-bnlg2238	39,30	<u>32,88</u>	3, 4, 7	15,56	1,54	0,10	A	L14-04B	2,03	2,65
qif1e	1.04-1.05	87,01	bnlg2238-umc2025	43,28	<u>39,82</u>		13,68	-1,34	0,10	A	L14-04B	1,57	2,05
qif1f	1.05	101,98	umc2025-umc1601	33,03	<u>31,89</u>	1, 3	4,25	4,97	1,17	DC	L14-04B	0,25	0,33
qif1g	1.06-1.07	151,00	umc1035-bnlgl615	36,48	16,18		9,25	-35,53	3,84	SD	L14-04B	5,98	7,80
qif1h	1.07-1.08	163,10	bnlg615-phi037	33,88	16,20		15,67	-23,49	1,50	SD	L14-04B	4,35	5,68
qif1i	1.07-1.09	172,92	phi037-umc1431	33,15	17,15		17,81	-18,25	1,02	DC	L14-04B	4,03	5,26
qif1j	1.09-1.11	218,79	umc1431-phi120	27,73	18,24		19,88	-0,50	0,02	A	L14-04B	3,30	4,30
qif1k	1.11	241,43	phi120-umc1630	34,44	<u>27,89</u>	3, 5	14,93	-1,47	0,10	A	L14-04B	1,87	2,44
qif1l	1.11-1.12	255,93	umc1630-umc1605	38,70	<u>36,11</u>	5	8,56	5,49	0,64	DP	L14-04B	0,74	0,96
qif2a	2.00-2.02	3,01	umc1165-bnlgl338	31,17	<u>29,23</u>	1	-5,40	-8,74	1,62	SD	L08-05F	0,56	0,73
qif2b	2.01-2.02	7,21	umc1227-bnlgl1017	31,85	<u>29,01</u>	1	-5,44	-11,19	2,05	SD	L08-05F	0,77	1,00
qif2c	2.02	16,39	umc1265-umc1934	38,17	<u>29,29</u>	1, 6	-16,19	-22,96	1,42	SD	L08-05F	4,38	5,72
qif2d	2.02-2.03	37,99	bnlg125-umc1845	31,21	<u>28,13</u>	5	2,00	-13,70	6,84	SD	L14-04B	0,82	1,06
qif2e	2.03	47,92	bnlg2248-dupssr27	35,21	<u>33,27</u>	2, 5	0,88	-10,32	11,74	SD	L14-04B	0,45	0,59
qif2f	2.04	69,18	bnlg381-bnlgl166	28,33	<u>26,95</u>	5	-5,89	-12,69	2,15	SD	L08-05F	0,96	1,25
qif2g	2.08	191,33	umc1464-umc1633	30,10	18,55		15,87	11,71	0,74	DP	L14-04B	2,67	3,49
qif2h	2.08-2.09	206,98	umc1230-bnlgl1520	31,72	<u>24,50</u>	5	11,54	9,93	0,86	DC	L14-04B	1,52	1,99
qif3a	3.05-3.06	79,35	mmc0022-bnlgl1798	29,00	<u>27,32</u>	5	7,29	-9,53	1,31	SD	L14-04B	0,82	1,07
qif3b	3.09	167,02	bnlg1536-bnlgl1754	29,64	20,94		14,76	4,84	0,33	DP	L14-04B	1,91	2,50
qif3c	3.09-3.10	184,86	bnlg1754-bnlgl1098	34,12	<u>28,58</u>	2	12,67	12,68	1,00	DC	L14-04B	2,01	2,62
qif4a	4.06	79,18	bnlg252-bnlgl2291	33,19	<u>32,64</u>	7	-5,43	3,52	0,65	DP	L08-05F	0,30	0,39
qif4b	4.07-4.08	100,91	dupssr34-bnlgl2244	36,94	<u>32,61</u>	1, 4, 7	-9,44	10,51	1,11	DC	L08-05F	1,20	1,57
qif7a	7.00-7.01	0,01	umc1426-umc1632	29,79	<u>22,92</u>	1, 6	-2,78	-19,09	6,86	SD	L08-05F	1,58	2,07
qif7b	7.05-7.06	152,68	umc1407-phi116	38,45	<u>35,97</u>	3, 4, 6, 7	6,70	-9,60	1,43	SD	L14-04B	0,76	0,99
qif8a	8.00-8.02	17,88	phi420701-phi119	29,86	20,70		19,95	-4,05	0,20	A	L14-04B	3,38	4,42

(continua)

Tabela 15 - Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter intervalo entre florescimentos na população U. Localização, valores do TRV para o efeito do QTL e da interação, ambientes nos quais foi detectada a presença do QTL, efeitos genéticos, tipo de interação alélica¹ e proporção da variância fenotípica (\hat{R}_{IF}^2) e genética (\hat{R}_{IG}^2) individual e total explicadas pelos QTLs

QTL ^a	Posição		TRV		Ambientes ^c	Efeitos ^d		d / a	GD	Direção	(conclusão)		
	Bin	cM	Intervalo	Conj.		Int. ^b	a				d	\hat{R}_{IF}^2	\hat{R}_{IG}^2
	qif8b	8.02-8.04	49,37	umc1034-phi115		30,58	<u>25,63</u>				1, 6	6,46	15,32
qif8c	8.03-8.04	54,03	phi115-bnl1863	31,64	<u>28,59</u>	1, 6	5,20	13,91	2,68	SD	L14-04B	1,03	1,35
qif9a	9.03-9.04	46,41	bnlg430-umc1107	42,15	<u>30,25</u>	1, 3, 5, 6, 7	13,48	-24,04	1,78	SD	L14-04B	3,92	5,12
qif9b	9.06-9.08	100,61	umc1733-bnl619	33,30	<u>28,82</u>	1, 3, 4	-12,05	8,79	0,73	DP	L08-05F	1,53	2,00
qif9c	9.07-9.08	109,29	bnlg619-bnl128	36,93	<u>32,44</u>	1, 3, 4	-7,30	14,62	2,00	SD	L08-05F	1,33	1,74
qif10	10.04	67,59	bnlg1526-umc1930	31,77	<u>26,35</u>	3, 5, 6	-10,00	13,69	1,37	SD	L08-05F	1,61	2,11
							GMD	1,45	SD	Total	69,30	90,50	

^a Os nomes dos QTLs são compostos por código indicando o caráter correspondente (qif – QTL para intervalo entre florescimentos), seguido por número indicando o cromossomo no qual se encontra o QTL e por letra identificando os vários QTLs localizados em um mesmo cromossomo.

^b Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTLs x ambientes.

^c Ambientes: 1 (Anhembi 02/03); 2 (Anhembi 03/04); 3 (Areão 02/03); 4 (Caterpillar 02/03); 5 (Caterpillar 03/04); 6 (ESALQ 02/03); 7 (ESALQ 03/04). ^d x 10².

¹ A - aditiva; DP - dominância parcial; DC - dominância completa; SD – sobredominância.

Tabela 16 - Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter florescimento feminino na população D. Localização, valores do *TRV* para o efeito do QTL e da interação, ambientes nos quais foi detectada a presença do QTL, efeitos genéticos, tipo de interação alélica¹ e proporção da variância fenotípica (\hat{R}_{IF}^2) e genética (\hat{R}_{IG}^2) individual e total explicadas pelos QTLs

QTL ^a	Posição			TRV		Ambientes ^c	Efeitos ^d		d / a	GD	Direção	\hat{R}_{IF}^2	\hat{R}_{IG}^2
	Bin	cM	Intervalo	Conj.	Int. ^b		a	d					
qff1	1.07 -1.08	195,88	umc1147-dupssr12	26,45	<u>24,30</u>	1, 7	-2,22	-23,84	10,73	SD	L20-01F	0,48	0,52
qff2	2.01-2.02	50,53	umc1227-mmco111	27,68	<u>25,50</u>		-17,08	3,95	0,23	DP	L20-01F	0,50	0,54
qff4a	4.08	199,42	bnlg2162-umc1086	26,92	<u>24,46</u>	2, 5	16,80	15,16	0,90	DC	L02-03D	0,66	0,71
qff4b	4.10-4.11	265,12	umc1738-bnlg1890	31,96	<u>20,87</u>		35,44	-27,18	0,77	DP	L02-03D	2,71	2,92
qff5a	5.04	55,71	dupssr10-bnlg1208	36,25	<u>35,44</u>	1, 4	9,29	-9,78	1,05	DC	L02-03D	0,22	0,24
qff5b	5.04-5.05	62,74	bnlg1208-mmco282	33,02	<u>32,50</u>	1, 4	5,75	-11,39	1,98	SD	L02-03D	0,16	0,18
qff6a	6.01	34,31	bnlg426-umc1133	27,24	<u>23,52</u>	3, 7	-14,27	-29,22	2,05	SD	L20-01F	1,05	1,13
qff6b	6.01-6.04	52,18	umc1133-mmco523	34,34	<u>24,22</u>	2, 3, 6, 7	-41,58	-44,90	1,08	DC	L20-01F	4,56	4,91
qff8	8.05-8.06	54,01	bnlg1812-bnlg240	31,12	<u>30,25</u>		12,80	0,73	0,06	A	L02-03D	0,27	0,29
qff9a	9.07	124,16	bnlg1525-bnlg128	35,99	<u>18,58</u>		55,27	-14,00	0,25	DP	L02-03D	5,25	5,65
qff9b	9.07	127,80	bnlg128-bnlg279	36,34	<u>20,17</u>		52,15	-10,02	0,19	A	L02-03D	4,61	4,97
qff10a	10.02-10.03	13,01	umc1576-bnlg1716	44,26	<u>31,63</u>	1, 3, 4, 5	54,37	-16,66	0,31	DP	L02-03D	5,16	5,55
qff10b	10.03-10.04	27,84	bnlg1716-bnlg1526	33,14	<u>22,79</u>	3, 5	44,49	3,20	0,07	A	L02-03D	3,31	3,56
qff10c	10.04-10.05	30,40	umc1827-umc2043	34,76	<u>24,18</u>	1, 3, 5	43,08	12,86	0,30	DP	L02-03D	3,23	3,48
							GMD	0,64	DP	Total	32,17	34,64	

^a Os nomes dos QTLs são compostos por código indicando o caráter correspondente (qff – QTL para florescimento feminino), seguido por número indicando o cromossomo no qual se encontra o QTL e por letra identificando os vários QTLs localizados em um mesmo cromossomo.

^b Valores sublinhados do *TRV* indicam efeito significativo da interação QTLs x ambientes.

^c Ambientes: 1 (Anhembí 03/04); 2 (Areão 02/03); 3 (Areão 03/04); 4 (Caterpillar 02/03); 5 (Caterpillar 03/04); 6 (ESALQ 02/03); 7 (ESALQ 03/04). ^d x 10².

¹ A - aditiva; DP - dominância parcial; DC - dominância completa; SD - sobredominância.

Tabela 17 - Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter florescimento feminino na população U. Localização, valores do TRV para o efeito do QTL e da interação, ambientes nos quais foi detectada a presença do QTL, efeitos genéticos, tipo de interação alélica¹ e proporção da variância fenotípica (\hat{R}_{IF}^2) e genética (\hat{R}_{IG}^2) individual e total explicadas pelos QTLs

QTL ^a	Posição		TRV		Ambientes ^c	Efeitos ^d		d / a	GD	Direção	\hat{R}_{IF}^2	\hat{R}_{IG}^2	
	Bin	cM	Intervalo	Conj.		Int. ^b	a						d
qff1a	1.00-1.01	13,66	umc1106-bnlg1014	40,02	<u>39,10</u>	3	-0,11	21,18	194,47	SD	L08-05F	0,18	0,18
qff1b	1.02-1.03	50,22	bnlg1083-umc1073	31,09	<u>26,34</u>	2, 4, 5, 7	47,09	-22,60	0,48	DP	L14-04B	1,94	2,03
qff1c	1.03	62,12	umc1073-umc1021	45,62	<u>34,37</u>	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7	57,95	-31,02	0,54	DP	L14-04B	3,02	3,15
qff1d	1.04-1.05	83,01	bnlg2238-umc2025	31,15	<u>24,52</u>	3, 4, 5, 6, 7	51,46	-18,99	0,37	DP	L14-04B	2,22	2,32
qff1e	1.07-1.08	168,10	bnlg615-phi037	32,77	<u>26,86</u>	1, 2, 4	-7,34	-58,62	7,99	SD	L08-05F	1,39	1,45
qff1f	1.07-1.09	182,92	phi037-umc1431	34,33	<u>29,50</u>	2, 4	-4,77	-67,19	14,10	SD	L08-05F	1,79	1,87
qff1g	1.09-1.11	220,79	umc1431-phi120	36,24	<u>31,48</u>		18,20	-74,38	4,09	SD	L14-04B	2,44	2,54
qff2a	2.02	27,08	umc1934-bnlg2277	35,41	<u>32,28</u>		-53,24	-0,84	0,02	A	L08-05F	2,23	2,33
qff2b	2.02-2.03	30,36	bnlg2277-bnlg125	27,43	<u>27,02</u>		-20,18	-0,20	0,01	A	L08-05F	0,32	0,33
qff2c	2.03	45,92	bnlg2248-dupssr27	26,84	14,58		42,30	-42,46	1,00	DC	L14-04B	2,12	2,21
qff2d	2.04	57,18	bnlg381-bnlg166	31,85	21,70		41,06	-37,97	0,92	DC	L14-04B	1,89	1,97
qff2e	2.05-2.06	96,77	dupssr21-bnlg1396	27,17	20,66		23,86	-58,83	2,47	SD	L14-04B	1,81	1,89
qff3a	3.05-3.06	84,35	mmc0022-bnlg1798	28,41	21,65		47,71	49,63	1,04	DC	L14-04B	2,76	2,88
qff3b	3.09-3.10	184,86	bnlg1754-bnlg1098	29,18	<u>27,74</u>		12,40	-40,91	3,30	SD	L14-04B	0,78	0,81
qff4a	4.04-4.05	55,56	umc1652-umc1088	31,78	<u>31,68</u>		2,03	7,22	3,56	SD	L14-04B	0,02	0,02
qff4b	4.05-4.06	58,96	phi026-bnlg252	38,26	<u>37,71</u>		-8,37	13,94	1,67	SD	L08-05F	0,13	0,14
qff4c	4.06-4.07	94,71	bnlg2291-dupssr34	43,25	<u>38,63</u>	2, 4, 5	-30,52	33,80	1,11	DC	L08-05F	1,18	1,23
qff5a	5.02-5.03	67,68	bnlg1879-umc1056	26,61	22,36		-34,04	35,21	1,03	DC	L08-05F	1,40	1,46
qff5b	5.04	122,32	dupssr10-umc1221	27,57	19,75		7,60	84,15	11,07	SD	L14-04B	2,83	2,95
qff5c	5.05-5.06	134,47	mmc0081-umc1019	29,95	22,25		12,75	63,68	5,00	SD	L14-04B	1,72	1,80
qff6	6.00-6.01	33,01	phi126-bnlg1371	27,53	12,57		91,81	53,32	0,58	DP	L14-04B	7,75	8,08
qff7a	7.00-7.01	17,01	umc1426-umc1632	28,04	21,76		-33,53	-83,17	2,48	SD	L08-05F	3,60	3,76
qff7b	7.01	39,77	umc1632-umc1409	32,98	<u>29,05</u>	2, 6, 7	-6,96	-50,53	7,27	SD	L08-05F	1,04	1,09
qff7c	7.02-7.03	41,93	bnlg1094-bnlg434	33,04	<u>29,20</u>	2, 6, 7	-6,38	-47,44	7,43	SD	L08-05F	0,92	0,96
qff8a	8.02-8.03	27,58	phi119-umc1034	33,83	<u>30,12</u>	6	36,66	-2,83	0,08	A	L14-04B	1,06	1,11
qff8b	8.05-8.06	117,23	bnlg1176-bnlg1607	27,47	21,51		-60,06	-20,82	0,35	DP	L08-05F	3,01	3,14
qff9a	9.03-9.04	42,41	bnlg430-umc1107	36,29	<u>26,94</u>	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7	42,32	-79,11	1,87	SD	L14-04B	3,87	4,04
qff9b	9.04-9.06	64,00	bnlg1012-umc1733	27,29	<u>23,68</u>	2, 5	24,59	-59,74	2,43	SD	L14-04B	1,88	1,96
							GMD	3,28	SD	Total	55,31	57,69	

^a Os nomes dos QTLs são compostos por código indicando o caráter correspondente (qff – QTL para florescimento feminino), seguido por número indicando o cromossomo no qual se encontra o QTL e por letra identificando os vários QTLs localizados em um mesmo cromossomo. ^b Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTLs x ambientes. ^c Ambientes: 1 (Anhembi 02/03); 2 (Anhembi 03/04); 3 (Areão 02/03); 4 (Caterpillar 02/03); 5 (Caterpillar 03/04); 6 (ESALQ 02/03); 7 (ESALQ 03/04). ^d x 10². ¹ A - aditiva; DP - dominância parcial; DC - dominância completa; SD – sobredominância.

Tabela 18 - Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter florescimento masculino na população D. Localização, valores do TRV para o efeito do QTL e da interação, ambientes nos quais foi detectada presença do QTL, efeitos genéticos, tipo de interação alélica¹ e proporção da variância fenotípica (\hat{R}_{IF}^2) e genética (\hat{R}_{IG}^2) individual e total explicadas pelos QTLs

QTL ^a	Posição			TRV		Ambientes ^c	Efeitos ^d			GD	Direção	\hat{R}_{IF}^2	\hat{R}_{IG}^2
	Bin	cM	Intervalo	Conj.	Int. ^b		a	d	$ d / a $				
qfm1a	1.07-1.08	199,88	umc1147-dupssr12	28,01	<u>25,80</u>	1, 5, 6	-4,80	-25,11	5,23	SD	L20-01F	0,60	0,63
qfm1b	1.08-1.10	212,61	dupssr12-bnlgl1720	27,12	<u>25,90</u>		9,39	-11,97	1,28	SD	L02-03D	0,28	0,30
qfm3a	3.06-3.07	126,93	bnlg197-dupssr17	41,14	16,58		-56,25	30,72	0,55	DP	L20-01F	6,41	6,81
qfm3b	3.07-3.08	135,48	umc1528-bnlgl1108	36,17	12,38		-57,53	41,35	0,72	DP	L20-01F	7,34	7,80
qfm3c	3.08-3.09	162,91	bnlg1108-bnlgl1754	35,59	<u>24,42</u>	2, 3, 4	-22,54	79,57	3,53	SD	L20-01F	6,48	6,88
qfm3d	3.09-3.11	218,24	umc1594-umc1639	26,92	<u>24,42</u>	4, 7	-7,24	25,00	3,45	SD	L20-01F	0,64	0,68
qfm4a	4.07	177,52	dupssr34-bnlgl1189	27,60	<u>26,53</u>		12,53	15,95	1,27	SD	L02-03D	0,50	0,53
qfm4b	4.10	259,75	umc1109-umc1738	28,25	21,37		26,79	-31,58	1,18	DC	L02-03D	2,15	2,28
qfm4c	4.10-4.11	265,12	umc1738-bnlgl1890	30,52	21,82		29,78	-30,80	1,03	DC	L02-03D	2,40	2,55
qfm5a	5.02-5.03	18,27	bnlg1660-bnlgl105	27,24	17,70		36,07	-38,89	1,08	DC	L02-03D	3,63	3,85
qfm5b	5.04	55,71	dupssr10-bnlgl208	39,27	<u>28,68</u>	1, 3, 4, 5	22,82	-56,92	2,49	SD	L02-03D	3,78	4,01
qfm5c	5.04-5.05	60,74	bnlg1208-mmcc0282	37,31	<u>28,63</u>	1, 3, 4, 5	13,27	-56,47	4,26	SD	L02-03D	3,12	3,32
qfm9a	9.04-9.07	108,75	bnlg1209-bnlgl1525	41,55	14,46		79,26	-31,47	0,40	DP	L02-03D	11,95	12,70
qfm9b	9.07	122,16	bnlg1525-bnlgl128	48,78	<u>24,77</u>	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7	70,97	-16,68	0,24	DP	L02-03D	9,13	9,70
qfm9c	9.07	127,80	bnlg128-bnlgl279	44,44	<u>26,67</u>	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7	58,81	-6,96	0,12	A	L02-03D	6,14	6,53
							GMD	1,20		DC	Total	64,55	68,59

^a Os nomes dos QTLs são compostos por código indicando o caráter correspondente (qfm – QTL para florescimento masculino), seguido por número indicando o cromossomo no qual se encontra o QTL e por letra identificando os vários QTLs localizados em um mesmo cromossomo.

^b Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTLs x ambientes.

^c Ambientes: 1 (Anhembí 03/04); 2 (Areão 02/03); 3 (Areão 03/04); 4 (Caterpillar 02/03); 5 (Caterpillar 03/04); 6 (ESALQ 02/03); 7 (ESALQ 03/04). ^d x 10².

¹ A - aditiva; DP - dominância parcial; DC - dominância completa; SD – sobredominância.

Tabela 19 - Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter florescimento masculino na população U. Localização, valores do TRV para o efeito do QTL e da interação, ambientes nos quais foi detectada a presença do QTL, efeitos genéticos, tipo de interação alélica¹ e proporção da variância fenotípica (\hat{R}_{IF}^2) e genética (\hat{R}_{IG}^2) individual e total explicadas pelos QTLs

QTL ^a	Posição			TRV		Ambientes ^c	Efeitos ^d		d / a	GD	Direção	\hat{R}_{IF}^2	\hat{R}_{IG}^2	
	Bin	cM	Intervalo	Conj.	Int. ^b		a	d						
qfm1a	1.03	61,12	umc1073-umc1021	41,00	<u>35,84</u>	3, 4, 7	38,34	8,29	0,22	DP	L14-04B	1,62	1,70	
qfm1b	1.03-1.04	68,46	umc1021-bnlg2238	36,75	<u>32,11</u>	3, 7	37,87	4,88	0,13	A	L14-04B	1,56	1,64	
qfm1c	1.04-1.05	84,01	bnlg2238-umc2025	36,37	<u>33,61</u>	3	31,32	1,00	0,03	A	L14-04B	1,06	1,11	
qfm1d	1.07-1.09	190,92	phi037-umc1431	30,24	<u>23,86</u>	2, 3	-44,79	-1,61	0,04	A	L08-05F	2,17	2,27	
qfm1e	1.09-1.11	218,79	umc1431-phi120	34,43	<u>32,44</u>		-15,27	-29,98	1,96	SD	L08-05F	0,74	0,77	
qfm2a	2.03	40,15	umc1845-umc1776	42,18	<u>32,35</u>	1, 3, 4, 5	54,66	-42,38	0,78	DP	L14-04B	4,20	4,40	
qfm2b	2.08-2.09	199,62	umc1633-umc1230	28,46	<u>23,83</u>	2, 6	10,10	41,32	4,09	SD	L14-04B	1,03	1,08	
qfm3	3.08-3.09	157,96	umc1320-bnlg1536	27,62	19,22		32,63	61,31	1,88	SD	L14-04B	3,18	3,34	
qfm4a	4.05	57,98	umc1088-phi026	26,68	<u>26,62</u>		-2,45	4,86	1,99	SD	L08-05F	0,02	0,02	
qfm4b	4.06-4.07	94,71	bnlg2291-dupssr34	32,23	<u>32,00</u>	5	-5,09	-6,70	1,32	SD	L08-05F	0,05	0,05	
qfm5	5.04	120,32	dupssr10-umc1221	30,13	19,20		3,35	101,77	30,39	SD	L14-04B	5,60	5,88	
qfm7a	7.00-7.01	12,01	umc1426-umc1632	38,83	<u>28,82</u>	1, 2, 3, 4, 5, 7	-60,49	-36,32	0,60	DP	L08-05F	4,66	4,89	
qfm7b	7.01	40,77	umc1632-umc1409	28,49	<u>23,11</u>	2, 6, 7	-24,60	-41,18	1,67	SD	L08-05F	1,57	1,65	
qfm7c	7.05-7.06	149,68	umc1407-phi116	26,90	11,38		65,22	1,29	0,02	A	L14-04B	4,59	4,82	
qfm8	8.05-8.06	121,23	bnlg1176-bnlg1607	32,75	<u>24,19</u>	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7	-62,57	-9,08	0,15	A	L08-05F	4,27	4,48	
qfm10a	10.05-10.07	109,17	umc1506-umc2021	27,85	13,61		81,77	10,87	0,13	A	L14-04B	7,28	7,64	
qfm10b	10.07	115,02	umc1196-umc1038	26,71	13,14		74,85	17,37	0,23	DP	L14-04B	6,21	6,52	
									GMD	3,90	SD	Total	49,83	52,29

^a Os nomes dos QTLs são compostos por código indicando o caráter correspondente (qfm – QTL para florescimento masculino), seguido por número indicando o cromossomo no qual se encontra o QTL e por letra identificando os vários QTLs localizados em um mesmo cromossomo.

^b Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTLs x ambientes.

^c Ambientes: 1 (Anhembi 02/03); 2 (Anhembi 03/04); 3 (Areão 02/03); 4 (Caterpillar 02/03); 5 (Caterpillar 03/04); 6 (ESALQ 02/03); 7 (ESALQ 03/04). ^d x 10².

¹ A - aditiva; DP - dominância parcial; DC - dominância completa; SD – sobredominância.

Tabela 20 - Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter número de ramificações do pendão na população D. Localização, valores do TRV para o efeito do QTL e da interação, ambientes nos quais foi detectada presença do QTL, efeitos genéticos, tipo de interação alélica¹ e proporção da variância fenotípica (\hat{R}_{IF}^2) e genética (\hat{R}_{IG}^2) individual e total explicadas pelos QTLs

QTL ^a	Posição			TRV		Ambientes ^c	Efeitos ^d		d / a	GD	Direção	\hat{R}_{IF}^2	\hat{R}_{IG}^2
	Bin	cM	Intervalo	Conj.	Int. ^b		a	d					
qnrp1a	1.02	68,09	bnlg1178-bnlg1953	34,88	21,81		-21,55	-58,81	2,73	SD	L20-01F	3,77	4,01
qnrp1b	1.02-1.03	70,91	bnlg1083-bnlg439	29,24	20,00		-17,62	-47,84	2,72	SD	L20-01F	2,50	2,66
qnrp2a	2.06-2.08	131,22	umc1946-bnlg1329	33,54	<u>29,84</u>	1	40,03	6,05	0,15	A	L02-03D	2,78	2,96
qnrp2b	2.07-2.08	140,84	bnlg1329-phi127	28,96	22,42		-23,86	60,91	2,55	SD	L20-01F	4,16	4,43
qnrp2c	2.08	147,03	phi127-bnlg1662	28,73	19,24		-57,08	78,40	1,37	SD	L20-01F	10,87	11,57
qnrp4a	4.03-4.07	146,49	umc1550-dupssr34	29,10	<u>28,96</u>		-1,23	-10,05	8,16	SD	L20-01F	0,09	0,10
qnrp4b	4.07	175,52	dupssr34-bnlg1189	29,17	<u>28,78</u>		-0,54	13,83	25,58	SD	L20-01F	0,16	0,18
qnrp4c	4.10	240,09	umc1532-umc1109	26,62	21,17		-28,65	13,97	0,49	DP	L20-01F	1,58	1,68
qnrp4d	4.10	258,75	umc1109-umc1738	28,46	20,00		-11,72	57,29	4,89	SD	L20-01F	3,05	3,25
qnrp7a	7.00-7.01	10,01	umc1426-umc1066	28,01	<u>24,06</u>	2, 6, 7	27,47	-18,92	0,69	DP	L02-03D	1,60	1,71
qnrp7b	7.01-7.02	29,14	umc1066-phi034	31,62	<u>28,28</u>	7	27,91	-6,17	0,22	DP	L02-03D	1,37	1,46
qnrp8	8.05-8.06	45,01	bnlg1812-bnlg240	29,41	<u>26,80</u>		3,84	-31,45	8,19	SD	L02-03D	0,87	0,93
							GMD	2,20	SD	Total	32,81	34,91	

^a Os nomes dos QTLs são compostos por código indicando o caráter correspondente (qnrp – QTL para número de ramificações do pendão), seguido por número indicando o cromossomo no qual se encontra o QTL e por letra identificando os vários QTLs localizados em um mesmo cromossomo.

^b Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTLs x ambientes.

^c Ambientes: 1 (Anhembi 03/04); 2 (Areão 02/03); 6 (ESALQ 02/03); 7 (ESALQ 03/04). ^d x 10².

¹ A - aditiva; DP - dominância parcial; DC - dominância completa; SD – sobredominância.

Tabela 21 - Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter número de ramificações do pendão na população U. Localização, valores do TRV para o efeito do QTL e da interação, ambientes nos quais foi detectada a presença do QTL, efeitos genéticos, tipo de interação alélica¹ e proporção da variância fenotípica (\hat{R}_{IF}^2) e genética (\hat{R}_{IG}^2) individual e total explicadas pelos QTLs

QTL ^a	Posição		TRV		Ambientes ^c	Efeitos ^d		d / a	GD	Direção	\hat{R}_{IF}^2	\hat{R}_{IG}^2		
	Bin	cM	Intervalo	Conj.		Int. ^b	a						d	
qnrp1a	1.00-1.01	8,01	umc1177-umc1106	38,49	<u>36,38</u>	6	-8,67	-25,94	2,99	SD	L08-05F	0,50	0,55	
qnrp1b	1.00-1.01	14,66	umc1106-bnlg1014	38,08	<u>34,92</u>	4, 5	-11,43	-29,59	2,59	SD	L08-05F	0,69	0,76	
qnrp1c	1.05	101,98	umc2025-umc1601	39,36	22,75		-57,34	15,42	0,27	DP	L08-05F	4,16	4,53	
qnrp1d	1.06	126,74	umc1508-bnlg1598	33,40	<u>23,23</u>	2, 3, 4, 5, 7	-41,19	-9,31	0,23	DP	L08-05F	2,13	2,32	
qnrp1e	1.06-1.07	140,00	umc1035-bnlg615	28,39	<u>25,54</u>	5, 7	-23,05	-2,28	0,10	A	L08-05F	0,65	0,71	
qnrp2a	2.02-2.03	37,99	bnlg125-umc1845	56,21	<u>33,84</u>	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7	68,23	11,98	0,18	A	L14-04B	5,78	6,29	
qnrp2b	2.03	41,15	umc1845-umc1776	56,19	<u>33,20</u>	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7	67,25	15,61	0,23	DP	L14-04B	5,67	6,18	
qnrp3a	3.02-3.04	19,96	bnlg1144-bnlg1452	31,44	<u>27,15</u>	2, 6, 7	14,92	-45,46	3,05	SD	L14-04B	1,53	1,67	
qnrp3b	3.04-3.05	59,12	bnlg602-bnlg420	30,35	<u>28,86</u>	5	7,80	-27,28	3,50	SD	L14-04B	0,53	0,58	
qnrp3c	3.05-3.06	69,35	mmc0022-bnlg1798	39,98	<u>39,78</u>	5	-1,95	-7,71	3,95	SD	L08-05F	0,04	0,04	
qnrp3d	3.07-3.08	142,61	umc1659-umc1320	39,31	<u>25,92</u>	1, 2, 3, 5, 7	-45,28	72,59	1,60	SD	L08-05F	5,72	6,23	
qnrp3e	3.08-3.09	151,96	umc1320-bnlg1536	40,96	20,05		-64,43	11,85	0,18	A	L08-05F	5,16	5,62	
qnrp4a	4.07-4.08	108,91	dupssr34-bnlg2244	31,46	<u>29,64</u>	2	-29,45	-3,18	0,11	A	L08-05F	1,07	1,16	
qnrp4b	4.08	129,39	umc1086-umc1051	39,84	20,44		-52,97	73,49	1,39	SD	L08-05F	6,73	7,33	
qnrp4c	4.08-4.09	134,26	umc1051-umc1989	39,98	17,09		-52,26	87,13	1,67	SD	L08-05F	7,97	8,69	
qnrp4d	4.10	163,86	umc1532-umc1109	30,56	16,31		-48,80	39,72	0,81	DC	L08-05F	3,87	4,22	
qnrp5a	5.03	77,08	umc1056-bnlg1902	54,60	<u>53,23</u>	1, 2, 6	-19,18	11,91	0,62	DP	L08-05F	0,54	0,58	
qnrp5b	5.03-5.04	93,96	bnlg1902-dupssr10	33,96	<u>33,41</u>	6	-9,31	-15,05	1,62	SD	L08-05F	0,24	0,27	
qnrp5c	5.04	106,32	dupssr10-umc1221	26,78	<u>24,83</u>	5, 6	-18,17	-24,42	1,34	SD	L08-05F	0,77	0,84	
qnrp7	7.05-7.06	149,68	umc1407-phi116	30,47	<u>28,16</u>	5	-23,15	-5,57	0,24	DP	L08-05F	0,67	0,73	
qnrp8a	8.03-8.04	57,03	phi115-bnlg1863	27,76	<u>26,30</u>	3, 6, 7	21,71	9,85	0,45	DP	L14-04B	0,64	0,69	
qnrp8b	8.03-8.05	85,75	bnlg1863-bnlg1176	30,79	<u>29,74</u>	6, 7	22,03	10,55	0,48	DP	L14-04B	0,66	0,72	
qnrp8c	8.05-8.06	117,23	bnlg1176-bnlg1607	33,69	<u>27,78</u>	4, 7	33,67	63,30	1,88	SD	L14-04B	3,83	4,17	
qnrp9a	9.02-9.03	27,09	umc1893-bnlg430	31,71	<u>28,83</u>	6, 7	23,56	-26,87	1,14	DC	L14-04B	1,12	1,22	
qnrp9b	9.07-9.08	108,29	bnlg619-bnlg128	32,20	<u>31,37</u>		-13,91	-8,01	0,58	DP	L08-05F	0,28	0,30	
qnrp10	10.03-10.04	67,50	bnlg640-bnlg1526	31,50	<u>30,49</u>	2, 7	12,75	16,47	1,29	SD	L14-04B	0,36	0,40	
									GMD	1,01	DC	Total	61,33	66,80

^a Os nomes dos QTLs são compostos por código indicando o caráter correspondente (qnrp – QTL para número de ramificações do pendão), seguido por número indicando o cromossomo no qual se encontra o QTL e por letra identificando os vários QTLs localizados em um mesmo cromossomo.

^b Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTLs x ambientes.

^c Ambientes: 1 (Anhembi 02/03); 2 (Anhembi 03/04); 3 (Areão 02/03); 4 (Caterpillar 02/03); 5 (Caterpillar 03/04); 6 (ESALQ 02/03); 7 (ESALQ 03/04). ^d x 10².

¹ A - aditiva; DP - dominância parcial; DC - dominância completa; SD – sobredominância.

Tabela 22 - Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter stay-green na população D. Localização, valores do TRV para o efeito do QTL e da interação, ambientes nos quais foi detectada presença do QTL, efeitos genéticos, tipo de interação alélica¹ e proporção da variância fenotípica (\hat{R}_{IF}^2) e genética (\hat{R}_{IG}^2) individual e total explicadas pelos QTLs

QTL ^a	Posição			TRV		Ambientes ^c	Efeitos ^d		d / a	GD	Direção	\hat{R}_{IF}^2	\hat{R}_{IG}^2
	Bin	cM	Intervalo	Conj.	Int. ^b		a	d					
qsg1	1.08-1.10	212,61	dupssr12-bnlgl1720	31,33	<u>23,56</u>	1, 6	-7,02	-9,47	1,35	SD	L20-01F	3,15	3,88
qsg2a	2.02-2.03	90,79	bnlg125-bnlgl2248	30,73	<u>29,76</u>	4	2,28	-3,26	1,43	SD	L02-03D	0,35	0,43
qsg2b	2.03-2.05	101,53	bnlg2248-dupssr21	27,45	<u>26,39</u>	4	1,31	-4,13	3,15	SD	L02-03D	0,34	0,42
qsg3a	3.02-3.04	11,37	bnlg1647-bnlgl1904	27,49	18,81		-6,26	7,42	1,18	DC	L20-01F	2,23	2,75
qsg3b	3.06-3.07	126,93	bnlg197-dupssr17	30,32	<u>26,51</u>	5, 6	4,57	-5,24	1,15	DC	L02-03D	1,16	1,43
qsg3c	3.07	129,10	umc1659-umc1528	35,17	<u>31,32</u>	1, 5, 6	4,06	-6,11	1,51	SD	L02-03D	1,18	1,45
qsg3d	3.07-3.08	133,48	umc1528-bnlgl1108	32,26	<u>28,22</u>	5, 6	5,53	-5,80	1,05	DC	L02-03D	1,58	1,95
qsg3e	3.08-3.09	160,91	bnlg1108-bnlgl1754	34,86	<u>19,30</u>		12,95	-12,58	0,97	DC	L02-03D	8,26	10,17
qsg3f	3.09	178,31	bnlg1754-bnlgl1496	27,65	15,92		8,45	-8,93	1,06	DC	L02-03D	3,72	4,58
qsg3g	3.09	186,60	bnlg1496-umc1052	31,38	19,06		9,28	-14,25	1,54	SD	L02-03D	6,28	7,74
qsg4a	4.03-4.05	126,89	umc1088-umc1550	28,97	<u>26,47</u>	3, 7	5,03	-1,90	0,38	DP	L02-03D	0,91	1,12
qsg4b	4.03-4.07	170,49	umc1550-dupssr34	33,11	<u>25,40</u>	2, 6, 7	1,53	-12,64	8,26	SD	L02-03D	2,75	3,39
qsg4c	4.08-4.09	206,85	umc1086-umc1939	30,28	18,27		-6,07	12,79	2,11	SD	L20-01F	3,97	4,89
qsg5a	5.01-5.03	10,01	umc1365-bnlgl1660	32,65	<u>28,63</u>	1, 5	3,24	10,26	3,16	SD	L02-03D	2,11	2,60
qsg5b	5.03-5.04	42,63	bnlg1700-dupssr10	32,17	20,96		-11,09	6,02	0,54	DP	L20-01F	4,72	5,82
qsg5c	5.05-5.06	83,35	mmc0282-umc1524	40,30	<u>32,18</u>	2, 3, 7	-9,05	-3,38	0,37	DP	L20-01F	2,93	3,61
qsg5d	5.07-5.08	124,19	bnlg2305-umc1792	34,15	<u>28,20</u>	2, 7	-8,42	-0,87	0,10	A	L20-01F	2,38	2,93
qsg7	7.02	43,93	phi034-bnlgl657	27,92	<u>27,81</u>		1,27	-0,22	0,17	A	L02-03D	0,05	0,07
qsg8	8.02-8.03	15,83	bnlg2235-phi125	27,23	<u>27,02</u>	3	-1,56	-0,86	0,55	DP	L20-01F	0,09	0,12
qsg10	10.02-10.03	24,01	umc1576-bnlgl1716	30,08	<u>26,08</u>	1, 2	-2,24	9,48	4,24	SD	L20-01F	1,67	2,06
							GMD	1,69	SD	Total	49,85	61,41	

^a Os nomes dos QTLs são compostos por código indicando o caráter correspondente (qsg – QTL para stay-green), seguido por número indicando o cromossomo no qual se encontra o QTL e por letra identificando os vários QTLs localizados em um mesmo cromossomo.

^b Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTLs x ambientes.

^c Ambientes: 1 (Anhembi 03/04); 2 (Areão 02/03); 3 (Areão 03/04); 4 (Caterpillar 02/03); 5 (Caterpillar 03/04); 6 (ESALQ 02/03); 7 (ESALQ 03/04). ^d x 10².

¹ A - aditiva; DP - dominância parcial; DC - dominância completa; SD – sobredominância.

Tabela 23 - Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter stay-green na população U. Localização, valores do TRV para o efeito do QTL e da interação, ambientes nos quais foi detectada a presença do QTL, efeitos genéticos, tipo de interação alélica¹ e proporção da variância fenotípica (\hat{R}_{IF}^2) e genética (\hat{R}_{IG}^2) individual e total explicadas pelos QTLs

(continua)

QTL ^a	Posição			TRV		Ambientes ^c	Efeitos ^d		d / a	GD	Direção	\hat{R}_{IF}^2	\hat{R}_{IG}^2
	Bin	cM	Intervalo	Conj.	Int. ^b		a	d					
qsg1a	1.00-1.01	0,01	umc1177-umc1106	33,31	15,99		5,21	8,23	1,58	SD	L14-04B	3,19	4,08
qsg1b	1.01-1.02	15,85	bnlg1014-bnlg1627	34,26	<u>24,74</u>	2, 3, 6	4,99	4,09	0,82	DC	L14-04B	1,74	2,22
qsg1c	1.02	47,35	bnlg1627-bnlg1083	29,70	<u>26,63</u>		4,41	-2,40	0,54	DP	L14-04B	1,17	1,49
qsg1d	1.02-1.03	52,22	bnlg1083-umc1073	30,25	<u>27,56</u>		4,26	-2,96	0,69	DP	L14-04B	1,18	1,50
qsg1e	1.03-1.04	66,46	umc1021-bnlg2238	34,16	<u>31,77</u>	6, 7	-2,68	2,94	1,10	DC	L08-05F	0,60	0,77
qsg1f	1.04-1.05	89,01	bnlg2238-umc2025	40,55	<u>39,38</u>	5	2,63	-0,80	0,30	DP	L14-04B	0,38	0,48
qsg1g	1.05	101,98	umc2025-umc1601	39,84	<u>35,59</u>	3, 4	4,02	-2,04	0,51	DP	L14-04B	0,96	1,22
qsg1h	1.05-1.06	123,85	umc1601-umc1508	30,04	<u>26,77</u>	3	3,50	-3,63	1,04	DC	L14-04B	0,99	1,26
qsg1i	1.06	127,74	umc1508-bnlg1598	29,69	<u>27,21</u>	3	2,94	-2,83	0,97	DC	L14-04B	0,66	0,84
qsg1j	1.06-1.07	153,00	umc1035-bnlg615	35,07	20,18		5,74	8,80	1,53	SD	L14-04B	3,75	4,79
qsg1k	1.07-1.08	163,10	bnlg615-phi037	32,02	18,52		3,97	8,79	2,22	SD	L14-04B	2,85	3,63
qsg1l	1.07-1.09	184,92	phi037-umc1431	27,29	<u>24,56</u>	2	1,98	5,54	2,80	SD	L14-04B	1,01	1,29
qsg2a	2.02	24,08	umc1934-bnlg2277	27,04	<u>25,21</u>	3, 7	0,49	3,75	7,69	SD	L14-04B	0,38	0,49
qsg2b	2.02-2.03	32,99	bnlg125-umc1845	31,67	<u>25,81</u>	2, 3, 7	1,49	6,59	4,43	SD	L14-04B	1,25	1,60
qsg2c	2.05-2.06	112,77	dupssr21-bnlg1396	32,90	<u>30,95</u>	4, 5, 7	-3,27	3,50	1,07	DC	L08-05F	0,88	1,12
qsg2d	2.07-2.08	187,48	umc1560-umc1464	33,17	<u>29,80</u>	1, 3, 5	3,64	-2,02	0,56	DP	L14-04B	0,80	1,02
qsg2e	2.08-2.09	199,62	umc1633-umc1230	34,12	<u>33,25</u>	1	1,69	0,32	0,19	A	L14-04B	0,15	0,19
qsg2f	2.08-2.09	209,98	umc1230-bnlg1520	27,75	<u>27,20</u>	1	1,30	-0,90	0,69	DP	L14-04B	0,11	0,14
qsg3a	3.06-3.07	116,77	bnlg1798-umc1690	39,03	<u>37,15</u>	3, 6	2,01	-4,67	2,32	SD	L14-04B	0,78	1,00
qsg3b	3.07-3.08	143,61	umc1659-umc1320	50,63	<u>46,01</u>	2, 3, 4	0,86	-7,22	8,44	SD	L14-04B	1,40	1,79
qsg5a	5.03	87,08	umc1056-bnlg1902	32,10	<u>30,73</u>	2, 6	-0,44	-3,57	8,12	SD	L08-05F	0,34	0,44
qsg5b	5.03-5.04	93,96	bnlg1902-dupssr10	33,17	<u>30,95</u>	2, 6	-1,55	-4,63	2,99	SD	L08-05F	0,69	0,88
qsg5c	5.04	116,32	dupssr10-umc1221	41,89	<u>37,05</u>	2, 5, 6	1,35	-8,09	5,98	SD	L14-04B	1,81	2,31
qsg5d	5.04-5.05	131,87	umc1221-mmcc0081	34,78	<u>27,98</u>	1, 5, 6	2,60	-6,33	2,43	SD	L14-04B	1,40	1,79
qsg5e	5.07-5.09	207,71	phi128-umc1153	36,18	<u>36,06</u>		-0,45	-1,09	2,39	SD	L08-05F	0,04	0,05
qsg6a	6.05-6.06	137,70	nc013-umc1520	28,66	<u>25,83</u>	2	-3,76	-3,20	0,85	DC	L08-05F	1,01	1,29
qsg6b	6.06-6.07	163,81	umc1520-bnlg1759	30,31	<u>27,01</u>		-8,05	6,36	0,79	DP	L08-05F	4,45	5,68
qsg8a	8.00-8.01	8,01	umc1139-phi420701	32,66	15,39		-8,05	11,27	1,40	SD	L08-05F	6,71	8,57

Tabela 23 - Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter stay-green na população U. Localização, valores do *TRV* para o efeito do QTL e da interação, ambientes nos quais foi detectada a presença do QTL, efeitos genéticos, tipo de interação alélica¹ e proporção da variância fenotípica (\hat{R}_{iF}^2) e genética (\hat{R}_{iG}^2) individual e total explicadas pelos QTLs

QTL ^a	Posição			TRV		Ambientes ^c	Efeitos ^d		d / a	GD	Direção	(conclusão)	
	Bin	cM	Intervalo	Conj.	Int. ^b		a	d				\hat{R}_{iF}^2	\hat{R}_{iG}^2
qsg8b	8.00-8.02	14,88	phi420701-phi119	47,75	<u>31,85</u>	1, 2, 3, 5, 7	-7,41	5,74	0,77	DP	L08-05F	3,74	4,77
qsg8c	8.02-8.03	33,58	phi119-umc1034	43,22	<u>35,05</u>	1, 5, 7	-4,22	-6,12	1,45	SD	L08-05F	1,91	2,44
qsg8d	8.02-8.04	37,37	umc1034-phi115	41,10	<u>33,13</u>	1, 5, 6, 7	-3,36	-6,84	2,04	SD	L08-05F	1,81	2,31
qsg9	9.07-9.08	105,29	bnlg619-bnlg128	36,72	<u>32,24</u>	1, 4	4,20	-2,77	0,66	DP	L14-04B	1,12	1,43
qsg10	10.00-10.01	0,01	phi117-umc1319	33,22	<u>29,80</u>	1, 3	2,39	-4,61	1,93	SD	L14-04B	0,86	1,09
							GMD	1,88	SD	Total		50,13	63,98

^a Os nomes dos QTLs são compostos por código indicando o caráter correspondente (qsg – QTL para stay-green), seguido por número indicando o cromossomo no qual se encontra o QTL e por letra identificando os vários QTLs localizados em um mesmo cromossomo.

^b Valores sublinhados do *TRV* indicam efeito significativo da interação QTLs x ambientes.

^c Ambientes: 1 (Anhembi 02/03); 2 (Anhembi 03/04); 3 (Areão 02/03); 4 (Caterpillar 02/03); 5 (Caterpillar 03/04); 6 (ESALQ 02/03); 7 (ESALQ 03/04). ^d x 10².

¹ A - aditiva; DP - dominância parcial; DC - dominância completa; SD – sobredominância.

Tabela 24 - Regiões genômicas de coincidência entre as posições de QTLs mapeados para diferentes caracteres na população D

(continua)						
Cromossomo	Caracteres ^a	QTLs	Posição	IC	Intervalo	Bin
1	PG	qpg1	270,67	264,67; 277,67	umc1737-umc1630	1.10-1.11
	PROL	qprol1	270,67	256,67; 276,67		
	IF	qif1	211,61	206,61; 212,61	dupssr12-bnlgl720	1.08-1.10
	FM	qfm1b	212,61	202,61; 212,61		
	SG	qsg1	212,61	209,61; 212,61		
	FF	qff1	195,88	195,88; 201,88	umc1147-dupssr12	1.07 -1.08
	FM	qfm1a	199,88	195,88; 201,88		
2	PG	qpg2b	70,23	59,23; 76,23	mmc111-bnlgl125	2.02-2.03
	PROL	qprol2b	70,23	67,23; 73,23		
	PG	qpg2c	82,79	76,79; 86,79	bnlg125-bnlgl2248	2.02-2.03
	PROL	qprol2c	81,79	76,79; 85,79		
	SG	qsg2a	90,79	82,79; 97,79		
	PG	qpg2f	180,09	174,09; 187,09	umc1042-umc1560	2.07
	PROL	qprol2e	180,09	176,09; 184,09		
	PROL	qprol2a	57,53	54,53; 58,53	umc1227-mmc111	2.01-2.02
	FF	qff2	50,53	50,53; 54,53		
	IF	qif2a	145,03	145,03; 158,03	phi127-bnlgl662	2.08
	NRP	qnrp2c	147,03	145,03; 151,03		
3	PG	qpg3a	20,72	20,72; 23,72	bnlg1904-phi029	3.04
	PROL	qprol3a	21,72	20,72; 23,72		
	PG	qpg3b	47,02	41,02; 52,02	umc1025-phi053	3.04-3.05
	PROL	qprol3b	38,02	33,02; 44,02		
	PG	qpg3c	80,22	75,22; 85,22	phi053-phi073	3.05
	PROL	qprol3c	83,22	76,22; 85,22		

Tabela 24 - Regiões genômicas de coincidência entre as posições de QTLs mapeados para diferentes caracteres na população D

(continuação)							
Cromossomo	Caracteres ^a	QTLs	Posição	IC	Intervalo	Bin	
3	PG	qpg3d	126,93	126,93	bnlg197-dupssr17	3.06-3.07	
	FM	qfm3a	126,93	126,93			
	SG	qsg3b	126,93	126,93			
	PG	qpg3e	135,48	130,48; 141,48	umc1528-bnlg1108	3.07-3.08	
	FM	qfm3b	135,48	130,48; 143,48			
	SG	qsg3d	133,48	130,48; 137,48			
	IF	qif3c	130,10	129,10; 130,10	umc1659-umc1528	3.07	
	SG	qsg3c	129,10	129,10; 130,10			
	FM	qfm3c	162,91	154,91; 174,91	bnlg1108-bnlg1754	3.08-3.09	
	SG	qsg3e	160,91	152,91; 168,91			
	4	PG	qpg4a	244,09	240,09; 251,09	umc1532-umc1109	4.10
		NRP	qnrp4c	240,09	240,09; 251,09		
		PG	qpg4b	258,75	251,75; 260,75	umc1109-umc1738	4.10
		FM	qfm4b	259,75	253,75; 260,75		
		NRP	qnrp4d	258,75	252,75; 260,75		
PG		qpg4c	265,12	261,12; 265,12	umc1738-bnlg1890	4.10-4.11	
FF		qff4b	265,12	261,12; 265,12			
FM		qfm4c	265,12	261,12; 265,12			
PROL		qprol4	157,49	153,49; 160,49	umc1550-dupssr34	4.03-4.07	
IF		qif4	154,49	146,49; 163,49			
NRP		qnrp4a	146,49	137,49; 170,49			
SG		qsg4b	170,49	158,49; 170,49			
FM		qfm4a	177,52	171,52; 179,52	dupssr34-bnlg1189	4.07	
NRP		qnrp4b	175,52	170,52; 179,52			

Tabela 24 - Regiões genômicas de coincidência entre as posições de QTLs mapeados para diferentes caracteres na população D

(continuação)						
Cromossomo	Caracteres ^a	QTLs	Posição	IC	Intervalo	Bin
5	PG	qpg5a	42,63	42,63; 47,63	bnlg1700-dupssr10	5.03-5.04
	SG	qsg5b	42,63	42,63; 45,63		
	PG	qpg5c	121,19	114,19; 127,19	bnlg2305-umc1792	5.07-5.08
	PROL	qprol5d	118,19	111,19; 125,19		
	SG	qsg5d	124,19	116,19; 134,19		
	PROL	qprol5a	18,27	18,27; 22,27	bnlg1660-bnlg105	5.02-5.03
	FM	qfm5a	18,27	18,27; 21,27		
	PROL	qprol5b	65,74	58,74; 71,74	bnlg1208-mmc0282	5.04-5.05
	FF	qff5b	62,74	58,74; 67,74		
	FM	qfm5c	60,74	58,74; 65,74		
	IF	qif5b	53,71	53,71; 55,71	dupssr10-bnlg1208	5.04
	FF	qff5a	55,71	53,71; 57,71		
	FM	qfm5b	55,71	53,71; 58,71		
	6	PROL	qprol6a	64,18	57,18; 66,18	umc1133-mmc0523
IF		qif6a	53,18	47,18; 59,18		
FF		qff6b	52,18	41,18; 61,18		
PROL		qprol6b	68,20	66,20; 70,20	mmc0523-umc2006	6.04
IF		qif6b	68,20	66,20; 71,20		
8		PG	qpg8a	16,83	12,83; 23,83	bnlg2235-phi125
	PROL	qprol8a	22,83	12,83; 25,83		
	SG	qsg8	15,83	12,83; 24,83		
	PG	qpg8c	50,01	45,01; 55,01	bnlg1812-bnlg240	8.05-8.06
	IF	qif8	53,01	45,01; 58,01		
	FF	qff8	54,01	45,01; 58,01		
	NRP	qnpr8	45,01	45,01; 49,01		

Tabela 24 - Regiões genômicas de coincidência entre as posições de QTLs mapeados para diferentes caracteres na população D

(conclusão)						
Cromossomo	Caracteres ^a	QTLs	Posição	IC	Intervalo	Bin
9	FF	qff9a	124,16	117,16; 126,16	bnlg1525-bnlg128	9.07
	FM	qfm9b	122,16	117,16; 126,16		
	FF	qff9b	127,80	126,80; 128,80	bnlg128-bnlg279	9.07
	FM	qfm9c	127,80	126,80; 128,80		
10	FF	qff10a	13,01	6,01; 20,01	umc1576-bnlg1716	10.02-10.03
	SG	qsg10	24,01	15,01; 25,01		

^a PG – produção de grãos; PROL - prolificidade; IF – intervalo entre florescimentos; FF - florescimento feminino; FM – florescimento masculino; NRP – número de ramificações do pendão; SG – stay-green.

Tabela 25 - Número de QTLs identificados em regiões genômicas coincidentes entre cada par de caracteres na população D

Caracteres ^a	PG	PROL	IF	FF	FM	NRP	SG
PG		9	1	2	4	3	6
PROL			3	3	2	1	4
IF				3	2	3	3
FF					6	1	1
FM						2	4
NRP							1
SG							

^a PG – produção de grãos; PROL - prolificidade; IF – intervalo entre florescimentos; FF - florescimento feminino; FM – florescimento masculino; NRP – número de ramificações do pendão; SG – stay-green.

Tabela 26 - Regiões genômicas de coincidência entre as posições de QTLs mapeados para diferentes caracteres na população U

(continua)						
Cromossomo	Caracteres ^a	QTLs	Posição	IC	Intervalo	Bin
1	PG	qpg1a	44,35	40,35; 48,35	bnlg1627-bnlg1083	1.02
	PROL	qpro11b	44,35	41,35; 46,35		
	SG	qsg1c	47,35	43,35; 49,35		
	PG	qpg1b	263,93	260,93; 263,93	umc1630-umc1605	1.11-1.12
	PROL	qpro11i	263,93	251,93; 263,93		
	IF	qif11	255,93	249,93; 261,93		
	PROL	qpro11a	0,01	0,01; 7,01	umc1177-umc1106	1.00-1.01
	NRP	qnrp1a	8,01	3,01; 12,01		
	SG	qsg1a	0,01	0,01; 12,01		
	PROL	qpro11c	74,46	70,46; 74,46	umc1021-bnlg2238	1.03-1.04
	IF	qif1d	70,46	66,46; 74,46		
	FM	qfm1b	68,46	66,46; 74,46		
	SG	qsg1e	66,46	66,46; 71,46		
	PROL	qpro11d	101,98	101,98; 104,98	umc2025-umc1601	1.05
	IF	qif1f	101,98	101,98; 109,98		
	NRP	qnrp1c	101,98	101,98; 108,98		
	SG	qsg1g	101,98	101,98; 106,98		
	PROL	qpro11e	122,85	117,85; 125,85	umc1601-umc1508	1.05-1.06
SG	qsg1h	123,85	118,85; 125,85			
PROL	qpro11f	128,74	126,74; 131,74	umc1508-bnlg1598	1.06	
NRP	qnrp1d	126,74	126,74; 131,74			
SG	qsg1i	127,74	126,74; 131,74			
PROL	qpro11g	229,79	214,79; 230,79	umc1431-phi120	1.09-1.11	
IF	qif1j	218,79	208,79; 230,79			
FF	qff1g	220,79	214,79; 227,79			
FM	qfm1e	218,79	210,79; 225,79			
PROL	qpro11h	236,43	231,43; 246,43	phi120-umc1630	1.11	
IF	qif1k	241,43	236,43; 246,43			

Tabela 26 - Regiões genômicas de coincidência entre as posições de QTLs mapeados para diferentes caracteres na população U

(continuação)						
Cromossomo	Caracteres ^a	QTLs	Posição	IC	Intervalo	Bin
1	IF	qif1a	12,66	12,66; 13,66	umc1106-bnlg1014	1.00-1.01
	FF	qff1a	13,66	12,66; 15,66		
	NRP	qnrp1b	14,66	12,66; 15,66		
	IF	qif1b	50,22	50,22; 52,22	bnlg1083-umc1073	1.02-1.03
	FF	qff1b	50,22	50,22; 53,22		
	SG	qsg1d	52,22	50,22; 55,22		
	IF	qif1c	61,12	56,12; 66,12	umc1073-umc1021	1.03
	FF	qff1c	62,12	57,12; 66,12		
	FM	qfm1a	61,12	56,12; 66,12		
	IF	qif1e	87,01	84,01; 92,01	bnlg2238-umc2025	1.04-1.05
	FF	qff1d	83,01	75,01; 92,01		
	FM	qfm1c	84,01	75,01; 91,01		
	SG	qsg1f	89,01	80,01; 101,01		
	IF	qif1g	151,00	140,00; 159,00	umc1035-bnlg615	1.06-1.07
	NRP	qnrp1e	140,00	140,00; 152,00		
	SG	qsg1j	153,00	148,00; 159,00		
	IF	qif1h	163,10	159,10; 172,10	bnlg615-phi037	1.07-1.08
	FF	qff1e	168,10	162,10; 172,10		
	SG	qsg1k	163,10	159,10; 170,10		
	IF	qif1i	172,92	172,92; 183,92	phi037-umc1431	1.07-1.09
	FF	qff1f	182,92	172,92; 190,92		
SG	qsg1l	184,92	172,92; 195,92			
FF	qff1f	182,92	172,92; 190,92	phi037-umc1431	1.07-1.09	
FM	qfm1d	190,92	184,92; 201,92			
SG	qsg1l	184,92	172,92; 195,92			
2	PG	qpg2a	2,01	0,01; 4,01	umc1165-bnlg1338	2.00-2.02
	IF	qif2a	3,01	0,01; 4,01		

Tabela 26 - Regiões genômicas de coincidência entre as posições de QTLs mapeados para diferentes caracteres na população U

(continuação)																																																																																																																																															
Cromossomo	Caracteres ^a	QTLs	Posição	IC	Intervalo	Bin																																																																																																																																									
2	PG	qpg2b	6,23	4,23; 6,23	bnlg1338-umc1227	2.01-2.02																																																																																																																																									
	PROL	qprol2a	4,23	4,23; 6,23				PG	qpg2c	18,39	14,39; 22,39	umc1265-umc1934	2.02		IF	qif2c	16,39	11,39; 20,39		PG	qpg2d	48,45	48,45; 51,45	dupssr27-bnlg381	2.03-2.04		PROL	qprol2c	54,45	50,45; 56,45		PG	qpg2e	69,18	57,18; 83,18	bnlg381-bnlg166	2.04		IF	qif2f	69,18	57,18; 83,18		FF	qff2d	57,18	57,18; 71,18		PG	qpg2g	208,98	206,98; 210,98	umc1230-bnlg1520	2.08-2.09		IF	qif2h	206,98	206,98; 207,98		SG	qsg2f	209,98	206,98; 210,98		PROL	qprol2b	45,92	45,92; 46,92	bnlg2248-dupssr27	2.03		IF	qif2e	47,92	45,92; 47,92		FF	qff2c	45,92	45,92; 46,92		IF	qif2d	37,99	32,99; 39,99	bnlg125-umc1845	2.02-2.03		NRP	qnrp2a	37,99	34,99; 39,99		SG	qsg2b	32,99	32,99; 34,99		FF	qff2a	27,08	24,08; 28,08	umc1934-bnlg2277	2.02		SG	qsg2a	24,08	24,08; 29,08		FF	qff2e	96,77	94,77; 105,77	dupssr21-bnlg1396	2.05-2.06		SG	qsg2c	112,77	104,77; 120,77		FM	qfm2a	40,15	40,15; 41,15	umc1845-umc1776	2.03		NRP	qnrp2b	41,15	40,15; 41,15		FM	qfm2b	199,62	199,62; 201,62	umc1633-umc1230	2.08-2.09		SG
	PG	qpg2c	18,39	14,39; 22,39	umc1265-umc1934	2.02																																																																																																																																									
	IF	qif2c	16,39	11,39; 20,39				PG	qpg2d	48,45	48,45; 51,45	dupssr27-bnlg381	2.03-2.04		PROL	qprol2c	54,45	50,45; 56,45		PG	qpg2e	69,18	57,18; 83,18	bnlg381-bnlg166	2.04		IF	qif2f	69,18	57,18; 83,18		FF	qff2d	57,18	57,18; 71,18				PG	qpg2g	208,98	206,98; 210,98	umc1230-bnlg1520	2.08-2.09		IF	qif2h	206,98	206,98; 207,98		SG	qsg2f			209,98	206,98; 210,98		PROL	qprol2b	45,92	45,92; 46,92	bnlg2248-dupssr27	2.03		IF	qif2e	47,92	45,92; 47,92				FF	qff2c	45,92	45,92; 46,92		IF	qif2d	37,99	32,99; 39,99	bnlg125-umc1845	2.02-2.03		NRP	qnrp2a	37,99			34,99; 39,99		SG	qsg2b	32,99	32,99; 34,99		FF	qff2a	27,08	24,08; 28,08	umc1934-bnlg2277	2.02		SG	qsg2a	24,08	24,08; 29,08		FF	qff2e	96,77	94,77; 105,77	dupssr21-bnlg1396	2.05-2.06		SG	qsg2c	112,77	104,77; 120,77		FM	qfm2a	40,15	40,15; 41,15	umc1845-umc1776	2.03		NRP	qnrp2b	41,15	40,15; 41,15		FM	qfm2b	199,62	199,62; 201,62	umc1633-umc1230	2.08-2.09		SG	qsg2e	199,62	199,62; 203,62	
	PG	qpg2d	48,45	48,45; 51,45	dupssr27-bnlg381	2.03-2.04																																																																																																																																									
	PROL	qprol2c	54,45	50,45; 56,45				PG	qpg2e	69,18	57,18; 83,18	bnlg381-bnlg166	2.04		IF	qif2f	69,18	57,18; 83,18		FF	qff2d	57,18	57,18; 71,18				PG	qpg2g	208,98	206,98; 210,98	umc1230-bnlg1520	2.08-2.09		IF	qif2h	206,98	206,98; 207,98		SG	qsg2f	209,98	206,98; 210,98				PROL	qprol2b	45,92	45,92; 46,92	bnlg2248-dupssr27	2.03		IF	qif2e	47,92	45,92; 47,92		FF	qff2c	45,92	45,92; 46,92				IF	qif2d	37,99	32,99; 39,99	bnlg125-umc1845	2.02-2.03		NRP	qnrp2a	37,99	34,99; 39,99		SG	qsg2b	32,99	32,99; 34,99				FF	qff2a	27,08	24,08; 28,08	umc1934-bnlg2277	2.02		SG	qsg2a	24,08	24,08; 29,08		FF	qff2e	96,77	94,77; 105,77	dupssr21-bnlg1396	2.05-2.06		SG	qsg2c	112,77	104,77; 120,77		FM	qfm2a	40,15	40,15; 41,15	umc1845-umc1776	2.03		NRP	qnrp2b	41,15	40,15; 41,15		FM	qfm2b	199,62	199,62; 201,62	umc1633-umc1230	2.08-2.09		SG	qsg2e	199,62	199,62; 203,62													
	PG	qpg2e	69,18	57,18; 83,18	bnlg381-bnlg166	2.04																																																																																																																																									
	IF	qif2f	69,18	57,18; 83,18																																																																																																																																											
	FF	qff2d	57,18	57,18; 71,18				PG	qpg2g	208,98	206,98; 210,98	umc1230-bnlg1520	2.08-2.09		IF	qif2h	206,98	206,98; 207,98		SG	qsg2f	209,98	206,98; 210,98		PROL	qprol2b	45,92	45,92; 46,92	bnlg2248-dupssr27	2.03		IF	qif2e	47,92	45,92; 47,92		FF	qff2c	45,92	45,92; 46,92		IF	qif2d	37,99	32,99; 39,99	bnlg125-umc1845	2.02-2.03		NRP	qnrp2a	37,99	34,99; 39,99		SG	qsg2b	32,99	32,99; 34,99		FF	qff2a	27,08	24,08; 28,08	umc1934-bnlg2277	2.02		SG	qsg2a	24,08	24,08; 29,08		FF	qff2e	96,77	94,77; 105,77	dupssr21-bnlg1396	2.05-2.06		SG	qsg2c	112,77	104,77; 120,77		FM	qfm2a	40,15	40,15; 41,15	umc1845-umc1776	2.03		NRP	qnrp2b	41,15	40,15; 41,15		FM	qfm2b	199,62	199,62; 201,62	umc1633-umc1230	2.08-2.09		SG	qsg2e	199,62	199,62; 203,62																																						
	PG	qpg2g	208,98	206,98; 210,98	umc1230-bnlg1520	2.08-2.09																																																																																																																																									
	IF	qif2h	206,98	206,98; 207,98																																																																																																																																											
	SG	qsg2f	209,98	206,98; 210,98				PROL	qprol2b	45,92	45,92; 46,92	bnlg2248-dupssr27	2.03		IF	qif2e	47,92	45,92; 47,92		FF	qff2c	45,92	45,92; 46,92		IF	qif2d	37,99	32,99; 39,99	bnlg125-umc1845	2.02-2.03		NRP	qnrp2a	37,99	34,99; 39,99		SG	qsg2b	32,99	32,99; 34,99		FF	qff2a	27,08	24,08; 28,08	umc1934-bnlg2277	2.02		SG	qsg2a	24,08	24,08; 29,08		FF	qff2e	96,77	94,77; 105,77	dupssr21-bnlg1396	2.05-2.06		SG	qsg2c	112,77	104,77; 120,77		FM	qfm2a	40,15	40,15; 41,15	umc1845-umc1776	2.03		NRP	qnrp2b	41,15	40,15; 41,15		FM	qfm2b	199,62	199,62; 201,62	umc1633-umc1230	2.08-2.09		SG	qsg2e	199,62	199,62; 203,62																																																							
	PROL	qprol2b	45,92	45,92; 46,92	bnlg2248-dupssr27	2.03																																																																																																																																									
	IF	qif2e	47,92	45,92; 47,92																																																																																																																																											
	FF	qff2c	45,92	45,92; 46,92				IF	qif2d	37,99	32,99; 39,99	bnlg125-umc1845	2.02-2.03		NRP	qnrp2a	37,99	34,99; 39,99		SG	qsg2b	32,99	32,99; 34,99		FF	qff2a	27,08	24,08; 28,08	umc1934-bnlg2277	2.02		SG	qsg2a	24,08	24,08; 29,08		FF	qff2e	96,77	94,77; 105,77	dupssr21-bnlg1396	2.05-2.06		SG	qsg2c	112,77	104,77; 120,77		FM	qfm2a	40,15	40,15; 41,15	umc1845-umc1776	2.03		NRP	qnrp2b	41,15	40,15; 41,15		FM	qfm2b	199,62	199,62; 201,62	umc1633-umc1230	2.08-2.09		SG	qsg2e	199,62	199,62; 203,62																																																																								
	IF	qif2d	37,99	32,99; 39,99	bnlg125-umc1845	2.02-2.03																																																																																																																																									
	NRP	qnrp2a	37,99	34,99; 39,99																																																																																																																																											
	SG	qsg2b	32,99	32,99; 34,99				FF	qff2a	27,08	24,08; 28,08	umc1934-bnlg2277	2.02		SG	qsg2a	24,08	24,08; 29,08		FF	qff2e	96,77	94,77; 105,77	dupssr21-bnlg1396	2.05-2.06		SG	qsg2c	112,77	104,77; 120,77		FM	qfm2a	40,15	40,15; 41,15	umc1845-umc1776	2.03		NRP	qnrp2b	41,15	40,15; 41,15		FM	qfm2b	199,62	199,62; 201,62	umc1633-umc1230	2.08-2.09		SG	qsg2e	199,62	199,62; 203,62																																																																																									
	FF	qff2a	27,08	24,08; 28,08	umc1934-bnlg2277	2.02																																																																																																																																									
	SG	qsg2a	24,08	24,08; 29,08				FF	qff2e	96,77	94,77; 105,77	dupssr21-bnlg1396	2.05-2.06		SG	qsg2c	112,77	104,77; 120,77		FM	qfm2a	40,15	40,15; 41,15	umc1845-umc1776	2.03		NRP	qnrp2b	41,15	40,15; 41,15		FM	qfm2b	199,62	199,62; 201,62	umc1633-umc1230	2.08-2.09		SG	qsg2e	199,62	199,62; 203,62																																																																																																					
	FF	qff2e	96,77	94,77; 105,77	dupssr21-bnlg1396	2.05-2.06																																																																																																																																									
	SG	qsg2c	112,77	104,77; 120,77				FM	qfm2a	40,15	40,15; 41,15	umc1845-umc1776	2.03		NRP	qnrp2b	41,15	40,15; 41,15		FM	qfm2b	199,62	199,62; 201,62	umc1633-umc1230	2.08-2.09		SG	qsg2e	199,62	199,62; 203,62																																																																																																																	
	FM	qfm2a	40,15	40,15; 41,15	umc1845-umc1776	2.03																																																																																																																																									
	NRP	qnrp2b	41,15	40,15; 41,15				FM	qfm2b	199,62	199,62; 201,62	umc1633-umc1230	2.08-2.09		SG	qsg2e	199,62	199,62; 203,62																																																																																																																													
	FM	qfm2b	199,62	199,62; 201,62	umc1633-umc1230	2.08-2.09																																																																																																																																									
	SG	qsg2e	199,62	199,62; 203,62																																																																																																																																											

Tabela 26 - Regiões genômicas de coincidência entre as posições de QTLs mapeados para diferentes caracteres na população U

(continuação)							
Cromossomo	Caracteres ^a	QTLs	Posição	IC	Intervalo	Bin	
3	PG	qpg3	149,61	144,61; 151,61	umc1659-umc1320	3.07-3.08	
	NRP	qnrp3d	142,61	138,61; 150,61			
	SG	qsg3b	143,61	136,61; 148,61			
	PROL	qprol3	151,96	151,96; 154,96	umc1320-bnlg1536	3.08-3.09	
	FM	qfm3	157,96	151,96; 164,96			
	NRP	qnrp3e	151,96	151,96; 156,96			
	IF	qif3a	79,35	72,35; 86,35	mmc0022-bnlg1798	3.05-3.06	
	FF	qff3a	84,35	69,35; 91,35			
	NRP	qnrp3c	69,35	69,35; 78,35			
	IF	qif3c	184,86	177,86; 191,86	bnlg1754-bnlg1098	3.09-3.10	
	FF	qff3b	184,86	174,86; 191,86			
	4	PG	qpg4a	81,18	75,18; 91,18	bnlg252-bnlg2291	4.06
		IF	qif4a	79,18	69,18; 86,18		
		PG	qpg4b	107,91	100,91; 114,91	dupssr34-bnlg2244	4.07-4.08
		PROL	qprol4a	113,91	102,91; 120,91		
IF		qif4b	100,91	100,91; 108,91			
NRP		qnrp4a	108,91	100,91; 114,91			
FF		qff4c	94,71	94,71; 100,71	bnlg2291-dupssr34	4.06-4.07	
FM		qfm4b	94,71	94,71; 98,71			
5	PROL	qprol5a	71,68	63,68; 72,68	bnlg1879-umc1056	5.02-5.03	
	FF	qff5a	67,68	57,68; 72,68			
	PROL	qprol5b	76,08	73,08; 82,08	umc1056-bnlg1902	5.03	
	NRP	qnrp5a	77,08	73,08; 81,08			
	SG	qsg5a	87,08	81,08; 89,08			

Tabela 26 - Regiões genômicas de coincidência entre as posições de QTLs mapeados para diferentes caracteres na população U

(continuação)						
Cromossomo	Caracteres ^a	QTLs	Posição	IC	Intervalo	Bin
5	FF	qff5b	122,32	115,32; 129,32	dupssr10-umc1221	5.04
	FM	qfm5	120,32	113,32; 129,32		
	SG	qsg5c	116,32	108,32; 124,32		
	FM	qfm5	120,32	113,32; 129,32	dupssr10-umc1221	5.04
	NRP	qnrp5c	106,32	106,32; 113,32		
	SG	qsg5c	116,32	108,32; 124,32		
	NRP	qnrp5b	93,96	89,96; 99,96	bnlg1902-dupssr10	5.03-5.04
	SG	qsg5b	93,96	89,96; 99,96		
	7	IF	qif7a	0,01	0,01; 24,01	umc1426-umc1632
FF		qff7a	17,01	0,01; 31,01		
FM		qfm7a	12,01	3,01; 19,01		
IF		qif7b	152,68	149,68; 155,68	umc1407-phi116	7.05-7.06
FM		qfm7c	149,68	149,68; 153,68		
NRP		qnrp7	149,68	149,68; 158,68		
FF		qff7b	39,77	34,77; 40,77	umc1632-umc1409	7.01
FM		qfm7b	40,77	33,77; 40,77		
8		PG	qpg8a	32,58	26,58; 35,58	phi119-umc1034
	PROL	qprol8b	29,58	26,58; 34,58		
	FF	qff8a	27,58	26,58; 31,58		
	SG	qsg8c	33,58	28,58; 35,58		
	PG	qpg8b	37,37	36,37; 42,37	umc1034-phi115	8.02-8.04
	IF	qif8b	49,37	42,37; 49,37		
	SG	qsg8d	37,37	36,37; 43,37		
	PROL	qprol8a	18,88	13,88; 25,88	phi420701-phi119	8.00-8.02
	IF	qif8a	17,88	12,88; 24,88		
	SG	qsg8b	14,88	12,88; 20,88		

Tabela 26 - Regiões genômicas de coincidência entre as posições de QTLs mapeados para diferentes caracteres na população U

(conclusão)						
Cromossomo	Caracteres ^a	QTLs	Posição	IC	Intervalo	Bin
8	IF	qif8c	54,03	50,03; 60,03	phi115-bnlgl863	8.03-8.04
	NRP	qnrp8a	57,03	51,03; 64,03		
	FF	qff8b	117,23	105,23; 129,23	bnlg1176-bnlgl607	8.05-8.06
	FM	qfm8	121,23	106,23; 129,23		
	NRP	qnrp8c	117,23	108,23; 129,23		
9	PG	qpg9	40,41	34,41; 48,41	bnlg430-umc1107	9.03-9.04
	PROL	qprol9	41,41	35,41; 48,41		
	IF	qif9a	46,41	39,41; 48,41		
	FF	qff9a	42,41	38,41; 48,41		
	IF	qif9c	109,29	106,29; 111,29	bnlg619-bnlgl128	9.07-9.08
	NRP	qnrp9b	108,29	105,29; 111,29		
	SG	qsg9	105,29	105,29; 107,29		
10	PG	qpg10b	115,02	115,02	umc1196-umc1038	10.07
	FM	qfm10b	115,02	115,02		

^a PG – produção de grãos; PROL - prolificidade; IF – intervalo entre florescimentos; FF - florescimento feminino; FM – florescimento masculino; NRP – número de ramificações do pendão; SG – stay-green.

Tabela 27 - Número de QTLs identificados em regiões genômicas coincidentes entre cada par de caracteres na população U

Caracteres ^a	PG	PROL	IF	FF	FM	NRP	SG
PG		7	9	3	1	2	5
PROL			9	5	3	6	9
IF				13	6	9	12
FF					9	3	8
FM						5	5
NRP							10
SG							

^a PG – produção de grãos; PROL - prolificidade; IF – intervalo entre florescimentos; FF - florescimento feminino; FM – florescimento masculino; NRP – número de ramificações do pendão; SG – stay-green.