

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

Mapeamento de QTLs para produção de grãos e seus componentes em uma população de milho tropical

Dyeme Antonio Vieira Bento

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

**Piracicaba
2006**

Dyeme Antonio Vieira Bento
Engenheiro Agrônomo

Mapeamento de QTLs para produção de grãos e seus componentes em uma população de milho tropical

Orientador:
Prof. Dr. CLÁUDIO LOPES DE SOUZA JÚNIOR

Tese apresentada para obtenção do título de Doutor em 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**

Bento, Dyeme Antonio Vieira

Mapeamento de QTLs para produção de grãos e seus componentes em uma população de milho tropical / Dyeme Antonio Vieira Bento. - - Piracicaba, 2006.
133 p.

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

1. Grãos 2. Mapeamento genético 3. Marcador molecular 4. Melhoramento genético vegetal 5. Milho 6. Variação genética em plantas 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
Renato Bento, Maria Teresa Vieira Bento e Sílvia Regina Silva de Oliveira.

Agradecimentos

A Deus e à Sua Mãe;

Ao CNPq, pelo apoio e pelos recursos financeiros investidos durante o período de Doutorado;

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

Ao professor Dr. Cláudio Lopes de Souza Jr., pela orientação dedicada, competente e paciente, e pelo exemplo de compromisso com a ciência;

A meus pais, Renato Bento e Maria Teresa Vieira Bento, meus irmãos Renata Michele Bento Alves e Aender Fernando Vieira Bento, meu cunhado Cidclay Alves e minhas sobrinhas Rafaela e Fernanda, que deram-me todo apoio possível para a conclusão deste curso, e por tudo o que fizeram ao longo de toda a minha formação acadêmica;

Aos colegas e amigos das repúblicas em Piracicaba, Rock Seille Carlos Christiano, Jonas Jacob Chiaradia, André Tomazella, Alessandro Riffel, Simão Lindoso de Sousa e Paulo de Tarso de Oliveira Ferreira, pela amizade e ajuda em todas as situações dentro e fora da Universidade;

Aos colegas de laboratório, Adelmo Resende da Silva, Aurélio Mendes Aguiar, Emiliano Nassau, Geovani Ferreira Alves, Gustavo Vitti Moro, José Ubirajara Vieira Moreira, Luciana Aparecida Carlini Garcia, Mateus Figueiredo Santos, Milena de Luna Alves Lima, Pedro Radi Belicuas, Sydnei Netto Parentoni e Tassiano Maxwell Marinho Câmara, pela amizade, auxílio nos trabalhos, e pela convivência sadia durante o curso;

Aos funcionários do Departamento de Genética, em especial a Ariberto Soares de Oliveira, pela amizade sincera, competência e compromisso com o trabalho;

Aos amigos Antônio Augusto Franco Garcia e Luciana Aparecida Carlini Garcia, Éder Jorge de Oliveira, Francisco José Correia Farias, Raimundo Nonato Vieira da Cunha, Alessandro Riffel, Simão Lindoso de Sousa e Vanderlei da Silva Santos, pela forte amizade construída e fortalecida ao longo dos últimos quatro anos;

Ao Pernetá Futebol Clube, instrumento de formação de amizades e união dos estudantes, responsável por um aprendizado valioso sobre a convivência em grupo. Agradeço aos atletas Ademir Sérgio, Adriano Pereira de Castro, Alejandro Alberto Toro, Alfredo “Bielsa”,

Alessandro Riffel, Alexandre Missiagia, Américo José dos Santos Reis, Ebert Pepe Obando Flor, Esteban Roberto González, Fernando Ninamango Cárdenas, Francisco José Correia Farias, Mateus Figueiredo Santos, Mateus Mondin, Oriel Lemos, Raimundo Nonato Vieira da Cunha, Rudimar Conte e Tassiano Maxwell Marinho Câmara por toda a dedicação na criação e desenvolvimento do Glorioso PFC;

Ao Tabajara Futebol Clube e a todos os amigos que fiz neste grande time, exemplo de uma organização que se transformou em grandes vitórias. Agradeço por terem me colocado entre vocês, espero que continuem unidos e que vençam sempre.

Enfim, e mais especialmente, agradeço a Sílvia Regina Silva de Oliveira e ao pequeno Eduardo, que tudo fizeram e em tudo contribuíram para o sucesso deste trabalho. Espero que possa de alguma forma retribuir o que fizeram durante os últimos anos, que mostraram novamente que na verdade o que eu tenho é muita sorte – “sorte até demais”. Espero que seja assim sempre. Obrigado.

SUMÁRIO

RESUMO.....	8
ABSTRACT.....	9
LISTA DE FIGURAS.....	10
LISTA DE TABELAS.....	11
1 INTRODUÇÃO.....	15
2 DESENVOLVIMENTO.....	18
2.1 Revisão Bibliográfica.....	18
2.1.1 Produção de grãos e seus componentes em milho.....	18
2.1.2 Marcadores moleculares.....	23
2.1.3 Mapeamento de QTLs em milho.....	25
2.1.4 Mapeamento de QTLs para produção de grãos e seus componentes em milho.....	31
2.1.5 Interação QTLs x ambientes.....	35
2.1.6 Seleção assistida por marcadores em milho.....	36
2.2 Material e Métodos.....	42
2.2.1 Material genético.....	42
2.2.2 Extração e amplificação do DNA.....	42
2.2.3 Genotipagem.....	43
2.2.4 Mapa genético.....	43
2.2.5 Delineamento.....	44
2.2.6 Ambientes.....	45
2.2.7 Caracteres.....	45
2.2.8 Análises de variâncias.....	47
2.2.9 Estimativas dos parâmetros genéticos.....	47
2.2.10 Análises de covariâncias e correlações entre caracteres.....	49
2.2.11 Mapeamento de QTLs.....	51
2.2.12 Análise da interação QTLs x ambientes.....	54
2.2.13 Obtenção do limite crítico ou “threshold”.....	55
2.2.14 Proporção da variação explicada pelos QTLs.....	56
2.2.15 Grau de dominância.....	57
2.2.16 Concordância de QTLs mapeados para diferentes caracteres.....	58

	7
2.3 Resultados e Discussão.....	60
2.3.1 Mapa genético.....	60
2.3.2 Análises de variâncias.....	61
2.3.3 Parâmetros genéticos.....	64
2.3.4 Correlações entre caracteres.....	65
2.3.5 Mapeamento de QTLs.....	68
2.3.6 Comparações entre os QTLs mapeados e os reportados na literatura.....	75
2.3.7 Análise das posições coincidentes de QTLs mapeados para diferentes caracteres.....	78
2.3.8 Interação QTLs x ambientes.....	82
2.3.9 Mapeamento de QTLs e melhoramento.....	85
2.3.10 Considerações gerais.....	87
3 CONCLUSÕES.....	91
REFERÊNCIAS.....	93
ANEXOS.....	107

RESUMO

Mapeamento de QTLs para produção de grãos e seus componentes em uma população de milho tropical

A produção de grãos e seus componentes em milho são caracteres controlados por muitos genes, possuindo elevado efeito da interação genótipos x ambientes. Até recentemente, esses caracteres foram estudados utilizando-se modelos estatístico-genéticos baseados no somatório dos efeitos dos locos segregantes nas populações. Com o advento dos marcadores moleculares, desenvolveram-se novos modelos estatístico-genéticos, e mapas genéticos saturados foram construídos possibilitando o mapeamento dos locos (QTLs) que controlam tais caracteres. Assim, o número, posições no genoma e efeitos genéticos de QTLs individuais foram estimados. A maioria dos estudos reportados sobre mapeamento de QTLs em milho utiliza germoplasma temperado, e poucos estudos relatam ocorrência de QTLs possuindo interação com ambientes. Os objetivos deste trabalho foram o mapeamento de QTLs para produção de grãos e seus componentes, avaliando-se o efeito da interação QTLs x ambientes (QTL x E) e evidências de pleiotropia ou ligação gênica entre caracteres, em uma população de milho tropical. Foram utilizadas 256 progênies $F_{2:3}$ avaliadas em diversos ambientes, sendo o mapa genético construído com 139 marcadores microssatélites (SSRs) e o mapeamento de QTLs e o teste da interação QTLs x ambientes realizados empregando-se o mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes (mCIM). Os caracteres utilizados foram produção de grãos (PG) e prolificidade (Prol), avaliados em nove ambientes, e peso de 500 grãos (P500), comprimento (CE) e diâmetro de espiga (DE), diâmetro de sabugo (DS), profundidade de grão (Prof), número de fileiras (NFil) e de grãos por fileira (NGFil), avaliados em sete ambientes. Foram mapeados 24, 19, 17, 18, 17, 14, 16, 14 e 15 QTLs para PG, Prol, P500, CE, DE, DS, Prof, NFil e NGFil, respectivamente. Os QTLs distribuíram-se irregularmente nos cromossomos, não ocorrendo regiões de concentração de QTLs para nenhum caráter. O grau médio de dominância foi de dominância parcial para PG e P500, dominância completa para Prol, DE e NGFil e sobredominância para CE, DS, Prof e NFil, enquanto os graus de dominância dos QTLs individuais variaram de aditividade a sobredominância. Na maior parte dos QTLs mapeados para todos os caracteres foi constatada interação QTLs x ambientes, que ocorreu para todos os QTLs mapeados para PG. A proporção da variância genética explicada pelos QTLs foi de 53,83% para PG, variando de 28,55% para DS a 69,42% para DE. Os QTLs explicaram apenas parte da variância genética dos caracteres devido à ocorrência de regiões genômicas isentas de marcadores e também ao método mCIM, que admite apenas um QTL por intervalo. Os números de QTLs mapeados para todos os caracteres foram os maiores dentre os relatados na literatura tanto em germoplasma temperado quanto tropical, com poucas exceções. Foram constatadas 44 regiões genômicas contendo QTLs para diferentes caracteres, representando evidência de ligação gênica ou efeito pleiotrópico em seu controle genético. O reduzido número de QTLs estáveis entre os ambientes para todos os caracteres implica desafio adicional para a seleção assistida por marcadores em áreas de clima tropical, a menos que programas de melhoramento sejam direcionados para regiões específicas.

Palavras-chave: Grãos; Mapeamento genético; Marcador molecular; Melhoramento genético vegetal; Milho; Variação genética em plantas

ABSTRACT

Mapping QTLs for grain yield and its components in a tropical maize population

Grain yield and its components in maize are controlled by many loci and present high interaction with environments. Until recently inheritance studies of these traits used statistical-genetic models based on the net effects of the segregating loci in the populations. With the advent of molecular markers and new statistical-genetic models, well-saturated genetic maps could be developed allowing the mapping of the loci (QTLs) that control these traits. Thus, the number of loci, their genomic position, and the genetic effects of individual QTLs could be estimated. The majority of reported QTL mapping studies in maize is from temperate germplasm, and few of them reported the number of QTL that interacted with environments. The objectives of this research were to map QTLs for grain yield and its components, to evaluate QTL by environment interaction (QTL x E) and the evidence of linked QTLs or pleiotropic effects of some QTLs in a tropical maize population. Two-hundred and fifty-six $F_{2:3}$ progenies evaluated in several environments, a genetic map with 139 microsatellite markers (SSRs), and the multiple-environment composite interval mapping analysis (mCIM) were used to map QTL, and to test QTL x E interaction. The traits analyzed were grain yield (GY) and prolificacy (Prol) evaluated in nine environments, and 500 kernels weight (W500), ear length (EL), ear diameter (ED), cob diameter (CD), kernel depth (KD), row number per ear (RN) and kernels per row number (KRN) evaluated in seven environments. Twenty-four, 19, 17, 18, 17, 14, 16, 14, and 15 QTLs were mapped for GY, Prol, W500, EL, ED, CD, KD, RN and KRN, respectively. These QTLs were not evenly distributed along the chromosomes, although there were not genomic regions with high concentration of QTLs for all traits. The average levels of dominance were partial dominance for GY and W500, complete dominance for Prol, ED and KRN, and overdominance for EL, CD, KD and RN, although for all traits the levels of dominance of the individual QTLs ranged from additive to overdominance. Most of the QTLs for all traits interacted significantly with environments; for grain yield all QTLs interacted with environments. The proportion of the genetic variance explained by all QTLs was 53.83% for GY, and for its components they ranged from 28.55% for CD to 69.42% for ED. The mapped QTLs accounted for only part of the genetic variance because there are some chromosome regions with few markers and because the mCIM method allows mapping just one QTL per interval. The number of QTLs mapped for all traits evaluated was higher than those reported for temperate and for tropical germplasm, with few exceptions. Forty-four genomic regions had QTLs mapped for different traits evidencing the presence of linked QTLs or pleiotropic effects of some QTLs affecting different traits. The low number of stable QTLs across environments for all traits imposes additional challenges for marker-assisted selection in tropical areas, unless the breeding programs could be directed towards specific target areas.

Key words: Grains; Genetic mapping; Molecular marker; Plant breeding; Maize; Genetic variability in plants

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 - Mapa genético dos 10 cromossomos do milho 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).....108

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Esquema da análise de variância conjunta.....	109
Tabela 2 - Esquema da análise de covariância entre os caracteres X e Y	109
Tabela 3 - Tipos e números de marcadores moleculares utilizados em vários trabalhos de mapeamento de QTLs em milho	110
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 intervalo de variação para todos os caracteres avaliados nos ambientes correspondentes ao ano agrícola 2001/2002.....	111
Tabela 5 - 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 todos os caracteres avaliados nos ambientes correspondentes ao ano agrícola 2002/2003.....	112
Tabela 6 - 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 todos os caracteres avaliados nos ambientes correspondentes ao ano agrícola 2003/2004.....	114
Tabela 7 - Valores e significâncias dos quadrados médios (QM) da análise de variância conjunta, coeficiente de variação experimental (CV%), médias gerais, intervalo de confiança e intervalo de variação das médias das progênies para todos os caracteres avaliados.....	116

- Tabela 8 - Estimativas das variâncias fenotípicas ($\hat{\sigma}_F^2$), de progênie ($\hat{\sigma}_p^2$), interação progênie x ambientes (σ_{pa}^2), erro experimental ($\hat{\sigma}_e^2$), coeficiente de herdabilidade para médias de progênie (\hat{h}_p^2 %) e intervalos de confiança correspondentes, relativos a todos os caracteres avaliados117
- 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 os caracteres produção de grãos e seus componentes118
- Tabela 10 - Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter produção de grãos. 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 alélica e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) individual e total explicadas pelos QTLs.....119
- Tabela 11 - Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter prolificidade. 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 alélica e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) individual e total explicadas pelos QTLs.....121
- Tabela 12 - Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter peso de 500 grãos. 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 alélica e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) individual e total explicadas pelos QTLs.....122

- Tabela 13 - Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter comprimento de espiga. 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 alélica e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) individual e total explicadas pelos QTLs.....123
- Tabela 14 - Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter diâmetro de espiga. 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 alélica e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) individual e total explicadas pelos QTLs.....124
- Tabela 15 - Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter diâmetro de sabugo. 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 alélica e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) individual e total explicadas pelos QTLs.....125
- Tabela 16 - Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter profundidade de grão. 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 alélica e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) individual e total explicadas pelos QTLs.....126
- Tabela 17 - Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter número de fileiras. 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 alélica e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) individual e total explicadas pelos QTLs.....127

Tabela 18 - Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter número de grãos por fileira. Localização, valores do <i>TRV</i> para o efeito do QTL e da interação, ambientes nos quais foi detectada presença do QTL, efeitos genéticos, tipo de interação alélica e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) individual e total explicadas pelos QTLs.....	128
Tabela 19 - Regiões genômicas de coincidência entre as posições de QTLs mapeados para diferentes caracteres.....	129
Tabela 20 - Número de QTLs identificados em regiões genômicas coincidentes entre cada par de caracteres.....	133

1 INTRODUÇÃO

A maior parte dos caracteres de importância econômica e agrônômica estudados em diversas espécies vegetais é de natureza quantitativa. Caracteres quantitativos possuem expressão complexa, cujo controle genético é efetuado por grande número de genes, cada um possuindo pequeno efeito sobre o fenótipo, que apresenta grande influência ambiental, não sendo possível a definição de classes fenotípicas distintas (THODAY, 1961; GELDERMANN, 1975; COMSTOCK, 1978).

Desde os primeiros estudos realizados em genética quantitativa, a herança de tais caracteres vem sendo estudada com o uso de delineamentos genéticos que possibilitam estimar os componentes da variância genética, coeficientes de herdabilidade, grau médio de dominância e componentes genéticos de médias, dentre outros parâmetros genéticos. Estes parâmetros são, entretanto, funções do somatório dos efeitos de cada loco que realiza o controle do caráter quantitativo (HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988).

O desenvolvimento dos marcadores moleculares, no início da década de 80 do século passado, representou grande avanço no conhecimento dos caracteres quantitativos devido à disponibilidade de número suficiente de marcadores para a associação aos diferentes alelos da espécie em estudo. Com isso, mapas genéticos contendo grande número desses marcadores foram construídos para várias espécies, possibilitando o mapeamento dos locos controladores dos caracteres quantitativos, ou QTLs – “quantitative trait loci”. O mapeamento de QTLs consiste, portanto, na determinação da presença, localização e estimação dos efeitos de tais locos. Diversas metodologias para o mapeamento de QTLs foram desenvolvidas a partir de então, inicialmente com a análise de marcas simples, desenvolvendo-se em seguida o mapeamento por intervalo (LANDER; BOTSTEIN, 1989), o mapeamento por intervalo composto (ZENG, 1994; JANSEN; STAM, 1994), o mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes ou caracteres (JIANG; ZENG, 1995) e o mapeamento de múltiplos intervalos (KAO et al., 1999), com sucessivo avanço tanto em relação ao número de informações obtidas como em relação à precisão das mesmas. Metodologias mais recentes possibilitam além da obtenção das informações essenciais ao mapeamento – presença, localização e efeitos dos QTLs, também a determinação do efeito da interação QTLs x ambientes e de efeitos epistáticos entre QTLs.

Uma das principais aplicações da tecnologia dos marcadores moleculares consiste em utilizar as informações obtidas com o mapeamento de QTLs no processo de seleção de genótipos

superiores em programas de melhoramento (RIBAUT et al., 2002), o que é denominado seleção assistida por marcadores (SAM). Diversos trabalhos sobre o uso da SAM já foram conduzidos em diferentes espécies, entretanto os resultados até então relatados na literatura não possibilitam concluir sobre a eficiência da técnica em relação às metodologias convencionais de melhoramento, sendo reportados tanto sucessos (STUBER; SISCO, 1991; AHMADI et al., 2001; FALEIRO et al., 2004; LIANG et al., 2004; TWARDOWSKA; MASOJC; MILCZARSKI, 2005) quanto insucessos (MOREAU; CHARCOSSET; GALLAIS, 2004) com o seu emprego.

O caráter de maior importância nos programas de melhoramento de milho é a produção de grãos. Por ser um caráter quantitativo, as dificuldades inerentes ao incremento da produção são as mesmas mencionadas para todos os caracteres de expressão complexa. Na cultura do milho, são vários os estudos em que se procura tornar mais eficiente o melhoramento genético para produção de grãos por meio de seleção indireta, realizada em caracteres altamente a ela correlacionados e que possuam estimativas de coeficiente de herdabilidade mais elevadas (FALCONER; MACKAY, 1996). Alguns desses caracteres possuem interferência mais direta na expressão da produção de grãos, como é o caso, por exemplo, da prolificidade ou número de espigas por planta, comprimento e diâmetro da espiga, número de fileiras de grãos na espiga, número de grãos por fileira e peso médio do grão, sendo denominados componentes da produção de grãos (JUGENHEIMER, 1976). Vários estudos já foram relatados referentes à resposta à seleção para produção de grãos a partir da seleção efetuada sobre seus componentes, ou mesmo à seleção realizada para esses caracteres individualmente (HALLAUER; SEARS, 1969; COORS; MARDONES, 1989; HOLTHAUS; LAMKEY, 1995; LOPEZ-REYNOSO; HALLAUER, 1998; BARRIENTOS et al., 1999; MAITA; COORS, 1996; LEON; COORS, 2002; BENTO; RAMALHO; SOUZA, 2003).

O mapeamento de QTLs para produção de grãos e seus componentes em milho possui grande importância para o esclarecimento da herança desses caracteres e de suas relações entre si e com o ambiente, sobretudo com a utilização de metodologias estatístico-genéticas que possibilitem a determinação do efeito da interação QTLs x ambientes, ocorrência de efeitos pleiotrópicos ou de ligação gênica entre QTLs atuando no controle genético de diversos caracteres e a ocorrência de epistasia entre QTLs. Entretanto, a maioria dos trabalhos reportados para os diversos caracteres em milho utilizaram germoplasma temperado (AGRAMA; MOUSSA, 1996a, 1996b; LUBBERSTEDT et al., 1998; AGRAMA et al., 1999; AUSTIN; LEE; VELDBOOM, 2001; CARDINAL et al., 2001; FLINT-GARCIA et al., 2003), sendo escassos os trabalhos

reportados com germoplasma tropical (RIBAUT, 1997; SIBOV et al., 2002; MANGOLIN et al., 2004; MOREIRA, 2005).

Devido à importância do mapeamento de QTLs no estudo dos caracteres quantitativos e considerando-se o pequeno número de estudos realizados com germoplasma tropical, o objetivo do presente trabalho foi o mapeamento de QTLs para produção de grãos e seus componentes em uma população de milho tropical utilizando o mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes (JIANG; ZENG, 1995), obtendo-se os parâmetros inerentes à análise, ou seja, efeitos e posições dos QTLs, determinando-se o efeito da interação QTLs x ambientes e verificando-se evidências de pleiotropia ou ligação gênica entre QTLs mapeados para diferentes caracteres.

2 DESENVOLVIMENTO

2.1 Revisão Bibliográfica

2.1.1 Produção de grãos e seus componentes em milho

Os programas de melhoramento de milho em geral visam, mesmo que indiretamente, ao aumento da produção de grãos. Uma das dificuldades encontradas no trabalho com esse caráter é a sua natureza quantitativa, ou seja, a produção de grãos é controlada por um grande número de locos (JUGENHEIMER, 1976; PATERNIANI, 1993) que possuem pequenos efeitos, mas de diferentes magnitudes, sobre o fenótipo (GELDERMANN, 1975; COMSTOCK, 1978), cuja expressão sofre acentuado efeito do ambiente. Caracteres quantitativos possuem variação contínua, não sendo possível a distinção de classes fenotípicas, o que impossibilita o seu estudo por meio da abordagem mendeliana clássica (THODAY, 1961; VENCOVSKY, 1987). Para contornar esses problemas, uma alternativa pesquisada pelos melhoristas na obtenção de genótipos superiores é a seleção indireta com base em caracteres que sejam altamente correlacionados com a produção de grãos, possuam magnitudes mais elevadas de coeficientes de herdabilidades e sejam de avaliação mais fácil que a produção de grãos per se (FALCONER; MACKAY, 1996).

Na cultura do milho, a produção de grãos é função direta de uma série de caracteres, que são denominados componentes da produção (JUGENHEIMER, 1976), como é o caso da prolificidade ou número de espigas por planta, peso médio do grão, número de fileiras de grãos na espiga e número de grãos por fileira, comprimento e diâmetro da espiga e profundidade de grão, que se refere à diferença entre os valores dos diâmetros da espiga e do sabugo. O primeiro trabalho relacionado ao estudo dos componentes da produção em milho foi realizado por Leng (1954), que dividiu os componentes analisados em primários, ou seja, aqueles que não são compostos por outros caracteres, como número de espigas por planta, peso médio do grão, número de fileiras e de grãos por fileira, e secundários, que correspondem aos caracteres formados por alguma combinação dos primários, como o peso de grãos por espiga, que depende do número de fileiras, do número de grãos por fileira e do peso médio de grãos, e número de grãos da espiga, que depende do número de fileiras e de grãos por fileira. Hatfield; Benoit e Ragland (1965) apresentaram a produção de grãos como função do número de espigas produzidas e do peso médio da espiga. O autor definiu a produção por espiga como o produto do número de grãos da espiga

(número de fileiras x número de grãos por fileira) pelo peso médio do grão. Desse modo, a produção de grãos pode ser apresentada como função dos seguintes caracteres (eq. 1):

$$\text{produção} = n^{\circ} \text{ de espigas} \times n^{\circ} \text{ de fileiras} \times n^{\circ} \text{ de grãos por fileira} \times \text{peso médio do grão} \quad (1)$$

A produção de grãos em milho apresenta, em geral, baixos valores de coeficiente de herdabilidade (ROBINSON; COMSTOCK; HARVEY, 1949; MALVAR et al., 1996; AUSTIN; LEE, 1998). Em levantamento envolvendo 99 trabalhos publicados até a década de 80 do século passado, foi constatado valor médio para estimativas do coeficiente de herdabilidade ao nível de plantas igual a 18,7% (HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988). Resultados reportados a partir de médias de diversos tipos de progênies podem, entretanto, apresentar grandes discrepâncias, variando de 25,7% para médias de progênies de irmãos germanos a 88% para médias de progênies S₁ e F_{2:3} (VELDBOOM; LEE, 1994; HOLTHAUS; LAMKEY, 1995; ARIAS; SOUZA JÚNIOR; TAKEDA, 1999; WOLF; PETERNELLI; HALLAUER, 2000; ALVES; RAMALHO; SOUZA, 2002; AGUIAR, 2003).

A prolificidade é um componente da produção de grãos bastante explorado em termos de seleção indireta na cultura do milho (MOTTO; MOLL, 1983; PATERNIANI, 1993; MAITA; COORS, 1996; PIZAIA, 2000; LEON; COORS, 2002; BENTO; RAMALHO; SOUZA, 2003). Estimativas de coeficientes de herdabilidade para prolificidade são bastante variáveis, havendo relatos de valores variando entre 12,0% e 79,2%, sendo que em geral as estimativas apresentam-se em torno de 70% (HALLAUER, 1974; VELDBOOM; LEE, 1994; HOLTHAUS; LAMKEY, 1995; MALVAR et al., 1996; AUSTIN; LEE, 1998; ARIAS; SOUZA JÚNIOR; TAKEDA, 1999; WOLF; PETERNELLI; HALLAUER, 2000; ALVES; RAMALHO; SOUZA, 2002; AGUIAR, 2003).

Estimativas de coeficientes de correlação genética entre prolificidade e produção de grãos possuem valores de médios a elevados, sendo freqüentemente relatados valores superiores 0,80 (ORDAS; STUCKER, 1977; SALAZAR; HALLAUER, 1986; HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988; ARIAS; SOUZA JÚNIOR; TAKEDA, 1999; ALVES; RAMALHO; SOUZA, 2002). Existem, entretanto, relatos de coeficientes de correlação genética entre esses caracteres com valores médios e baixos, variando entre 0,38 e 0,56 (ORDAS; STUCKER, 1977; AUSTIN; LEE, 1998; ARIAS; SOUZA JÚNIOR; TAKEDA, 1999; AGUIAR, 2003), destacando-se o valor bastante discrepante reportado por Alves, Ramalho e Souza (2002), que foi de -0,31.

A importância do trabalho com a prolificidade se justifica por uma série de vantagens, como a facilidade de avaliação, que pode ser feita visualmente no campo antes do florescimento, possibilitando a seleção de plantas para ambos os sexos. Plantas prolíficas possuem maior tolerância a altas densidades de semeadura, apresentando menor número de plantas sem espigas (DUVICK, 1974), e possuem também maior resistência a estresse hídrico (UNDERSANDER, 1987).

O peso médio do grão, avaliado em amostras de diferentes tamanhos, em geral 300, 500 ou 1.000 grãos, é outro componente de produção freqüentemente reportado na literatura. Ottaviano e Camussi, (1981) relataram efeito direto de elevado valor para este caráter sobre a produção de grãos em relação ao número de fileiras e de grãos por fileira. Os autores verificaram também que a variação no peso médio do grão foi altamente dependente de caracteres fisiológicos, no caso, taxa de enchimento e período efetivo de enchimento de grãos. Estimativas de coeficientes de correlação genética entre peso médio do grão e produção de grãos relatadas na literatura apresentaram valores de médios a baixos, variando de 0,05 a 0,43 (HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988; HOLTHAUS; LAMKEY, 1995; AUSTIN; LEE, 1998; AGUIAR, 2003).

Estimativas do coeficiente de herdabilidade para o peso médio do grão apresentam em geral valores acima de 80% (VELDBOOM; LEE, 1994; HOLTHAUS; LAMKEY, 1995; AUSTIN; LEE, 1996, 1998; AGUIAR, 2003). Estimativas de média magnitude, entretanto, foram reportadas por Hallauer e Miranda Filho (1988) a partir da média de 11 trabalhos pesquisados (41,8%) e também por Malvar et al. (1996), com valores iguais a 54% e 63%.

Os caracteres número de fileiras de grãos e número de grãos por fileira da espiga possuem contribuição significativa para a produção de grãos (OTTAVIANO; CAMUSSI, 1981). Valores relatados para o coeficiente de herdabilidade do caráter número de fileiras variaram desde 57,0%, obtido a partir da média de 18 trabalhos pesquisados por Hallauer e Miranda Filho (1988), até 94,0%, sendo a maior parte das estimativas superior a 80% (BEAVIS et al., 1994; VELDBOOM; LEE, 1994; HOLTHAUS; LAMKEY, 1995; MALVAR et al., 1996; ARIAS; SOUZA JÚNIOR; TAKEDA, 1999; WOLF; PETERNELLI; HALLAUER, 2000; AGUIAR, 2003). Para o número de grãos por fileira, a maior parte dos valores de coeficiente de herdabilidade reportados na literatura apresentam-se em torno de 70% (BEAVIS et al., 1994; ARIAS; SOUZA JÚNIOR; TAKEDA, 1999; AGUIAR, 2003).

Estimativas de coeficientes de correlação genética entre produção de grãos e número de fileiras possuem valores baixos, inferiores a 0,24 de acordo com a maioria dos trabalhos

publicados (HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988; SALAZAR; HALLAUER, 1986; HOLTHAUS; LAMKEY, 1995; ARIAS; SOUZA JÚNIOR; TAKEDA, 1999; AGUIAR, 2003). Para o coeficiente de correlação genética entre produção de grãos e número de grãos por fileira, as estimativas reportadas apresentaram valores entre 0,43 e 0,73 (HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988; ARIAS; SOUZA JÚNIOR; TAKEDA, 1999; AGUIAR, 2003).

Caracteres de grande importância para a produção de grãos correspondem àqueles relacionados às dimensões da espiga. Estimativas bastante discrepantes do coeficiente de herdabilidade foram relatadas para o comprimento de espiga, variando de 21% a 90%, enquanto para o diâmetro de espiga e de sabugo os valores reportados foram em geral superiores a 80%. Para o caráter profundidade de grão, os valores de coeficiente de herdabilidade possuíram magnitudes entre médias e altas, variando de 45,6% a 82% (VELDBOOM; LEE, 1994; HOLTHAUS; LAMKEY, 1995; MALVAR et al., 1996; AUSTIN; LEE, 1998; ARIAS; SOUZA JÚNIOR; TAKEDA, 1999; AGUIAR, 2003). Hallauer e Miranda Filho (1988), entretanto, relataram baixos valores de estimativas de coeficiente de herdabilidade para diâmetro de espigas e de sabugo e para profundidade de grão, iguais, respectivamente, a 36,1%, 37,0 % e 29,2%.

As estimativas de correlação genética entre o comprimento de espiga e produção de grãos apresentaram valores bastante distintos segundo os relatos na literatura, variando de 0,29 a 0,76; para o diâmetro de espigas, a correlação genética com a produção de grãos apresentou valores entre médios e baixos, variando de 0,28 a 0,60, enquanto entre produção de grãos e profundidade de grão os valores variaram de 0,15 a 0,73 (ORDAS; STUCKER, 1977; SALAZAR; HALLAUER, 1986; HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988; AUSTIN; LEE, 1998; ARIAS; SOUZA JÚNIOR; TAKEDA, 1999; AGUIAR, 2003).

Existem ainda na literatura diversos resultados sobre associações dos componentes de produção entre si. Valores de coeficientes de correlação genética variaram de -0,22 a 0,92 entre os caracteres prolificidade e comprimento de espiga; -0,56 a -0,08 entre prolificidade e diâmetro de espiga; -0,36 a -0,05 entre prolificidade e profundidade de grão; -0,46 a -0,16 entre prolificidade e número de fileiras; -0,59, a 0,11 entre comprimento e diâmetro de espiga; -0,93 a 0,08 entre comprimento de espiga e profundidade de grão; -0,42 a -0,10 entre comprimento de espiga e número de fileiras; 0,55 a 0,77 entre comprimento de espiga e número de grãos por fileira e de 0,43 a 0,64 entre diâmetro de espiga e número de fileiras. Entre os demais componentes de produção as estimativas de coeficientes de correlação genética são escassas, tendo-se relatado, entretanto, valores de -0,03 e 0,33 entre peso médio de grão e comprimento de espiga; 0,21 e 0,23

entre peso médio de grão e diâmetro de espiga; -0,41 e -0,33 entre peso médio de grão e número de fileiras; -0,01 e 0,27 entre peso médio de grão e número de grãos por fileira; 0,03 entre comprimento de espiga e diâmetro de sabugo e de 0,67 para o coeficiente de correlação genética entre diâmetro de espiga e de sabugo (ORDAS; STUCKER, 1977; SALAZAR; HALLAUER, 1986; HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988; AUSTIN; LEE, 1998; ARIAS; SOUZA JÚNIOR; TAKEDA, 1999; AGUIAR, 2003).

Considerando-se que a produção de grãos e seus componentes em milho são caracteres correlacionados, é esperado que alterações ocorridas em alguns deles acarretem alterações também nos demais. Trabalhos na literatura relatam a existência de um balanço entre produção de grãos e seus componentes em milho, em que alterações observadas sobre vários caracteres são compensadas entre si. Salazar e Hallauer (1986) realizaram seleção divergente para comprimento de espiga, sendo a seleção para aumento do comprimento de espiga acompanhada pelo aumento do diâmetro de sabugo e redução da produção de grãos, prolificidade, diâmetro de espiga, profundidade de grão e número de fileiras; por sua vez, a seleção para redução da espiga foi acompanhada pelo aumento no diâmetro de espiga e de sabugo, profundidade de grão e número de fileiras, e redução na produção de grãos e prolificidade. Coors e Mardones (1989) relataram efeito da seleção para prolificidade em milho no incremento da produção de grãos e na redução dos caracteres diâmetro de espigas, número de fileiras e peso de 100 grãos, havendo redução de pequena magnitude no comprimento de espigas e número de grãos por fileira. Aumento na produção de grãos com a seleção para prolificidade foram relatados também por Mareck e Gardner (1979), Maita e Coors (1996), Barrientos et al. (1999), e Zambrano et al. (2000), enquanto a ausência de resposta a esse tipo de seleção na produção de grãos foi relatada por Ferrão, R.; Gama e Ferrão, M. (1995), Bletsos e Goulas (1999) e Lina et al. (2000). Por sua vez, Segovia (1983) e Bento; Ramalho e Souza (2003) reportaram tanto a obtenção quanto ausência de ganho genético em produção de grãos após a realização de ciclos de seleção para prolificidade.

As correlações de natureza genética entre caracteres são devidas à ocorrência de pleiotropia ou de desequilíbrio de ligação entre locos. A pleiotropia é a causa principal, em que um mesmo loco é responsável pelo controle de mais de um caráter, enquanto o desequilíbrio de ligação gera uma correlação genética transitória, principalmente nas primeiras gerações derivadas de linhagens divergentes (FALCONER, 1989). As magnitudes dos coeficientes de correlação genética relatados em diferentes trabalhos são de difícil comparação, uma vez que as estimativas foram obtidas utilizando-se diferentes tipos de progênie, como meios-irmãos, irmãos germanos,

progênies S_1 e $F_{2:3}$, cujas variâncias e covariâncias genéticas são formadas por diferentes frações das variâncias aditiva e de dominância (BERNARDO, 2002).

2.1.2 Marcadores moleculares

Os marcadores moleculares começaram a ser empregados na década de 80 do século passado e são assim denominados por utilizarem o polimorfismo da molécula de DNA, havendo para isso grande variedade de técnicas desenvolvidas (LYNCH; WALSH, 1998). Os marcadores moleculares ocorrem em grande número, o que poderá possibilitar a saturação de genomas de diferentes espécies e o mapeamento dos locos que controlam caracteres quantitativos, o que não era possível com o uso dos marcadores fenotípicos e isoenzimáticos então disponíveis e consistia no maior entrave à utilização desses tipos de marcadores no estudo dos caracteres quantitativos (THODAY, 1961).

O primeiro marcador molecular desenvolvido foi o RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphisms), idealizado por Botstein et al. (1980) e utilizado na construção dos primeiros mapas genéticos de animais, plantas e também da espécie humana. O princípio de sua utilização consiste na clivagem do DNA por enzimas de restrição, separação dos fragmentos via eletroforese e posterior hibridização com sondas marcadas por radioatividade ou fluorescência, sendo que tais sondas correspondem a seqüências de DNA complementares aos fragmentos de restrição. A visualização das bandas é feita em filme de raio X e o polimorfismo observado é devido aos diferentes comprimentos dos fragmentos de restrição, em função das diferenças nas seqüências de nucleotídeos no DNA das amostras. Os marcadores RFLP apresentam expressão codominante e grande polimorfismo, sendo encontrados em número praticamente ilimitado. Entretanto, apresentam algumas desvantagens, como a extensa demanda de mão-de-obra e também a necessidade da existência de uma biblioteca de sondas de DNA disponível para a espécie.

O surgimento de técnicas baseadas na Polymerase Chain Reaction – PCR (MULLIS; FALOONA, 1987) possibilitaram a ampliação do uso dos marcadores moleculares devido à facilidade de emprego, rapidez, versatilidade e sensibilidade do método. Uma das técnicas é o RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA), idealizado por Williams et al. (1990) e Welsh e McClelland (1990). A técnica utiliza um primer curto, com cerca de 10 bases, de seqüência arbitrária, que se anela a determinada região do DNA de seqüência complementar e promove

sucessivas reações de amplificação. Uma grande quantidade de DNA da região alvo é gerada e, após eletroforese, realizada geralmente em gel de agarose, sua visualização é facilmente realizada sob luz ultravioleta. O uso de primers de sequência aleatória se constitui em uma grande vantagem, além da própria facilidade de operação, pois não há necessidade de conhecimento prévio da sequência alvo. Algumas desvantagens do uso de marcadores RAPD são o fato de serem marcadores de expressão dominante, o que reduz o conteúdo informativo, e de apresentarem baixa reprodutibilidade.

Associando a especificidade dos sítios de restrição do RFLP à praticidade da amplificação do PCR surgiu o AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism), que se tornou uma poderosa ferramenta na caracterização de genomas e no mapeamento genético (VOS et al., 1995). A técnica consiste no corte do DNA por meio de enzimas de restrição, com posterior amplificação dos fragmentos via PCR. Para isso, são ligados aos fragmentos de restrição adaptadores específicos para a enzima utilizada, contendo de 20 a 30 pares de bases, de seqüências complementares àquelas presentes nas extremidades dos fragmentos. Em seguida, primers contendo de 20 a 25 nucleotídeos são ligados aos adaptadores, promovendo a amplificação. A eletroforese é realizada em gel de seqüenciamento e a visualização das bandas pode ser feita com uso de radioatividade, fluorescência ou coloração com prata. Com o emprego de marcadores AFLP é possível a análise simultânea de grande número de fragmentos, possibilitando uma ampla amostragem do genoma (AJMONE-MARSAN et al., 2001), e o número de locos marcadores avaliados em um único gel é o maior dentre todas as tecnologias disponíveis (VOS et al., 1995). Além disso, por utilizar primers mais longos, esse marcador possui maior robustez e reprodutibilidade que o RAPD. As principais desvantagens da técnica são a expressão dominante das marcas e o trabalhoso procedimento envolvido na análise.

Os marcadores moleculares denominados SSR (Simple Sequence Repeats), ou microssatélites, (LITT; LUTY, 1989) são um dos tipos de marcadores genéticos mais utilizados durante a última década (SCHLOTTERER, 2000). Os microssatélites são definidos como seqüências curtas do genoma repetidas em tandem, com um a quatro nucleotídeos de comprimento. Os termos mono, di, tri ou tetranucleotídeos são freqüentemente utilizados para identificar este tipo de repetição, muito comum no genoma de eucariotos. A técnica consiste na amplificação de uma dada seqüência repetida por meio de PCR, utilizando primers especialmente construídos, com 20 a 30 bases, complementares às seqüências específicas que flanqueiam os microssatélites. O gel utilizado pode ser poliacrilamida ou agarose de alta resolução e a

visualização pode ser feita via coloração com brometo de etídeo, nitrato de prata ou mesmo por autorradiografia, caso forem utilizados primers marcados com radioisótopos.

A vantagem do emprego dos marcadores microssatélites, tendo em vista os vários tipos existentes, está no fato de apresentarem grande polimorfismo, que é devido principalmente à variação da extensão alélica causada pela diferença no número de unidades repetidas entre alelos, serem abundantes e distribuídos ao acaso no DNA de animais e plantas, o que permite a cobertura completa de quaisquer desses genomas, serem multialélicos, estáveis e possuírem caráter codominante (MORGANTE; OLIVIERI, 1993). Vários autores afirmam que estas características fazem dos microssatélites os marcadores mais apropriados para o mapeamento genético (SENIOR et al., 1996; RODER et al., 1998; FERDING; SU, 2000), estudos de diversidade genética (THOMAS et al., 1999) e de evolução (BUCHANAN et al., 1994).

Com a evolução observada em termos de variedade e quantidade de marcadores moleculares foi possível a obtenção de mapas genéticos cada vez mais densos, e vários deles foram construídos em animais e plantas. Isso se constitui no ponto de partida para uma das maiores contribuições da técnica ao estudo dos caracteres quantitativos, representando a base do mapeamento de QTLs.

2.1.3 Mapeamento de QTLs em milho

Os primeiros estudos em Genética Quantitativa baseavam-se no modelo infinitesimal de Fisher (1918), segundo os quais os caracteres quantitativos seriam controlados por um número muito grande e desconhecido de locos, cada um segregando de forma mendeliana e possuindo pequena contribuição para o valor genotípico total.

Seguindo esses princípios, o estudo dos caracteres quantitativos foi desde então realizado por meio de estimativas de parâmetros genéticos como componentes de média e de variância associados a efeitos aditivos e dominantes, coeficientes de herdabilidade e correlações entre caracteres, obtidas a partir da mensuração fenotípica (THODAY, 1961), ou seja, tais estimativas representavam o somatório dos efeitos dos locos segregando para o caráter. Essa abordagem possibilitou o esclarecimento da herança dos caracteres quantitativos e a predição de médias e respostas à seleção, e com isso a implementação de diversos programas de melhoramento. Resultados sobre o melhoramento genético de diversas espécies vegetais cultivadas e também

sobre o melhoramento animal foram relatados principalmente a partir da década de 60 do século passado (KHUSH, 1999).

A principal alternativa para o conhecimento do número aproximado de locos atuando no controle genético dos caracteres quantitativos, de como esses locos encontram-se distribuídos no genoma e qual a intensidade dos efeitos desses locos é estudá-los de forma indireta, por meio da associação com marcadores genéticos (DEKKERS; HOSPITAL, 2002; DOERGE, 2002). A tecnologia mais recente no que se refere ao estudo dos caracteres quantitativos, o mapeamento de QTLs, consiste essencialmente na detecção da presença do QTL, sua localização no genoma, estimação de seus efeitos genéticos e de suas interações com outros QTLs e com o ambiente (RIBAUT, et al., 2002).

Para a realização do mapeamento de QTLs é necessário que se possua, evidentemente, variabilidade para os caracteres estudados. Para isso, a obtenção das populações utilizadas no mapeamento deve partir de linhagens que sejam altamente contrastantes para esses caracteres. Há vários tipos de populações que podem ser empregadas, sendo que na maioria das espécies cultivadas utilizam-se populações F_2 ou de retrocruzamentos. As populações são obtidas de delineamentos genéticos construídos para a geração de desequilíbrio de ligação entre o QTL e o marcador, causando a associação entre eles. Em seguida, é realizada a genotipagem de um certo número de plantas da população, em geral algumas centenas, utilizando-se o maior número possível de marcadores, cobrindo preferencialmente todo o genoma, sendo construído o mapa genético da população. Das plantas genotipadas são originadas progênies, avaliadas em experimentos com repetições, sendo obtidas as informações fenotípicas do caráter em questão. Por fim, essas informações são associadas ao mapa genético existente empregando-se o procedimento genético-estatístico mais apropriado para o mapeamento de QTLs.

A primeira metodologia desenvolvida 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. O método representa a idéia básica do mapeamento de QTLs e em última análise foi o procedimento adotado desde as primeiras tentativas de se associar um caráter quantitativo a um marcador genético de qualquer natureza, que poderia corresponder inclusive a algum outro caráter, de controle genético mais simples, responsável pela expressão da coloração ou morfologia de uma determinada estrutura da planta, por exemplo. (SAX, 1923; SOLLER, 1976). A análise é feita verificando-se a diferença entre as médias fenotípicas do caráter para cada uma das classes genotípicas de um dado marcador, que

devem possuir distribuição de frequência correspondente ao tipo de população utilizada, como 1:2:1 no caso de populações F_2 ou 1:1 no caso de retrocruzamentos. Se as diferenças entre as médias fenotípicas das classes forem estatisticamente significativas, pode-se inferir que existe um QTL ligado à marca sob análise (LYNCH; WALSH, 1998). Vários procedimentos estatísticos podem ser utilizados, como o teste χ^2 , análise de variância, regressão linear simples ou método da máxima verossimilhança (ZENG, 1994; DOERGE; ZENG; WEIR, 1997; BEARZOTI, 2000).

O método possui a vantagem de ser bastante simples, mas apresenta grandes limitações. Como cada marcador é analisado individualmente, não é possível identificar se uma marca está ligada a um ou mais QTLs simultaneamente, e assim determinar o número de QTLs em questão. O método também confunde efeito e posição de QTLs, não havendo distinção entre a ocorrência de um QTL de pequeno efeito situado próximo ao marcador e de um QTL de grande efeito mais distante do mesmo marcador. Além disso, os efeitos genéticos do QTL são subestimados, pois seus estimadores são viesados pela fração de recombinação entre o marcador e o QTL. Esse viés, por sua vez, gera a necessidade de se utilizar amostras de tamanho grande na análise (LANDER; BOTSTEIN, 1989). Deve-se notar, entretanto, que se a abordagem for realizada pelo método da máxima verossimilhança é possível a estimação dos parâmetros relativos aos efeitos e à distância entre o QTL e o marcador, uma vez que os estimadores de máxima verossimilhança são não viesados (BEARZOTI, 2000). Não se pode, entretanto, determinar se o QTL está posicionado à direita ou à esquerda da marca.

Visando contornar os problemas da análise de marcas simples, Lander e Botstein (1989) propuseram o mapeamento por intervalo (interval mapping – IM), que passou a ser o método padrão de mapeamento de QTLs nos anos subseqüentes (BOHN et al., 1997). Nesse método, ao invés de marcas individuais, são considerados na análise pares de marcas adjacentes. A detecção da presença e a estimação dos efeitos dos QTLs são realizados dentro de cada intervalo entre marcas, analisando-se cada intervalo separadamente, utilizando-se o método da máxima verossimilhança.

Seja, por exemplo, o mapa de ligação construído utilizando-se um conjunto de n marcadores, m_1, m_2, \dots, m_n . Como princípio, o método assume a existência de um QTL Q no intervalo entre as marcas adjacentes $[m_i, m_{i+1}]$, sendo realizado o teste da razão de verossimilhança (TRV) para a presença do QTL em cada posição ao longo do intervalo $[m_i, m_{i+1}]$, obtendo-se as estimativas de verossimilhança tanto para os efeitos do possível QTL quanto para a

sua posição. Em seguida, o procedimento é repetido no intervalo seguinte $[m_{t+1}, m_{t+2}]$, e assim sucessivamente até que todo o genoma coberto pelos marcadores seja mapeado.

Dentre as vantagens do mapeamento por intervalo têm-se a representação mais clara da presença dos QTLs ao longo do genoma, mostrando para cada posição o valor do TRV correspondente, apresentando-se mais facilmente o indício da presença de um ou mais QTLs controlando o caráter. As estimativas dos efeitos genéticos são não-viesadas, o que é garantido pelo método da máxima verossimilhança, como já comentado. Outra vantagem é o menor número de progênies requeridas para a análise (LANDER; BOTSTEIN, 1989). É possível, ainda, o estabelecimento de intervalos de confiança para as posições estimadas dos QTLs utilizando o valor do TRV expresso na forma de “LOD score”, de acordo com o critério denominado “one LOD support interval” (LANDER; BOTSTEIN, 1989; LYNCH; WALSH, 1998).

O mapeamento por intervalo apresentou, como visto, considerável avanço em relação ao de marca simples, mas possui também restrições. A principal delas refere-se às situações em que múltiplos QTLs estão presentes em um mesmo cromossomo, pois nesses casos os efeitos de QTLs situados fora do intervalo sob análise irão influenciar no mapeamento do QTL em questão, cujo efeito não pode ser individualizado pelo modelo empregado. O TRV para a presença do QTL, por sua vez, perde confiabilidade, e mesmo que não haja nenhum QTL presente, o mesmo pode ser significativo, por influência do efeito de QTLs presentes em outros intervalos, no mesmo cromossomo. Os “QTLs” inexistentes, detectados nessas situações, são denominados “QTLs fantasmas”. Devido a essa deficiência, o método não permite a estimação precisa do número e da posição dos QTLs. Além disso, o uso de apenas duas marcas por vez limita a eficiência do método, que não aproveita a informação de marcas fora do intervalo mapeado e que porventura possuam associação com o caráter (LANDER; BOTSTEIN, 1989; ZENG, 1994). Utilizando o mapeamento por intervalo, Veldboom e Lee (1994) relatam que possíveis QTLs afetando simultaneamente produção de grãos e algum de seus componentes não tenham sido detectados em seu estudo devido ao insuficiente poder de resolução da análise.

Jansen (1993, 1994) e Zeng (1994), apresentaram de forma independente o mapeamento por intervalo composto (composite interval mapping – CIM). O princípio do método é o controle dos efeitos de QTLs situados fora do intervalo que está sendo mapeado. Desse modo é possível, portanto, identificar a posição e obter as estimativas dos parâmetros genéticos relativos a um dado QTL, sem o viés provocado pela influência de outros QTLs, ligados ou não. Esse controle é garantido pelo modelo adotado, que se baseia na regressão múltipla entre a observação fenotípica

do caráter e o conjunto de marcadores, possuindo como uma de suas propriedades o fato de que o efeito eventualmente detectado no mapeamento em um dado intervalo depende tão somente dos efeitos dos QTLs nele presentes (ZENG, 1994). Como vários marcadores são incluídos no modelo além dos flaqueadores do intervalo em análise, há um maior controle da variância genética residual, o que aumenta o poder do teste estatístico e a precisão do mapeamento. Os marcadores utilizados para essa finalidade são denominados cofatores (ZENG, 1994). Comparando resultados obtidos com o uso do mapeamento por intervalo e por intervalo composto, Ajmone-Marsan et al. (2001) atestaram maior acurácia nas estimativas dos efeitos e posições dos QTLs com o uso deste último. A análise efetuada pelo mapeamento por intervalo composto confirmou a presença de cinco QTLs identificados pelo mapeamento por intervalo, além de detectar outros quatro, para o caráter produção de grãos.

A seleção dos cofatores é um passo fundamental no mapeamento por intervalo composto. Evidentemente, os cofatores selecionados devem corresponder àqueles marcadores mais informativos, ou seja, que possuem maior associação com o caráter (ZENG, 1994). Para isso, diversos métodos podem ser utilizados, como o “forward”, “backward” e o “forward-backward”, também denominado “stepwise”, que é o mais utilizado. O “stepwise” compreende o método em que os marcadores são adicionados ao modelo, um por vez, por ordem de associação com o caráter, que pode ser determinada pelo coeficiente de correlação, correlação parcial ou coeficiente de regressão linear simples, sendo que a sua permanência depende da significância de seu efeito. A cada inclusão de um novo marcador, as significâncias dos efeitos dos demais, presentes no modelo, é observada, eliminando-se aqueles menos informativos, obtendo-se assim o conjunto de cofatores que melhor explica a variação do caráter segundo o modelo de regressão múltipla. Neste ponto, é preciso destacar alguns aspectos de importantes, que se referem ao número de cofatores a ser empregado. A seleção de grande número de cofatores ligados aos marcadores flaqueadores do intervalo pode reduzir o poder do teste estatístico, que é condicional ao genótipo desses marcadores; além disso, mesmo o uso de cofatores não ligados pode não ser eficiente, caso possuam pequena associação com o caráter. Deve existir, portanto, um balanço entre precisão e eficiência do mapeamento, na escolha do número de cofatores a ser empregado (ZENG, 1994).

Após selecionados os marcadores que irão compor o modelo é então efetuado o mapeamento, realizando-se a cada posição dentro do intervalo analisado o *TRV* para a presença do QTL, obtendo-se as estimativas de máxima verossimilhança para seus efeitos. É necessário salientar, contudo, uma importante característica do método, que diz respeito ao controle dos

efeitos de múltiplos QTLs ligados. Sejam as marcas $M_{i-1}, M_i, M_{i+1}, M_{i+2}$, ordenadas em um dado grupo de ligação, com o mapeamento sendo realizado no intervalo $[M_i, M_{i+1}]$. O mapeamento por intervalo composto, por definição, controla os efeitos de QTLs situados à esquerda da marca M_{i-1} e à direita da marca M_{i+2} , mas não é capaz de realizar esse controle sobre efeitos de possíveis QTLs presentes nos intervalos $[M_{i-1}, M_i]$ e $[M_{i+1}, M_{i+2}]$, adjacentes àquele considerado. Para contornar esse problema, assume-se um trecho do genoma, a cada lado do intervalo em questão, no qual o mapeamento não é considerado. Essa região, cujo comprimento é determinado pelo pesquisador de acordo com as características do mapa genético utilizado, é denominada “window size”.

Uma questão de grande importância para o mapeamento de QTLs é a determinação do limite crítico ou “threshold” a ser utilizado na análise, que corresponde ao valor do TRV acima do qual o QTL será declarado presente. Conforme detalhadamente discutido por Zeng (1994), de acordo com uma das propriedades da regressão múltipla os coeficientes de regressão parciais associados a quaisquer dois marcadores não são correlacionados, a menos que esses marcadores sejam adjacentes. Por consequência, os $TRVs$ correspondentes a dois intervalos adjacentes não são independentes, apresentando pequena correlação entre si. O autor afirma que, sendo essa correlação de pequena magnitude e tratando-se de uma situação de testes múltiplos, em que a presença de QTLs é verificada para todo o genoma, a razão de verossimilhança em um intervalo qualquer pode ser aproximada pela distribuição de $\chi^2_{\alpha/M, GL}$, sendo α o nível de significância global e M o número de intervalos, com GL graus de liberdade. Essa aproximação supõe os intervalos como sendo independentes entre si, o que não é sempre considerado pelos autores, e é adequada para situações em que a amostra utilizada é de grande tamanho e o número de marcadores presentes no modelo não é excessivo. O limite crítico pode ser obtido também a partir de permutações ou da estimativa do número de testes independentes (VIEIRA et al., 2000).

O valor do TRV pode ser expresso na forma de LOD score, o que facilita a compreensão da magnitude do teste pelo uso de escala logarítmica. A relação entre os valores do TRV e do LOD score (eq. 2) é dada por (LANDER; BOTSTEIN, 1989; LYNCH; WALSH, 1998):

$$LOD = \frac{TRV}{2 \ln 10} \cong \frac{TRV}{4,61} \quad (2)$$

Assim, um valor de *LOD score* igual a 3 em uma dada posição no intervalo mapeado indica que a hipótese da ocorrência do QTL é 1.000 vezes mais provável que a hipótese da não ocorrência. Em geral, para trabalhos de mapeamento de QTLs na cultura do milho, os limites críticos empregados possuem valores de *LOD scores* entre 2 e 3.

2.1.4 Mapeamento de QTLs para produção de grãos e seus componentes em milho

Existem inúmeros relatos sobre mapeamento de QTLs em milho para vários caracteres, a grande maioria deles relacionados a germoplasma de origem temperada, (AGRAMA; MOUSSA, 1996a, 1996b; LUBBERSTEDT et al., 1998; AGRAMA et al., 1999; AUSTIN; LEE; VELDBOOM, 2001; CARDINAL et al., 2001; FLINT-GARCIA et al., 2003), sendo escassos os relatos de trabalhos com germoplasma tropical (RIBAUT et al., 1997; SIBOV et al., 2002; MANGOLIN et al., 2004; MOREIRA, 2005).

Stuber; Edwards e Wendel (1987), utilizando marcadores isoenzimáticos, realizaram a detecção de QTLs para produção de grãos e 24 componentes de produção incluindo prolificidade, número de fileiras e de grãos por fileira, peso de 100 grãos, comprimento de espiga e profundidade de grão. Foram relatadas associações entre marcadores e QTLs para todos os caracteres, identificadas em maior número para comprimento de espiga (19 marcadores) e produção de grãos (18 marcadores), e em menor número para peso de 100 grãos (8 marcadores). As proporções das variâncias fenotípicas explicadas pelos QTLs foram baixas, apresentando valores em geral inferiores a 2% para todos os caracteres e variando entre 0,30% e 5,08% para produção de grãos, com valor máximo de 9,88% referente a um dos QTLs detectados para profundidade de grão. As interações alélicas relatadas com maior frequência corresponderam às de dominância parcial e de sobredominância. Os autores salientam a importância da detecção de QTLs para o posterior entendimento da complexa expressão dos caracteres quantitativos, especificamente quanto à ocorrência de pleiotropia ou ligação gênica no caso de QTLs associados a diferentes caracteres e detectados em posições próximas, e também quanto à estabilidade da expressão desses QTLs quando transferidos a outros germoplasmas ou avaliados em diversos ambientes. Stuber et al. (1992) mapearam QTLs para produção de grãos e prolificidade, utilizando o mapeamento por intervalo em duas populações. Para produção de grãos foram mapeados 6 QTLs e 8 QTLs, explicando respectivamente 60,9% e 59,1% da variação fenotípica do caráter nas

populações utilizadas. Para o caráter prolificidade, 2 QTLs foram mapeados em cada uma das populações.

Empregando o mapeamento por intervalo, Veldboom e Lee (1994) mapearam QTLs para produção de grãos e 8 de seus componentes, dentre eles prolificidade, peso de 300 grãos, comprimento e diâmetro de espiga e número de fileiras. Apenas 1 QTL foi detectado para produção de grãos, situado a aproximadamente 114 cM no cromossomo 6, que explicou 35% da variação fenotípica. Foram mapeados QTLs para todos os componentes de produção, os quais explicaram entre 35% e 71% das variações fenotípicas correspondentes. O marcador flanqueador mais próximo ao QTL mapeado para a produção de grãos foi identificado em associação com a expressão de QTLs para todos os demais componentes da produção, havendo ainda outras 8 regiões de coincidência para a expressão de número entre 2 e 4 caracteres. A grande maioria das interações alélicas presentes foram de dominância e sobredominância. Utilizando essa mesma metodologia de mapeamento, Beavis et al. (1994) mapearam QTLs para produção de grãos e 18 componentes de produção, dentre eles o peso de 100 grãos, diâmetro de espiga e de sabugo, número de fileiras e de grãos por fileira e comprimento de espiga. Com exceção do número de grãos por fileira, para o qual nenhum QTL foi mapeado, o número de QTLs mapeados para cada caráter foi semelhante, sendo 5 para produção de grãos, 4 para diâmetro de espiga, diâmetro de sabugo e número de fileiras e 3 para comprimento de espiga. Também utilizando o mapeamento por intervalo, Ajmone-Marsan et al. (1995) mapearam 4 QTLs para produção de grãos, que explicaram 24,5% da variação fenotípica do caráter. Desse total, 1/4 é devido ao efeito de apenas 1 QTL, localizado entre 0 cM e 55 cM no cromossomo 6. Este trabalho foi novamente realizado utilizando-se outra amostra da mesma população (AJMONE-MARSAN et al., 1996), em que foram confirmadas as posições de 2 dos 4 QTLs previamente mapeados para produção de grãos, um deles correspondendo ao QTL de grande efeito localizado no cromossomo 6, sendo ainda mapeado mais 1 QTL não reportado anteriormente.

Austin e Lee (1996) realizaram o mapeamento de marcas simples para a detecção de QTLs associados à produção de grãos e aos componentes prolificidade, comprimento e diâmetro de espiga, diâmetro de sabugo, profundidade de grão, número de fileiras e peso de 300 grãos. Foram detectados ao todo 63 QTLs, sendo 6 deles para produção de grãos, explicando 21,8% da variação fenotípica. Em relação aos componentes de produção, o número de QTLs variou de 5 para prolificidade, a 12 para peso de 300 grãos, e a proporção da variação fenotípica explicada pelos QTLs variou de 17,8% para o comprimento de espigas a 52,7% para o diâmetro de sabugo.

Com uso do mapeamento por intervalo, Agrama e Moussa (1996b) mapearam QTLs para os caracteres produção de grãos e prolificidade. Foram reportados 5 QTLs para produção de grãos explicando 49,6% da variação fenotípica e apresentando interações alélicas aditiva (1 QTL), de dominância parcial (3 QTLs) e de sobredominância (1 QTL). Para o caráter prolificidade, foram mapeados 3 QTLs, explicando 34,5% da variação fenotípica, com interações alélicas aditiva, de dominância completa e de sobredominância. Kozumplik et al. (1996), utilizando o mapeamento por intervalo, mapearam 3 QTLs para produção de grãos em milho, destacando-se a presença de um QTL no cromossomo 6 em posição próxima à identificada para um QTL de efeito bastante pronunciado para produção de grãos, em trabalho reportado por Ajmone-Marsan et al. (1995). Veldboom e Lee (1996) realizaram o mapeamento de QTLs para os caracteres produção de grãos, peso de 300 grãos, prolificidade, comprimento e diâmetro de espiga, diâmetro de sabugo, profundidade de grão e número de fileiras, utilizando o mapeamento por intervalo. Foram mapeados 3 QTLs para produção de grãos, cujo efeito foi correspondente a 47% da variância genética do caráter. Para os componentes da produção de grãos, o número de QTLs variou de 3 para o número de fileiras a 8 para o peso de 300 grãos, explicando 51% e 90% da variância genética, respectivamente. Considerando-se todos os QTLs mapeados para esses caracteres, 43% apresentaram dominância parcial, 40% sobredominância e 17% dominância completa. Os 3 QTLs mapeados para produção de grãos foram localizados em intervalos coincidentes em relação a QTLs mapeados para outros caracteres, sendo um deles com comprimento de espiga, diâmetro de sabugo e profundidade de grão, outro com peso de 300 grãos e comprimento de espiga e outro com peso de 300 grãos, prolificidade, comprimento de espiga, diâmetro de espiga e profundidade de grão. Os autores relataram a presença de um intervalo localizado no cromossomo 6 no qual foram mapeados QTLs para 6 dos 8 caracteres avaliados, o que indica o agrupamento de QTLs atuando no controle desses caracteres ou a ocorrência de QTLs com efeitos pleiotrópicos nesse intervalo.

Ribaut et al. (1997) avaliaram os caracteres produção de grãos, número de espigas por parcela e número de grãos por parcela em condições normais e de estresse hídrico mediano e severo. Foi utilizado o mapeamento por intervalo composto (CIM) por ambiente, e também o CIM estendido para vários ambientes (mCIM). Foram mapeados QTLs distribuídos na maioria dos cromossomos para todos os caracteres, sendo que o mCIM confirmou a presença de alguns QTLs identificados pelo CIM, detectando ainda outros QTLs de menor efeito. Os valores da variância fenotípica explicada pelos QTLs variaram de 16,3% a 26,3% para produção de grãos, 5,8% a

39,8% para número de espigas por parcela e 8,9% e 20,7% para número de grãos por parcela. Nas análises por ambiente, foram mapeados diversos QTLs para os diferentes caracteres em posições próximas, destacando-se duas regiões genômicas em comum identificadas para produção de grãos e número de grãos por parcela e também uma região em comum para os caracteres produção de grãos e número de espigas por parcela.

Austin e Lee (1998) relataram o mapeamento de QTLs utilizando o CIM para os caracteres produção de grãos, prolificidade, peso de 300 grãos, comprimento e diâmetro de espigas. Foram mapeados 40 QTLs, sendo 5 para produção de grãos, que explicaram 27% da variância fenotípica. Desses, 4 foram mapeados em posições próximas às de QTLs identificados para outros caracteres. Quanto aos componentes de produção, o número de QTLs mapeados e as correspondentes proporções da variação fenotípica explicadas foram de 13 QTLs para peso de 300 grãos (48%), 10 QTLs para comprimento de espigas (40%), 8 QTLs para diâmetro de espigas (49%) e 4 QTLs para prolificidade (27%).

Ajmone-Marsan et al. (2001) mapearam, com o uso do CIM, 4 e 5 QTLs para produção de grãos em duas populações, explicando respectivamente 27,2% e 30,1% da variação fenotípica dos quais, para esta última, 11,9%, foram referentes a apenas um QTL, localizado no intervalo entre 20 e 40 cM no cromossomo 6. Também utilizando o CIM, 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, enquanto Sibov et al. (2003) mapearam 4 QTLs para produção de grãos em milho tropical, que explicaram individualmente entre 5,22% e 11,18% da variância fenotípica do caráter, com total de 32,73%, sendo que 2 QTLs apresentaram dominância parcial, 1 QTL apresentou aditividade e 1 dominância completa. A mesma metodologia de mapeamento foi utilizada por Mihaljevic et al. (2005) no mapeamento de QTLs para produção de grãos e peso de 1.000 grãos. Foram mapeados entre 2 e 9 QTLs para produção de grãos em quatro populações distintas, sendo alguns deles identificados em mais de uma população. Para o peso de 1.000 grãos o número de QTLs mapeados variou de 2 a 10 para as populações utilizadas.

Em todos os estudos mencionados os QTLs mapeados para produção de grãos e seus componentes estão distribuídos nos vários cromossomos. Tal constatação é comum também nos trabalhos de mapeamento de QTLs citados para outros caracteres na cultura do milho, o que permite inferir que de acordo com literatura os QTLs mapeados para caracteres quantitativos em milho estão localizados ao longo de todo o genoma e não concentrados em determinada região.

2.1.5 Interação QTLs x ambientes

A interação QTLs x ambientes corresponde à ocorrência de efeitos genéticos de magnitudes não coincidentes para dado QTL mapeado em diversos ambientes, ou à não expressão do QTL em alguns dos ambientes avaliados (JIANG; ZENG, 1995; LYNCH; WALSH, 1998), sendo relatada em vários trabalhos na literatura, para grande número de espécies (ASÍNS et al., 1994; JANSEN et al., 1995; CROSSA et al., 1999; CAO et al., 2001; YADAV et al., 2003; MALOSETTI et al., 2004).

Na cultura do milho, o estudo da interação QTLs x ambientes é de grande importância principalmente em países de clima tropical, em que a diversidade de ambientes devido às variações edafo-climáticas é bastante ampla. Apesar disso, resultados sobre a detecção do efeito da interação QTLs x ambientes para produção de grãos e seus componentes em milho são escassos na literatura, principalmente para o milho tropical. Os trabalhos reportados referem-se à comparação das posições de QTLs mapeados em diferentes ambientes, identificando-se aqueles cuja ocorrência é exclusiva em ambientes específicos, o que caracteriza a ocorrência da interação. Mesmo com o desenvolvimento de diversas metodologias estatístico-genéticas para o teste da ocorrência de interação QTLs x ambientes baseado em estimativas de efeitos genéticos (JIANG; ZENG, 1995; PIEPHO, 2005; YANG; ZHU, 2005), sua aplicação na cultura do milho ainda é restrita (BOHN et al., 1996; BOHN et al., 1997; GROH et al., 1998; CROSSA et al., 1999).

Stuber et al. (1992) relataram baixo efeito da interação QTLs x ambientes na expressão da produção de grãos, em avaliação realizada em 6 ambientes. Segundo os autores, o resultado é surpreendente tendo em vista a constatação de efeito significativo para a interação genótipos x ambientes na análise de variância realizada para este caráter, comumente relatada também em outros trabalhos, e as evidentes diferenças entre os ambientes utilizados. Veldboom e Lee (1994) e Veldboom et al. (1994) realizaram o mapeamento de QTLs para produção de grãos, componentes da produção e caracteres morfológicos e fisiológicos em milho utilizando apenas 1 ambiente, relatando a necessidade de avaliações posteriores utilizando vários ambientes para a identificação de QTLs estáveis, considerando-se a ocorrência do efeito ambiental na expressão dos caracteres.

Beavis et al. (1994), utilizando a mesma população empregada por Stuber et al. (1992), relataram a falta de coincidência entre os QTLs mapeados para produção de grãos nos dois estudos, concluindo que tal resultado foi devido, em parte, à ocorrência da interação QTLs x ambientes. Por sua vez, Ajmone-Marsan et al. (1995) relataram a consistência de QTLs mapeados

para produção de grãos em dois ambientes, evidenciando baixo efeito da interação.

Veldboom e Lee (1996) realizaram o mapeamento de QTLs para produção de grãos e 7 componentes da produção em 2 ambientes, com o objetivo de comparar os QTLs identificados em cada um deles. Foram realizadas análises com as observações fenotípicas dos caracteres em cada ambiente e também com as médias das observações nos 2 ambientes, sendo mapeados 39 QTLs, considerando-se todos os caracteres. Apenas 50% dos QTLs mapeados em ao menos um dos ambientes foram identificados nos 2 ambientes simultaneamente, indicando que a avaliação realizada em apenas um deles seria insuficiente para a elucidação do número aproximado de QTLs envolvidos no controle dos caracteres, caracterizando a ocorrência da interação QTLs x ambientes.

Ribaut et al. (1997) realizaram o mapeamento de QTLs para os caracteres produção de grãos, número de espigas por parcela, número de grãos por parcela e peso de 100 grãos em 3 ambientes, que apresentaram entre si diferenças nos QTLs mapeados para todos os caracteres, o que foi atribuído ao efeito da interação QTLs x ambientes. Resultado semelhante foi relatado por Austin e Lee (1998), no mapeamento de QTLs em 2 ambientes para os caracteres produção de grãos, peso de 300 grãos, prolificidade, comprimento e diâmetro de espigas. Considerando-se os QTLs mapeados para todos os caracteres, 83% foram identificados em apenas um dos ambientes, indicando baixa correspondência entre os QTLs mapeados em ambos, indicando que o efeito da interação QTLs x ambientes refere-se tanto à expressão de QTLs diferentes em diversos ambientes quanto às diferenças nas magnitudes dos efeitos dos QTLs nos ambientes considerados.

2.1.6 Seleção assistida por marcadores em milho

A seleção assistida por marcadores (SAM) corresponde à incorporação da tecnologia dos marcadores moleculares como auxiliar no processo seletivo realizado em programas de melhoramento (LANDE; THOMPSON, 1990; RIBAUT et al., 2002). Há várias alternativas para a utilização da SAM, relatadas em diversos trabalhos realizados para o milho e outras culturas, cujos resultados indicam tanto sucessos (STUBER; SISCO, 1991; AHMADI et al., 2001; FALEIRO et al., 2004; LIANG et al., 2004; TWARDOWSKA; MASOJC; MILCZARSKI, 2005) quanto insucessos (MOREAU; CHARCOSSET; GALLAIS, 2004) observados com o emprego da técnica.

O mapeamento de QTLs, que se constitui em uma das principais aplicações dos marcadores moleculares (RIBAUT et al., 2002), possibilita a obtenção de informações de grande potencial para uso no melhoramento dos caracteres quantitativos, como a localização dos QTLs no genoma e as estimativas de seus efeitos genéticos. Há duas principais alternativas para a incorporação dessas informações ao melhoramento. A primeira delas é a realização da SAM com base exclusivamente nos QTLs mapeados, que podem ser transferidos para outros materiais por meio de retrocruzamento assistido por marcadores. No caso do desenvolvimento de linhagens superiores para obtenção de híbridos, essa estratégia pode ser empregada tanto na utilização de linhagens elites quanto não elites que possuam QTLs de interesse para o caráter, posteriormente introgridos nas linhagens parentais para obtenção de híbridos elites melhorados. A grande vantagem nesse processo é o aproveitamento de QTLs de grande efeito presentes em linhagens não elites, que não seriam utilizadas no melhoramento convencional em função do tempo necessário à realização dos retrocruzamentos, uma vez que a transferência é direcionada apenas à região do genoma em que o QTL está presente. A segunda alternativa consiste na construção de um índice de seleção envolvendo os efeitos dos QTLs e os valores fenotípicos, servindo de base para o processo seletivo. Lande e Thompson (1990) apresentaram um índice de seleção composto pela soma do valor fenotípico da planta com um “escore molecular”, com respectivos pesos estimados visando aumentar o ganho genético por geração. O “escore molecular”, por sua vez, foi constituído do somatório dos efeitos aditivos dos QTLs associados aos marcadores presentes no genótipo correspondente.

O sucesso com o uso da SAM pode ser avaliado por meio da estimativa de sua eficiência relativa (ER) quando comparada à seleção convencional. Para o índice de seleção envolvendo informação fenotípica e de marcadores moleculares, a eficiência relativa é dada por (eq. 3):

$$ER = \sqrt{\frac{p}{h^2} + \frac{(1-p)^2}{1-h^2 p}} \quad (3)$$

em que h^2 é o coeficiente de herdabilidade do caráter no sentido restrito e p é a proporção da variância aditiva do caráter que é atribuída aos QTLs mapeados (LANDE; THOMPSON, 1990). De acordo com o estimador, a ER da SAM é tanto maior quanto menor o coeficiente de herdabilidade do caráter e maior a proporção da variância aditiva observada via uso de marcadores. No caso em que $h^2=1$, toda a variação fenotípica é devida à ação do genótipo, e nenhuma informação adicional é fornecida pelos marcadores moleculares ($ER=0$). Para a seleção

realizada somente com base nos marcadores moleculares, a ER é dada por (eq. 4):

$$ER = \sqrt{p / h^2} \quad (4)$$

ou seja, a SAM será mais eficiente que a seleção com base no fenótipo caso a proporção da variância aditiva explicada com o uso de marcadores seja superior ao coeficiente de herdabilidade do caráter, tendo como valor máximo $1/h$, obtido quando $p=1$.

Stuber e Sisco (1991) realizaram o mapeamento seguido de transferência de QTLs via retrocruzamentos assistidos por marcadores moleculares para o melhoramento do híbrido elite obtido do cruzamento entre as linhagens elites B73 x Mo17. Duas outras linhagens elites, Oh43 e Tx303 foram utilizadas na obtenção de uma população $F_{3,4}$, posteriormente retrocruzada com cada uma das linhagens B73 e Mo17, e utilizada no mapeamento. Seis QTLs para produção de grãos mapeados em Tx303 e seis mapeados em Oh43 foram transferidos por meio de três gerações de retrocruzamento às linhagens B73 e Mo17, respectivamente, obtendo-se linhagens elites melhoradas. As plantas utilizadas no retrocruzamento foram selecionadas com base na presença de marcadores ligados aos QTLs a serem transferidos e na presença de marcadores presentes na linhagem recorrente. Dos híbridos obtidos do cruzamento entre linhagens B73 melhoradas com a linhagem Mo17 original, 32% apresentaram produção de grãos superior à do híbrido B73 x Mo17, utilizado como testemunha. Para os híbridos obtidos do cruzamento entre linhagens Mo17 melhoradas com a B73 original, 44% apresentaram performance superior ao do B73 x Mo17. Os resultados indicaram, portanto, a possibilidade do uso de marcadores moleculares tanto no mapeamento quanto no direcionamento da transferência de QTLs de interesse via retrocruzamentos, com redução no tempo de obtenção de genótipos melhorados de pelo menos duas vezes em relação ao processo tradicional.

Ribaut et al. (2002) destacou a utilização de marcadores moleculares na redução do tempo necessário ao processo de introgressão de genes que controlam caracteres de herança simples via retrocruzamentos, bem como a dificuldade na predição do fenótipo para caracteres controlados por grande número de genes a partir do mapeamento de QTLs, devido à interação QTLs x ambientes. Flint-Garcia et al. (2003) compararam a seleção fenotípica e a seleção realizada utilizando-se marcadores moleculares tanto para aumento quanto para redução da resistência ao quebraamento do colmo e resistência ao inseto *Ostrinia nubilalis* em milho. A seleção fenotípica foi mais eficiente que a seleção via marcadores moleculares na maioria das

avaliações envolvendo diversas populações para as duas direções de seleção; entretanto, segundo os autores, a equivalência dos dois métodos de seleção ou a maior eficiência da seleção realizada via marcadores relatadas para algumas populações são suficientes para considerar a SAM uma técnica promissora quanto à integração em programas de melhoramento.

Moreau; Charcosset e Gallais et al. (2004) compararam a eficiência de três métodos de seleção, correspondentes à seleção fenotípica convencional, seleção combinada utilizando dados fenotípicos e de marcadores moleculares e seleção baseada unicamente nas informações dos marcadores. Para isso, foi construído um modelo para a estimação do valor genético das progênes $F_{3;4}$ utilizadas no mapeamento, consistindo no somatório dos efeitos aditivos estimados para cada QTL mapeado, ou “escore molecular”, com os efeitos genéticos preditos utilizando-se a avaliação fenotípica pelo método BLUP. Para cada método de seleção foi utilizado, portanto, o valor genético das progênes estimado com base no “escore molecular”, na informação fenotípica (BLUP) no somatório de ambas. O caráter avaliado correspondeu a um índice construído atribuindo-se pesos aos valores de produção e umidade de grãos. Na comparação das metodologias foram utilizados dois ciclos com a seleção fenotípica convencional, dois ciclos de seleção combinada e um ciclo de seleção combinada seguido por dois ciclos de seleção baseada no “escore molecular”. Não foi verificada diferença significativa entre a seleção fenotípica e a seleção combinada, que apresentaram ganhos genéticos de magnitudes semelhantes para o caráter. Para os dois ciclos de seleção realizados estritamente com base no “escore molecular”, realizados após um ciclo de seleção combinada, não foi obtido ganho genético. Segundo os autores, uma explicação para esse resultado é a de que no ciclo de seleção combinada foram identificados os QTLs de maior efeito, aos quais foi atribuído o ganho genético observado, enquanto nos dois ciclos posteriores com a seleção baseada no “escore molecular” foram selecionados QTLs com efeitos reduzidos ou em direções opostas para a expressão do caráter, ocorrendo influência da interação QTLs x ambientes e também de efeitos epistáticos entre esses QTLs.

Com base no grande número de trabalhos realizados com o uso da SAM, alguns problemas podem ser apontados. A princípio, a SAM não é isenta da ocorrência de erros experimentais na avaliação fenotípica do caráter quantitativo, que deve ser realizada com a maior acurácia possível, pois corresponde à etapa inicial do mapeamento de QTLs (DEKKERS; HOSPITAL, 2002). A ocorrência de interação QTLs x ambientes, como comentado anteriormente, representa a principal limitação do método, responsável pela inconsistência na expressão dos QTLs em ambientes diferentes daquele onde o mapeamento foi realizado. Outra dificuldade

refere-se à presença de efeitos epistáticos entre os numerosos locos controladores do caráter quantitativo, alterando sua expressão (RIBAUT et al., 2002).

O custo elevado é também uma importante limitação da SAM. Dependendo da classe de marcador molecular utilizada no mapeamento e nas etapas de seleção, seu uso em grande escala pode ser inviável, como é o caso dos marcadores RFLP, que além de recursos financeiros demandam ainda bastante tempo para execução. Dentre os marcadores baseados em reação de PCR, que permitem maior automação do processo, o tipo mais utilizado na SAM é o marcador microssatélite (SSRs), cujo custo envolvido é altamente dependente do número de marcadores e do tamanho da amostra. Para amostras de tamanho pequeno e/ou pequeno número de marcadores, o custo por dado coletado na genotipagem é alto, sendo diluído à medida em que um desses fatores aumenta. Quando um grande número de marcadores é utilizado, no caso da construção de mapas genéticos ou na identificação de genótipos apresentando pequena proporção do genótipo doador em programas de retrocruzamento, o custo independe do tamanho da amostra ou número de plantas genotipadas. Por outro lado, quando é utilizado pequeno número de marcadores, como na identificação de QTLs de interesse em regiões específicas do genoma, o processo apenas será viável em termos de custo caso sejam genotipadas algumas centenas de plantas (RIBAUT et al., 2002).

Para o sucesso da SAM é fundamental que a ocorrência de erros ao se declarar a presença dos QTLs no mapeamento seja mínima. Bernardo (2004) realizou estudo de simulação da proporção de QTLs mapeados como falsos positivos, ou *FDR* – “false discovery rate” – em função do nível de significância global α_c utilizado no mapeamento de QTLs para todo o genoma. A *FDR* aumentou à medida em que aumentou o α_c , principalmente para caracteres com baixos coeficientes de herdabilidade e controlados por poucos locos, em que o valor da *FDR* foi 10 e 30 vezes superior ao α_c empregado. Para caracteres controlados por maior número de locos a relação entre o aumento de α_c e de *FDR* foi menor, havendo entretanto redução no poder do teste para a presença do QTL. O nível de significância α_c recomendado para manter uma *FDR* de 0,01, ou seja, um QTL falso positivo a cada 100 QTLs mapeados, foi bastante baixo, no valor de 0,0001. Foi realizada também por simulação a comparação entre a resposta à seleção fenotípica e seleção recorrente assistida por marcadores. Para um caráter com coeficiente de herdabilidade de 20% e controlado por 10 QTLs, os maiores valores de ganhos com a seleção assistida foram obtidos com α_c entre 0,10 e 0,20 no mapeamento, o que indica alto número de QTLs inexistentes

mapeados, de acordo com os resultados mencionados. A seleção assistida por marcadores somente foi mais eficiente que a fenotípica, entretanto, nos três primeiros ciclos seletivos, a partir dos quais a resposta à seleção foi drasticamente reduzida em relação à seleção fenotípica.

2.2 Material e Métodos

2.2.1 Material genético

O material genético utilizado foi obtido do cruzamento entre as linhagens L20-01F e L02-03D, originadas de populações desenvolvidas pelo programa de melhoramento de milho do Departamento de Genética da ESALQ/USP. A linhagem L20-01F foi derivada da população IG-1, que possui grãos duros e alaranjados, enquanto a linhagem L02-03D foi derivada da população IG-2, que possui grãos amarelos dentados. Essas populações são de origem tropical, possuem ciclo precoce, porte baixo e pertencem a grupos heteróticos distintos, sendo contrastantes para vários caracteres agrônômicos (MANGOLIN et al., 2004).

Do cruzamento as linhagens L20-01F e L02-03D foi obtida a geração F_1 , sendo autofecundadas em seguida três plantas desta geração obtendo-se a população F_2 . Aproximadamente 500 sementes da população F_2 foram semeadas e as plantas posteriormente autofecundadas, obtendo-se 256 progênies $F_{2:3}$ com espigas bem granadas. Para obtenção do número de sementes necessário às avaliações, as progênies $F_{2:3}$ foram plantadas em linhas com 60 plantas e foram realizados cruzamentos entre plantas em cada progênie, sendo cada planta utilizada apenas uma vez como macho ou fêmea.

2.2.2 Extração e amplificação do DNA

Foram coletadas amostras de uma ou duas folhas das 256 plantas F_2 que deram origem às progênies $F_{2:3}$. As folhas foram acondicionadas em sacos de sombrite, armazenadas em recipiente com gelo e transportadas ao laboratório do Centro de Biologia Molecular e Engenharia Genética (CEBMEG) na UNICAMP, Campinas (SP), onde foram congeladas no mesmo dia em nitrogênio líquido a -70°C . Posteriormente, as amostras foram liofilizadas (72h, -60°C , 5 a 10 microns de Hg), moídas em moinho mecânico (Ciclotec 1093, Sample Mill, Tecator) e congeladas a -20°C . A extração do DNA foi realizada segundo o protocolo descrito por Hoisington; Khairallah e Gonzalez-de-León (1994).

O procedimento empregado na amplificação do DNA foi o “Touchdown PCR”, desenvolvido por Don et al. (1991) para análise de microssatélites em milho. Foi feita uma

modificação no procedimento original de amplificação, reduzindo-se à metade os tempos de anelamento, extensão e desnaturação, conforme detalhado por Sibov et al. (2003). Desse modo, a temperatura de anelamento decresceu 1°C a cada 2 ciclos, de 65°C a 55°C, sendo realizados, portanto, 20 ciclos. Ao final do programa a temperatura de anelamento foi mantida em 55°C por mais 20 ciclos. Para a visualização do produto das amplificações, as amostras foram submetidas à eletroforese em gel de agarose/MetaPhor 1:1 a 4%, com 170 V durante período de 1h 20' a 2h e coradas em brometo de etídeo (0,5 µg/ml) por 20'. Para documentação e análise, a imagem do gel foi fotografada e digitalizada utilizando-se o software GeneGenius (Syngene Ltda.).

2.2.3 Genotipagem

As 256 plantas F₂ foram genotipadas utilizando-se 139 marcadores moleculares microssatélites, selecionados após a realização de testes de amplificação e polimorfismo para 859 pares de “primers” disponíveis. As sequências de nucleotídeos para a síntese dos “primers” estão disponíveis no banco de dados construído para a cultura do milho, denominado “Maize Genetics and Genomic Database” (<http://www.maizedb.org>).

2.2.4 Mapa genético

Os 139 marcadores microssatélites empregados na elaboração do mapa genético apresentaram segregação 1:2:1, referente à população F₂, segundo o teste da distorção mendeliana, que corresponde ao teste de qui-quadrado para os desvios da segregação. O teste foi efetuado empregando-se o nível conjunto de significância $\alpha = 5\%$ de probabilidade, a partir do qual foi obtido o nível de significância utilizado no teste da segregação de cada marcador, pelo critério de Bonferroni (PROVINCE, 2001).

O mapa genético foi elaborado utilizando-se o programa Mapmaker versão 3.0b (LANDER et al., 1987; LINCOLN; DALY; LANDER, 1992), partindo-se do mapa construído previamente por Mangolin (2004) utilizando 75 marcadores microssatélites. A esse mapa foram incorporados 64 marcadores selecionados para este trabalho, totalizando os 139. Os grupos de ligação foram estabelecidos utilizando-se o comando “group”, considerando-se “LOD score” igual

a 3 e distância máxima entre dois locos igual a 50 cM, que é equivalente à frequência máxima de recombinação de 0,38 conforme a função de mapeamento de Kosambi (1944), empregada na conversão da frequência de recombinação em distância genética. Os 139 marcadores microssatélites distribuíram-se em 13 grupos de ligação, ocorrendo ainda 3 marcadores não ligados a nenhum grupo, sendo realizada em seguida a reorganização unindo-se os grupos e marcadores localizados em um mesmo cromossomo, formando-se os 10 grupos de ligação correspondentes aos 10 cromossomos do milho. A união dos grupos de ligação e marcadores não ligados foi realizada de acordo com as posições dos marcadores microssatélites nos “bins” cromossômicos, definidas no “Maize Genetics and Genomic Database”, sendo um “bin” correspondente a um intervalo de aproximadamente 20 cM entre dois marcadores (GARDNER et al., 1993). Em cada grupo de ligação, os marcadores foram ordenados utilizando-se os comandos “compare” e “try”. Com o comando “compare”, realizou-se a ordenação de um conjunto de, no máximo, 10 marcadores do grupo de ligação em questão. Para os grupos de ligação possuindo mais de 10 marcadores, as posições dos demais foram estabelecidas utilizando-se o comando “try”. A ordem final dos marcadores em cada grupo de ligação foi conferida utilizando-se o comando “ripple”. O mapa foi finalizado definindo-se o conjunto de marcadores, já ordenados, correspondente a cada cromossomo, utilizando-se os comandos “make chromosome”, “attach”, “framework” e “draw chromosome”.

2.2.5 Delineamento

O delineamento experimental empregado foi o de blocos incompletos em látices simples 16x16. Cada parcela foi constituída por uma linha de 4m, com 0,80m entre linhas e 0,20m entre plantas. Na semeadura foram distribuídas 50 sementes por parcela, sendo realizado desbaste após aproximadamente 30 dias, utilizado-se estande de 20 plantas por parcela, o que corresponde a 62.500 plantas ha⁻¹.

2.2.6 Ambientes

Os experimentos foram conduzidos em 9 ambientes, em que cada ambiente foi correspondente à combinação local x ano. Os ambientes utilizados foram Estação Experimental Fazenda Areão (E. E. Areão) e Estação Experimental Fazenda Caterpillar (E. E. Caterpillar) nos anos agrícolas 2001/2002, 2002/2003 e 2003/2004, Estação Experimental Departamento de Genética da ESALQ/USP (E. E. Depto. Genética) nos anos agrícolas 2002/2003 e 2003/2004 e Estação Experimental Fazenda Anhembi (E. E. Anhembi) no ano agrícola 2003/2004. O preparo do solo, semeadura e tratos culturais seguiram as recomendações técnicas correspondentes a cada ambiente. Nas Estações Experimentais Departamento de Genética e Fazenda Anhembi os experimentos foram irrigados quando necessário.

2.2.7 Caracteres

Os caracteres avaliados neste trabalho foram:

- i) Estande (*Std*): corresponde ao número de plantas parcela⁻¹;
- ii) Prolificidade (*Prol*): número de espigas planta⁻¹ obtido para cada parcela dividindo-se o número de espigas pelo estande da parcela. A contagem das espigas foi efetuada considerando-se aquelas maiores e mais bem formadas ou sem falhas. As espigas menores e/ou apresentando falhas foram reunidas em grupos de duas, três ou mais espigas, e os grupos foram contabilizados como equivalentes a uma espiga bem formada;
- iii) Produção de grãos (*PG*): peso de grãos da parcela, em kg parcela⁻¹;
- iv) Teor de umidade dos grãos (*Umi*): teor de umidade, em %, obtido de uma amostra de grãos de cada parcela, utilizando-se determinador eletrônico Dickey-John;
- v) Peso de 500 grãos (*P500*): peso, em g, de 500 grãos contados após a debulha das espigas em cada parcela;

- vi) Comprimento de espiga (*CE*): comprimento médio da espiga, em cm;
- vii) Diâmetro de espiga (*DE*): diâmetro médio da espiga, em cm;
- viii) Diâmetro de sabugo (*DS*): diâmetro médio de sabugo, em cm;
- ix) Profundidade de grãos (*Prof*): correspondeu à diferença $(DE - DS)/2$, em cm, para cada parcela;
- x) Número de fileiras (*NFil*): número médio de fileiras de grãos nas espigas;
- xi) Número de grãos por fileira (*NGFil*): número médio de grãos por fileira nas espigas.

Para as análises estatísticas, o caráter *PG* foi corrigido para a umidade padrão de 15% e convertido para g planta⁻¹ dividindo-se o valor correspondente em g parcela⁻¹ pelo estande médio do experimento. Para as análises dos caracteres *PG* e *Prol* foram avaliadas todas as plantas da parcela, enquanto os caracteres *CE*, *DE*, *DS*, *Prof*, *NFil* e *NGFil* foram obtidos de uma amostra de cinco espigas de cada parcela, sendo a média aritmética da amostra utilizada nas análises. As amostras foram retiradas dentre as cinco espigas mais bem formadas de cada parcela, de forma a facilitar a visualização e as avaliações do número de fileiras e de grãos por fileira.

Os caracteres *PG* e *Prol* foram avaliados em todos os 9 ambientes considerados. As avaliações dos demais caracteres foram realizadas em 7 ambientes, uma vez que não foram tomados os dados nas Estações Experimentais Fazenda Areão e Fazenda Caterpillar no ano agrícola 2001/2002.

2.2.8 Análises de variâncias

Foram realizadas, para cada caráter, as análises de variâncias por ambiente e também a análise conjunta (Tabela 1), utilizando-se o programa SAS versão 8.2, módulo “proc glm”. O modelo estatístico utilizado na análise conjunta (eq. 5), cujos efeitos, à exceção da média, foram considerados aleatórios, foi o seguinte (COCHRAN; COX, 1966):

$$y_{ijkl} = \mu + p_i + r_{j(l)} + b_{k(jl)} + a_l + (pa)_{il} + e_{ijkl} \quad (5)$$

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 ($l = 1, 2, \dots, 9$),

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

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

2.2.9 Estimativas dos parâmetros genéticos

A partir das esperanças e dos valores dos quadrados médios da análise conjunta, foram estimados os parâmetros genéticos como apresentado a seguir:

variância genética de progênie, $\hat{\sigma}_p^2$ (eq. 6),

$$\hat{\sigma}_p^2 = \frac{QM_p - QM_{PA}}{ra} \quad (6)$$

variância da interação progênie x ambientes, $\hat{\sigma}_{PA}^2$ (eq. 7),

$$\hat{\sigma}_{PA}^2 = \frac{QM_{PA} - QM_E}{r} \quad (7)$$

variância do erro, $\hat{\sigma}_E^2$ (eq. 8),

$$\hat{\sigma}_E^2 = QM_E \quad (8)$$

variância fenotípica de médias de progênies $F_{2:3}$, $\hat{\sigma}_F^2$ (eq. 9),

$$\hat{\sigma}_F^2 = \frac{QM_P}{ra} \quad (9)$$

coeficiente de herdabilidade no sentido amplo para médias de progênies $F_{2:3}$, \hat{h}_P^2 (eq. 10),

$$\hat{h}_P^2 = \frac{\hat{\sigma}_P^2}{\hat{\sigma}_F^2} \quad (10)$$

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,

a é o número de ambientes utilizados.

Os intervalos de confiança (ICs) para os componentes de variância (eq. 11) e para o coeficiente de herdabilidade de médias de progênies $F_{2:3}$ (eq. 12), com $\alpha = 95\%$ de probabilidade, foram obtidos respectivamente por meio dos seguintes estimadores (BURDICK; GRAYBILL, 1992):

$$IC(\hat{\sigma}^2)_{0,95} = \left[\frac{n_t \hat{\sigma}^2}{\chi_{n_t, 0,975}^2} \leq \sigma^2 \leq \frac{n_t \hat{\sigma}^2}{\chi_{n_t, 0,025}^2} \right] \quad (11)$$

em que

$\hat{\sigma}^2$ é a estimativa do componente da variância para o parâmetro considerado ($\hat{\sigma}_P^2, \hat{\sigma}_{PA}^2, \hat{\sigma}_E^2, \hat{\sigma}_F^2$),
 n_i é o número de graus de liberdade associado à estimativa do componente de variância $\hat{\sigma}^2$,
 $\chi_{nt;0,975}^2$ é o valor tabelado de χ^2 com n_i graus de liberdade e $\alpha = 97,5\%$ de probabilidade,
 $\chi_{nt;0,025}^2$ é o valor tabelado de χ^2 com n_i graus de liberdade e $\alpha = 2,5\%$ de probabilidade
e

$$IC(\hat{h}_p^2)_{0,95} = \left\{ 1 - \frac{1}{\left(\frac{QM_p}{QM_{pa}}\right) F_{0,975;GLp;GLpa}} \leq h_p^2 \leq 1 - \frac{1}{\left(\frac{QM_p}{QM_{pa}}\right) F_{0,025;GLp;GLpa}} \right\} \quad (12)$$

em que

$F_{0,975;GLp;GLpa}$ é o valor tabelado de F com $\alpha = 97,5\%$ de probabilidade, GLp graus de liberdade de progênies e $GLpa$ graus de liberdade da interação progênies x ambientes,

$F_{0,025;GLp;GLpa}$ é o valor tabelado de F com $\alpha = 2,5\%$ de probabilidade, GLp graus de liberdade de progênies e $GLpa$ graus de liberdade da interação progênies x ambientes.

O número de graus de liberdade associados aos componentes de variância estimados por meio de combinação linear de quadrados médios, como $\hat{\sigma}_P^2$ e σ_{PA}^2 foi obtido segundo o procedimento descrito por Satterthwaite (1946).

2.2.10 Análises de covariâncias e correlações entre caracteres

Foram realizadas as análises de covariâncias para cada par de caracteres (X, Y) e estimadas as correlações genéticas e fenotípicas entre eles, segundo procedimento descrito por Vencovsky e Barriga (1992). Para isso, foram realizadas as análises de variância conjunta para os caracteres X, Y e para a soma dos caracteres, $X+Y$ (Tabela 2). A soma de produtos da análise de covariância (SP_{XY}) foi obtida da seguinte forma (eq. 13):

$$SP_{XY} = (1/2)(SQ_{(X+Y)} - SQ_X - SQ_Y) \quad (13)$$

em que

SP_{XY} é a soma de produtos da análise de covariância dos caracteres X e Y ,

$SQ_{(X+Y)}$ é a soma de quadrados da análise de variância da soma dos dois caracteres ($X+Y$),

SQ_X é a soma de quadrados da análise de variância do caráter X ,

SQ_Y é a soma de quadrados da análise de variância do caráter Y .

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

As estimativas das covariâncias genéticas (eq. 14) e fenotípicas (eq. 15) foram obtidas a partir das esperanças e dos valores dos produtos médios (Tabela 2), conforme descrito a seguir:

covariância genética entre os caracteres X e Y ($C\hat{O}V_{G(XY)}$),

$$C\hat{O}V_{G(XY)} = \frac{PM_P - PM_{AP}}{ra} \quad (14)$$

covariância fenotípica entre os caracteres X e Y ($C\hat{O}V_{\bar{F}(XY)}$),

$$C\hat{O}V_{\bar{F}(XY)} = \frac{PM_P}{ra} \quad (15)$$

e os coeficientes de correlação genética (eq. 16) e fenotípica (eq. 17) foram obtidos da seguinte forma:

correlação genética entre os caracteres X e Y ($\hat{r}_{G(XY)}$),

$$\hat{r}_{G(XY)} = \frac{C\hat{O}V_{G(XY)}}{\sqrt{(\hat{\sigma}_{P(X)}^2)(\hat{\sigma}_{P(Y)}^2)}} \quad (16)$$

correlação fenotípica entre os caracteres X e Y ($\hat{r}_{\bar{F}(XY)}$),

$$\hat{r}_{\bar{F}(XY)} = \frac{C\hat{O}V_{\bar{F}(XY)}}{\sqrt{(\hat{\sigma}_{\bar{F}(X)}^2)(\hat{\sigma}_{\bar{F}(Y)}^2)}} \quad (17)$$

em que

PM_p é o produto médio de progênies,

PM_{PA} é o produto médio da interação progênies x ambientes,

$\hat{\sigma}_{P(X)}^2$ é a variância genética de progênies do caráter X ,

$\hat{\sigma}_{P(Y)}^2$ é a variância genética de progênies do caráter Y ,

$\hat{\sigma}_{\bar{F}(X)}^2$ é a variância fenotípica de médias de progênies $F_{2:3}$ do caráter X ,

$\hat{\sigma}_{\bar{F}(Y)}^2$ é a variância fenotípica de médias de progênies $F_{2:3}$ do caráter Y .

Os demais termos já foram definidos anteriormente.

2.2.11 Mapeamento de QTLs

O mapeamento de QTLs foi realizado utilizando-se o programa QTL Cartographer versão 1.17 (BASTEN; WEIR; ZENG, 2003), módulo Jzmapqtl, a partir das médias ajustadas dos caracteres em cada ambiente em que foram avaliados. O método empregado foi o mapeamento por intervalo composto (CIM) expandido para múltiplos ambientes (mCIM), proposto por Jiang e Zeng (1995), cujo modelo é o seguinte (eq. 18):

$$y_{jm} = b_{0m} + b_m^* x_j^* + d_m^* z_j^* + \sum_l^t (b_{lm} x_{jl} + d_{lm} z_{jl}) + e_{jm} \quad (18)$$

em que

y_{jm} é o valor fenotípico da progênie j na avaliação referente ao ambiente m ($j = 1, 2, \dots, 256; m = 1, 2, \dots, 9$),

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

b_m^* é o efeito aditivo do possível QTL referente ao ambiente ou caráter m ,

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

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

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

A escolha dos cofatores foi realizada por ambiente, empregando-se o método de regressão “stepwise” (forward/backward), com $\alpha = 5\%$ de probabilidade para inclusão ou exclusão de marcadores ao modelo. O número de marcadores utilizados como cofatores foi de 36 para *CE*, 38 para *DS* e *Prof*, 39 para *NGFil*, 40 para *PG*, *Prol* e *DE*, 43 para *P500*, e 45 para *NFil*. Esses valores corresponderam ao número de cofatores combinados para todos os ambientes avaliados.

Os marcadores selecionados corresponderam àqueles mais informativos em termos de associação com o caráter, apresentando a melhor distribuição possível nos diferentes

cromossomos. Esse critério de seleção foi utilizado para que houvesse poucos cofatores ligados aos marcadores flanqueadores do intervalo mapeado, e também o maior número possível de cofatores associados aos demais QTLs existentes para o caráter, que ocorressem distribuídos pelo genoma. Com isso foi possível o maior controle da variância genética residual na análise, sem diminuição demasiada do poder do teste estatístico (ZENG, 1994).

O número ideal de cofatores a ser utilizado na análise não é bem definido. Uma sugestão, entretanto, foi apresentada por Jansen e Stam (1994), segundo a qual o número de cofatores deve ser menor que $2\sqrt{n}$, sendo n o número de genótipos (progênies ou linhagens) avaliados. Por esse critério, a quantidade de marcadores por ambiente utilizada no presente trabalho seria de, no máximo, $2\sqrt{256} = 32$, número bem superior ao encontrado na análises “stepwise” efetuadas para cada ambiente. A média do número de cofatores utilizados para cada caráter, combinados para os vários ambientes, foi de 40, o que correspondeu a 28,78% do total de marcadores empregados. 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.

Para o mapeamento dos QTLs, estimação de seus efeitos genéticos e verificação da interação QTLs x ambientes, o programa QTL Cartographer utilizado o método da máxima verossimilhança, sendo o teste estatístico (eq. 19) para o efeito do QTL e da interação QTLs x ambientes correspondente ao teste da razão de verossimilhança (TRV):

$$TRV = -2 \ln \left(\frac{L_0}{L_1} \right) \quad (19)$$

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 .

Para o mapeamento realizado em k ambientes, as hipóteses construídas para o teste da presença de um possível QTL com efeitos aditivos (a_1, a_2, \dots, a_k) e de dominância (d_1, d_2, \dots, d_k) em cada um deles são:

$H_0: a_1 = a_2 = \dots = a_k = 0$ e $d_1 = d_2 = \dots = d_k = 0$,

H_1 : ao menos um a_k e/ou $d_k \neq 0$.

Os *TRVs* foram realizados a cada 1 cM a partir da posição do primeiro marcador, ou marcador à esquerda, em cada intervalo, ao longo da região do genoma coberta pelos marcadores. O valor 1 cM corresponde ao parâmetro denominado “walking speed”, definido na entrada dos dados para a realização da análise pelo QTL Cartographer. Foi construído um gráfico apresentando no eixo das abcissas as posições em que os *TRVs* foram realizados, em cM, e no eixo das ordenadas os valores correspondentes dos *TRVs*, sendo obtida a curva *TRV* x posição para a análise conjunta em múltiplos ambientes. Este gráfico foi utilizado para a realização do mapeamento de QTLs, da seguinte forma: em cada intervalo, o QTL foi declarado presente na posição em que valor do *TRV* no pico da curva ultrapassou o valor do limite crítico, ou “threshold”, definido para o *TRV* na análise conjunta. Nos casos em que houve mais de um pico com valor de *TRV* superior ao do limite crítico em um mesmo intervalo, o QTL foi declarado presente na posição daquele com maior valor.

2.2.12 Análise da interação QTLs x ambientes

O *TRV* para ocorrência de interação QTLs x ambientes foi realizado considerando-se as seguintes hipóteses:

$H_0: a_1 = a_2 = \dots = a_k$ e $d_1 = d_2 = \dots = d_k$;

$H_1: a_1 \neq a_2 \neq \dots \neq a_k$ e/ou $d_1 \neq d_2 \neq \dots \neq d_k$,

considerando-se a_1, a_2, \dots, a_k e d_1, d_2, \dots, d_k como definidos anteriormente. O teste foi realizado a cada 1 cM (“walking speed”), a partir do marcador à esquerda, em cada intervalo. A análise da interação QTLs x ambientes foi considerada somente nas posições em que os QTLs foram mapeados previamente na análise conjunta dos múltiplos ambientes, como se segue: na mesma posição em que o QTL foi mapeado na análise conjunta, observou-se o valor do *TRV* para a interação QTLs x ambientes, cujo efeito foi declarado significativo quando esse valor ultrapassou o limite crítico estabelecido para a análise da interação QTLs x ambientes.

Além do *TRV* para o mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes e para o efeito da interação, foi realizado também *TRV* para o efeito do QTL separadamente em cada ambiente. Os ambientes nos quais houve expressão do QTL foram identificados conforme se segue: para os QTLs que apresentaram efeito da interação QTLs x ambientes foi observada, na mesma posição em que o QTL foi mapeado, o valor do *TRV* nas análises por ambiente, apresentadas pelo QTL Cartographer. O efeito do QTL foi considerado significativo nos ambientes em que o valor do *TRV* ultrapassou o limite crítico correspondente. Para os QTLs que não apresentaram efeito da interação, a análise por ambiente foi desconsiderada.

2.2.13 Obtenção do limite crítico ou “threshold”

Os limites críticos utilizados para os *TRVs* no mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes, nas análises das interações QTLs x ambientes e dos QTLs em cada ambiente foram obtidos de acordo com o procedimento descrito por Vieira et al. (2000). O valor do limite crítico depende do número de testes independentes (N_l) para a presença do QTL, que segundo o procedimento adotado é estimado por (eq. 20):

$$N_l = \sum_{l=1}^{13} [(T_l / 35) + 1] \quad (20)$$

em que

N_l 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 ($l = 1, 2, \dots, 13$).

Os 13 grupos de ligação referem-se àqueles formados utilizando-se o comando *group*, na elaboração do mapa, descrita anteriormente. O valor 35 foi obtido a partir do comprimento médio dos intervalos nos 13 grupos de ligação, que foi de 15 cM, e do valor do window size utilizado na análise, que foi de 10 cM, ou seja, foram considerados independentes os testes realizados a cada 35 cM de comprimento (somatório do comprimento médio dos grupos de ligação com o valor do window size de cada lado do intervalo, 10+15+10). O número estimado de intervalos nos quais os testes foram considerados independentes foi de 55, sendo o valor do nível de significância

empregado em cada teste igual a $\alpha = (0,05 / 55) = 0,00091$, de acordo com a correção de Bonferroni para o nível de significância geral $\alpha = 5\%$ probabilidade.

Para o mapeamento de QTLs realizado em k ambientes, o TRV possui distribuição de χ^2 com $k+1$ graus de liberdade para a presença do QTL e $k-1$ 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. Nas análises por ambiente, o número de graus de liberdade do TRV foi obtido a partir do número de classes genóticas observadas na população F_2 (3 classes), ou seja, $3-1=2$ graus de liberdade.

Os valores dos limites críticos utilizados 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. Para a presença dos QTLs nas análises por ambiente, o valor do limite crítico foi de $\chi^2_{0,05;2} = 5,99$, que corresponde ao *LOD score* de 1,3.

2.2.14 Proporção da variação explicada pelos QTLs

A proporção da variância fenotípica explicada pelo i -ésimo QTL (eq. 21) foi obtida pelo seguinte estimador (BOHN et al., 1997):

$$R_{Fi}^2 = \frac{\hat{\sigma}_G^2 Q_i}{\hat{\sigma}_F^2} \quad (21)$$

em que

R_{Fi}^2 é a proporção da variância fenotípica explicada pelo i -ésimo QTL,

$\hat{\sigma}_G^2 Q_i$ é a variância genética do i -ésimo QTL de uma população F_2 , correspondente a

$(\hat{a}_i^2 / 2) + (\hat{d}_i^2 / 4)$, em que \hat{a}_i^2 é o efeito aditivo e \hat{d}_i^2 é o efeito de dominância estimados para o QTL Q_i ,

$\hat{\sigma}_F^2$ é a estimativa da variância fenotípica entre médias de progênes.

A proporção da variância genética explicada pelo i -ésimo QTL foi dada por (eq. 22):

$$R_{iG}^2 = R_{iF}^2 / h^2 \quad (22)$$

em que

R_{iG}^2 é a proporção da variância genética explicada pelo i -ésimo QTL,

R_{iF}^2 é a proporção da variância fenotípica explicada pelo i -ésimo QTL,

h^2 é o coeficiente de herdabilidade do caráter.

As proporções das variâncias genéticas e fenotípicas explicadas por todos os QTLs em conjunto (R^2 totais) para cada caráter corresponderam ao somatório dos R^2 obtidos para cada QTL, individualmente (SIBOV et al., 2002; MANGOLIN et al., 2004), uma vez que a variância genética de dado caráter é igual ao somatório das variâncias genéticas dos genes que atuam em seu controle, cujas estimativas correspondem ao numerador da eq. (21).

2.2.15 Grau de dominância

O grau de dominância para cada QTL mapeado foi obtido da seguinte forma (eq. 23):

$$GD_i = |\hat{d}_i| / |\hat{a}_i| \quad (23)$$

em que

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

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

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

O grau médio de dominância envolvendo todos os QTLs identificados para o caráter foi obtido a partir da média dos *GD*s de cada QTL, ponderada pelo respectivo R_G^2 . A interação alélica presente em cada QTL foi caracterizada de acordo com a seguinte escala: aditiva (*A*): $0,0 \leq GD \leq 0,20$; dominância parcial (*DP*): $0,21 \leq GD \leq 0,80$; dominância (*D*): $0,81 \leq GD \leq 1,20$ e sobredominância (*SD*): $GD > 1,21$ (STUBER; EDWARDS; WENDEL, 1987).

A linhagem doadora do alelo favorável à expressão do caráter foi identificada observando-se o sinal do efeito aditivo estimado para cada QTL. Sendo as linhagens parentais contrastantes para vários caracteres, o efeito aditivo com sinal positivo indicou que a origem do alelo contribuindo para a expressão do caráter foi a linhagem parental mais vigorosa, no caso, L02-03D, enquanto o efeito aditivo com sinal negativo indicou que a origem do alelo contribuindo para a expressão do caráter foi a linhagem parental menos vigorosa, L20-01F.

2.2.16 Concordância de QTLs mapeados para diferentes caracteres

Foram verificadas as coincidências entre as posições de QTLs mapeados para os diferentes caracteres com base na sobreposição dos intervalos de confiança construídos para as posições desses QTLs, utilizando-se o critério “one-LOD support interval” (LANDER; BOTSTEIN, 1989). Os intervalos de confiança foram obtidos a partir da distribuição de χ^2 com 1 gl, que corresponde ao *TRV* quando se testa apenas um parâmetro, no caso, a posição do QTL.

Os limites dos intervalos de confiança foram estabelecidos para cada QTL mapeado para os diversos caracteres da seguinte forma: a partir do gráfico *TRV* x posição construído para o mapeamento de QTLs, no intervalo em que o QTL foi mapeado foram observadas, no eixo das abscissas, as posições correspondentes ao valor do *TRV* no pico da curva *TRV* x posição decrescido de 4,61, que equivale ao decréscimo de um *LOD score*. Estas posições, definidas em torno da posição do QTL no pico da curva *TRV* x posição para o intervalo, correspondem aos limites do intervalo de confiança considerado. 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). A sobreposição de intervalos construídos para as posições dos QTLs no mapeamento realizado para cada caráter definiu a ocorrência de regiões genômicas em que esses QTLs são indistinguíveis.

2.3 Resultados e Discussão

2.3.1 Mapa genético

O número de marcadores microssatélites (139) empregado na construção do mapa genético (Figura 1) pode ser considerado elevado em relação àqueles reportados para estudos com a cultura do milho (Tabela 3). O comprimento do mapa foi de 1.858,61 cM, com extensão média dos intervalos de 13,47 cM e comprimento dos cromossomos variando de 103,62 cM para o cromossomo 10 a 303,36 cM, para o cromossomo 1. O cromossomo 7 foi o que apresentou menor número de marcadores (7), enquanto no cromossomo 1 foi observado o maior número (22). As marcas dispuseram-se de forma bem espaçada nos cromossomos 2,5,6,8, e 10, entretanto foram observadas algumas regiões de grande extensão não cobertas por marcadores, como no cromossomo 1 (54,08 e 43,33 cM), cromossomo 3 (40,88 cM), cromossomo 4 (103 cM) e cromossomo 7 (66,33 cM).

Em relação ao mapa previamente construído por Mangolin et al. (2004), que utilizou 75 dos 139 microssatélites empregados nesse trabalho, o aumento do número de marcadores foi mais evidente nos cromossomos 1 (de dez para 22 marcadores), 2 (de nove para 19 marcadores), 3 (de nove para 18 marcadores), 9 (de sete para 15 marcadores) e 10 (de quatro para 10 marcadores), sendo observadas cinco inversões nas posições dos marcadores, sempre dentro do mesmo bin cromossômico, sendo três no cromossomo 1 (*bnlg2295* e *bnlg 1811*; *bnlg2057* e *bnlg1057*; *bnlg615* e *umc1147*), uma no cromossomo 3 (*bnlg197* e *dupssr17*) e uma no cromossomo 9 (*phi068* e *bnlg1272*).

Os valores relativos à dimensão do mapa representam importantes vantagens em relação aos relatados em trabalhos com milho. Mangolin et al. (2004) relataram comprimento de mapa igual a 1.438,60 cM, com intervalo médio de 19,18 cM entre marcas; Sibov et al. (2003) relataram comprimento de 1.634,00 cM com média de intervalos igual a 14,00 cM. Extensão de menor valor para o mapa foi relatada por Lopes (2003), com 1.156,72 cM e intervalo médio de 14,28 cM. Moreira (2005) reportou comprimento de mapa igual a 1.844,80 cM, com média de intervalos igual a 13,00 cM. Nota-se que o mapa construído no presente estudo possui a maior extensão dentre os observados, o que indica maior cobertura do genoma pelo conjunto de marcadores utilizado e com isso a possibilidade do mapeamento de maior número de QTLs para os caracteres avaliados. O valor médio do comprimento dos intervalos entre marcadores foi bem menor que o

relatado por Mangolin et al. (2004) e pouco inferior aos relatados nos demais trabalhos, indicando que o mapeamento de QTLs foi realizado com precisão equivalente à da maioria dos estudos realizados com a cultura do milho, pois a obtenção de intervalos curtos em decorrência da saturação do mapa possibilita a localização mais exata do QTL e diminui a possibilidade de ocorrência de QTLs em intervalos adjacentes, situação em que o mapeamento por intervalo composto (CIM) é deficiente no controle dos efeitos dos QTLs vizinhos ao intervalo mapeado (ZENG, 1994; BEARZOTTI, 2000).

2.3.2 Análises de variâncias

Nas análises de variâncias por ambiente foram constatadas diferenças altamente significativas entre progênies pelo teste F ($P \leq 0,01$) para todos os caracteres em todos os ambientes considerados, exceto para o caráter prolificidade na E. E. Depto. Genética em 2003/2004. Esse fato indica a existência de variabilidade genética na população para os vários caracteres, o que se justifica dada a origem das progênies $F_{2:3}$, a partir de duas linhagens contrastantes para os caracteres.

A maior média de produção de grãos por ambiente ocorreu na E. E. Depto. Genética em 2003/2004, com valor de $66,31 \text{ g planta}^{-1}$, enquanto a menor ocorreu na E. E. Anhembi, no mesmo ano agrícola, que foi de $24,85 \text{ g planta}^{-1}$. Coincidentemente, nesses ambientes os experimentos foram conduzidos sob irrigação, quando necessário, fator que previne possíveis perdas em produção de grãos devido ao déficit hídrico. Entretanto, o material apresentou-se bastante suscetível às condições menos favoráveis existentes na E. E. Anhembi, em que os solos são ácidos. O maior intervalo de variação das médias das progênies para produção de grãos, que foi de $8,76 \text{ g planta}^{-1}$ a $102,27 \text{ g planta}^{-1}$, ocorreu na E. E. Caterpillar em 2001/2002, e o menor ocorreu na E. E. Anhembi em 2003/2004, que foi de $1,56 \text{ g planta}^{-1}$ a $51,59 \text{ g planta}^{-1}$ (Tabelas 4, 5 e 6).

As maiores médias dos componentes de produção ocorreram na E. E. Areão em 2002/2003 para o caráter peso de 500 grãos, na E. E. Depto. Genética em 2002/2003, para o comprimento de espigas e número de grãos por fileira, na E. E. Caterpillar em 2003/2004 para prolificidade e número de fileiras e na E. E. Depto. Genética em 2003/2004 para o diâmetro de espiga, diâmetro de sabugo e profundidade de grão, enquanto as menores médias de todos os caracteres ocorreram na E. E. Anhembi em 2003/2004, exceto para prolificidade, em que o

ambiente de menor média foi a E. E. Caterpillar em 2001/2002, o que indica baixa performance também dos componentes de produção nas condições edafo-climáticas da E. E. Anhembi em 2003/2004 (Tabelas 4, 5 e 6).

Foram semeadas no ano agrícola 2003/2004 duas parcelas no início de cada repetição dos experimentos, uma para cada linhagem parental, L02-03D e L20-01F. Os maiores valores das médias das linhagens foram constatados na E. E. Depto Genética, 76,96 g planta⁻¹ e 43,50 g planta⁻¹ para L02-03D e L20-01F, respectivamente, enquanto os menores foram constatados na E. E. Anhembi, 15,52 g planta⁻¹ e 19,70 g planta⁻¹, respectivamente. Para os componentes de produção, as maiores médias foram constatadas também na E. E. Depto Genética, exceto para profundidade de grão na linhagem L02-03D e para o diâmetro de espiga, profundidade de grão e número de grãos por fileira na linhagem L20-01F, cujas maiores médias ocorreram na E. E. Areão. As menores médias de todos os componentes de produção foram constatadas na E. E. Anhembi (Tabela 6).

Considerando-se os quatro ambientes utilizados em 2003/2004, a média de produção de grãos da linhagem L02-03D foi igual a 45,04 g planta⁻¹, não diferindo significativamente da média de produção de grãos da linhagem L20-01F, que foi de 35,19 g planta⁻¹, com base nos valores dos limites dos intervalos de confiança construídos com $\alpha = 95\%$ de probabilidade, uma vez que houve sobreposição de intervalos (Tabela 7). Nas análises dos componentes de produção, foi constatada diferença significativa na comparação das médias das linhagens parentais apenas para o caráter diâmetro de sabugo (2,26 cm para L02-03D e 2,49 cm para L20-01F), para o qual não houve sobreposição dos limites dos intervalos de confiança das médias das linhagens parentais, construídos com $\alpha = 95\%$ de probabilidade.

As linhagens L02-03D e L20-01F estão classificadas em grupos heteróticos distintos e são contrastantes para diversos caracteres, entretanto não houve diferença entre as médias das linhagens parentais para oito dos nove caracteres avaliados. Esse resultado pode ser explicado considerando-se, por exemplo, cinco locos, *A*, *B*, *C*, *D* e *E*, realizando o controle genético do caráter, em que a linhagem L02-03D possui o genótipo *AA, bb, CC, dd EE*, enquanto a linhagem L20-01F possui o genótipo *aa, BB, CC, DD, ee*. Nesse caso, as linhagens são contrastantes para quatro dos cinco locos, entretanto possuem o mesmo número de alelos favoráveis e desfavoráveis para a expressão do caráter, o que pode levar à semelhança nas magnitudes das médias.

Foram constatados valores médios a altos para os coeficientes de variação experimental (CVs) dos caracteres produção de grãos e prolificidade. O menor valor de CV para produção de

grãos foi de 15,73%, na E. E. Depto. Genética em 2003/2004, chegando a 41,23% na E. E. Areão em 2001/2002. Para prolificidade, o menor valor de CV foi de 10,72%, e o maior de 35,93, respectivamente, nestes mesmos ambientes. Os altos valores ocorreram devido ao tipo de material utilizado, no caso, progênies $F_{2:3}$, em que há o efeito da depressão por endogamia, que acarreta redução nas médias dos caracteres e conseqüente aumento do CV. O efeito da depressão por endogamia foi acentuado pela densidade de semeadura utilizada, 62.500 plantas ha^{-1} , a mesma empregada para híbridos comerciais. Para os demais caracteres avaliados, os valores de CV nas análises por ambiente foram de magnitudes médias a baixas.

Nas análises conjuntas de variâncias foram constatadas diferenças altamente significativas pelo teste F ($P \leq 0,01$) para a fonte de variação ambientes, indicando que houve diferenças entre as médias de cada caráter nos vários ambientes considerados, para a fonte de variação progênies, o que mostra a existência de variabilidade genética na população avaliada, e também para a interação progênies x ambientes, que indica a performance não coincidente das progênies nos vários ambientes para todos os caracteres (Tabela 7). A diferença entre ambientes era esperada, considerando-se que cada ambiente correspondeu à combinação de ano e local, o que associa a grande diversidade de condições edafo-climáticas existente entre os locais às variações climáticas entre anos agrícolas. A variabilidade genética constatada na população, como já mencionado para as análises por ambiente, foi devida às linhagens parentais utilizadas, L02-03D e L20-01F, que pertencem a grupos heteróticos distintos e são contrastantes para diversos caracteres agrônômicos.

A média do caráter produção de grãos considerando-se todos os ambientes pode ser considerada de baixo valor, 43,91 g planta⁻¹, o que equivale a 2,74 t ha^{-1} . Isso foi devido principalmente ao efeito da depressão por endogamia associada às progênies $F_{2:3}$, empregadas nesse estudo, incrementado devido à densidade de plantas utilizada, 62.500 plantas ha^{-1} . Houve grande intervalo de variação entre as médias das progênies para esse caráter, sendo a média da progênie menos produtiva igual a 21,83 g planta⁻¹, enquanto a média da mais produtiva foi de 64,35 g planta⁻¹, quase três vezes o valor da primeira (Tabela 7). Nas análises conjuntas dos componentes de produção, constatou-se baixo valor da média do caráter prolificidade, 0,70, com intervalo de variação das médias de progênies de 0,46 a 0,87. Os baixos valores obtidos para as médias de prolificidade ou número de espigas por planta são concordantes com a baixa produção de grãos.

Os coeficientes de variação experimental (CVs) estimados para todos os caracteres na

análise conjunta indicaram boa precisão experimental nas avaliações. O valor constatado para a produção de grãos foi de 16,53%, e para a prolificidade foi de 14,62%. Para os demais caracteres os valores dos CVs foram iguais a 6,55% para o peso de 500 grãos, 4,67% para o comprimento de espiga, 2,46% para o diâmetro de espiga, 2,84% para o diâmetro de sabugo, 5,38% para profundidade de grão, 3,75% para número de fileiras e 6,92% para o número de grãos por fileira (Tabela 7).

2.3.3 Parâmetros genéticos

As estimativas das variâncias genéticas entre médias de progênies $F_{2:3}$ e das variâncias das interações progênies x ambientes foram diferentes de zero para todos os caracteres avaliados, uma vez que não houve valores negativos ou iguais a zero para os limites inferiores dos intervalos de confiança estabelecidos para esses parâmetros (Tabela 8).

A variância genética ($\hat{\sigma}_p^2$) para produção de grãos foi de 61,87 (g planta⁻¹)², enquanto a variância para a interação progênies x ambientes ($\hat{\sigma}_{pA}^2$) foi de 32,05 (g planta⁻¹)², o que equivale a 51,81% da variância genética de progênies, mostrando que a interação progênies x ambientes é um componente importante da variação fenotípica desse caráter.

Quanto aos componentes de produção, as magnitudes das variâncias da interação progênies x ambientes foram baixas em relação às magnitudes das variâncias genéticas, exceto para o caráter prolificidade, cujo componente da interação correspondeu a 75,07% da variância genética de progênies (Tabela 8). Veldboom e Lee (1994) apresentaram análises de progênies $F_{2:3}$ avaliadas para todos os caracteres utilizados neste estudo, exceto número de grãos por fileira. Em geral, as estimativas da variância genética entre progênies relatadas por esses autores foram de duas a cinco vezes superiores às obtidas no presente trabalho, exceção feita aos caracteres diâmetro de espiga e número de fileiras.

As estimativas dos coeficientes de herdabilidade no sentido amplo de médias de progênies $F_{2:3}$ (\hat{h}_p^2) diferiram significativamente de zero, sendo constatados valores elevados tanto para produção de grãos, que foi de 86,79%, quanto para seus componentes, com maior valor para o número de fileiras, 94,54%, e o menor para prolificidade, 73,52%. São comuns na literatura os relatos acerca do baixo valor do coeficiente de herdabilidade da produção de grãos em milho

(ROBINSON; COMSTOCK; HARVEY, 1949; HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988; MALVAR et al., 1996, AUSTIN; LEE, 1998), bem como o fato de os valores observados para este caráter possuírem em geral magnitudes inferiores às de alguns componentes, em especial a prolificidade, o que justifica os trabalhos sobre seleção indireta (MAITA; COORS, 1996; PIZAIA, 2000; LEON; COORS, 2002; BENTO; RAMALHO; SOUZA, 2003). Entretanto, os resultados apresentados neste trabalho decorrem da forma de estimação do coeficiente de herdabilidade, que foi efetuada utilizando-se médias de progênies $F_{2:3}$, ficando o estimador da variância fenotípica dividido pelo número de ambientes (nove ou sete) e também pelo número de repetições (duas), isto é, $\hat{\sigma}_{\bar{F}}^2 = \hat{\sigma}_P^2 + (\hat{\sigma}_{PA}^2 / 9) + (\hat{\sigma}_E^2 / 18)$ para produção de grãos e prolificidade, avaliados em nove ambientes, e $\hat{\sigma}_{\bar{F}}^2 = \hat{\sigma}_P^2 + (\hat{\sigma}_{PA}^2 / 7) + (\hat{\sigma}_E^2 / 14)$ para os demais caracteres, avaliados em sete ambientes. Isso reduz significativamente as magnitudes da variância da interação progênies x ambientes e do erro, o que torna próximos os valores das estimativas de variâncias genéticas e fenotípicas e eleva conseqüentemente os valores dos coeficientes de herdabilidade. É interessante notar a similaridade das magnitudes dos coeficientes de herdabilidade relatados na Tabela 8 em relação àqueles relatados por Veldboom e Lee (1994), especialmente para os caracteres produção de grãos, prolificidade, comprimento e diâmetro de espiga, cujas estimativas foram iguais a 88,00%, 72,00%, 90,00% e 92,00%, respectivamente.

2.3.4 Correlações entre caracteres

Foram constatadas estimativas altamente significativas ($P \leq 0,01$) do coeficiente de correlação genética (\hat{r}_G) entre produção de grãos e os caracteres prolificidade (0,88**), peso de 500 grãos (0,48**), comprimento (0,59**) e diâmetro de espigas (0,63**), profundidade de grão (0,62**) e número de grãos por fileira (0,59**), e estimativas significativas ($P \leq 0,05$) entre produção de grãos e os caracteres diâmetro de sabugo (0,38*) e número de fileiras (0,33*). As estimativas dos coeficientes de correlação fenotípica (\hat{r}_F) entre produção de grãos e seus componentes foram altamente significativas ($P \leq 0,01$), variando de 0,32** entre produção de grãos e número de fileiras, a 0,82**, entre produção de grãos e prolificidade.

A pequena diferença entre os valores dos coeficientes de correlação genética e fenotípica envolvendo produção de grãos e seus componentes foi devida ao número de ambientes e de

repetições utilizados, que reduziram os valores das covariâncias da interação progênes x ambientes e do erro nas estimativas das covariâncias fenotípicas entre caracteres, ou seja, $C\hat{O}V_{\bar{F}} = C\hat{O}V_P + (C\hat{O}V_{PA} / 9) + (C\hat{O}V_E / 18)$ somente entre produção de grãos e prolificidade, avaliados em nove ambientes, e $C\hat{O}V_{\bar{F}} = C\hat{O}V_P + (C\hat{O}V_{PA} / 7) + (C\hat{O}V_E / 14)$ quando as covariâncias envolveram os demais caracteres, avaliados em sete ambientes. Os valores das estimativas das covariâncias genéticas entre progênes e covariâncias fenotípicas foram próximos, a exemplo do que foi discutido anteriormente para as respectivas variâncias de cada caráter, ocasionando a pequena diferença entre os valores das correlações genéticas e fenotípicas. De forma geral, os caracteres com maiores valores das estimativas de coeficientes de correlação com a produção de grãos foram a prolificidade, como já mencionado, com $\hat{r}_G=0,88^{**}$ e $\hat{r}_F=0,82^{**}$, diâmetro de espiga, com $\hat{r}_G=0,63^{**}$ e $\hat{r}_F=0,62^{**}$ e profundidade de grão, com $\hat{r}_G=0,62^{**}$ e $\hat{r}_F=0,59^{**}$ (Tabela 9).

Os resultados apresentados acima possuem valores similares aos de outros trabalhos relatando estimativas de coeficientes de correlação genética envolvendo produção de grãos e seus componentes. Para os caracteres produção de grãos e prolificidade, coeficientes de correlação genética com valores superiores a 0,80 foram relatadas por vários autores (ORDAS; STUCKER, 1977; SALAZAR; HALLAUER, 1986; HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988; ARIAS; SOUZA JÚNIOR; TAKEDA, 1999; et al., 1999; ALVES; RAMALHO; SOUZA, 2002), enquanto as magnitudes das correlações genéticas entre produção de grãos e os caracteres peso de 500 grãos, comprimento de espigas, diâmetro de espigas, profundidade de grão e número de grãos por fileira foram similares às de outros trabalhos, que reportaram valores de $\hat{r}_G=0,05$ a 0,43 entre produção de grãos e peso médio do grão, de $\hat{r}_G=0,29$ a 0,76 entre produção de grãos e comprimento de espiga, de $\hat{r}_G=0,28$ a 0,60 entre produção de grãos e diâmetro de espiga, de $\hat{r}_G=0,15$ a 0,73 entre produção de grãos e profundidade de grão e de $\hat{r}_G=0,43$ a 0,73 entre produção de grãos e número de grãos por fileira (ORDAS; STUCKER, 1977; HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988; SALAZAR; HALLAUER, 1986; HOLTHAUS; LAMKEY, 1995; AUSTIN; LEE, 1998; ARIAS; SOUZA JÚNIOR; TAKEDA, 1999; AGUIAR, 2003). Para produção de grãos e número de fileiras, o valor do coeficiente de correlação genética apresentado neste estudo, $\hat{r}_G=0,62^{**}$, foi superior aos de outros trabalhos, que relataram valores inferiores a

$\hat{r}_G=0,24$ (HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988; SALAZAR; HALLAUER, 1986; HOLTHAUS; LAMKEY, 1995; ARIAS; SOUZA JÚNIOR; TAKEDA, 1999; AGUIAR, 2003).

As estimativas dos coeficientes de correlação envolvendo os componentes de produção variaram de $\hat{r}_G=-0,18^{ns}$ e $\hat{r}_F=-0,16^*$ entre comprimento de espigas e número de fileiras a $\hat{r}_G=0,81^{**}$ e $\hat{r}_F=0,80^{**}$ entre diâmetro de espiga e profundidade de grão. Como discutido anteriormente, os coeficientes de correlação genética e fenotípica apresentaram valores semelhantes. Como previsto, foram obtidos valores positivos de médios a altos para os coeficientes de correlação entre caracteres reconhecidamente relacionados entre si, como comprimento de espigas e número de grãos por fileira, com $\hat{r}_G=0,69^{**}$ e $\hat{r}_F=0,68^{**}$, e diâmetro de espigas e número de fileiras, com $\hat{r}_G=0,62^{**}$ e $\hat{r}_F=0,61^{**}$. Valores negativos de correlações foram constatados entre os caracteres comprimento de espigas e número de fileiras, mencionados anteriormente; peso de 500 grãos e número de grãos por fileira ($\hat{r}_G=-0,24^{ns}$; $\hat{r}_F=-0,22^{**}$); diâmetro de espiga e número de grãos por fileira ($\hat{r}_G=-0,05^{ns}$; $\hat{r}_F=-0,02^{ns}$); diâmetro de sabugo e número de grãos por fileira ($\hat{r}_G=-0,13^{ns}$; $\hat{r}_F=-0,09^{ns}$) e entre número de fileiras e de grãos por fileira ($\hat{r}_G=-0,13^{ns}$; $\hat{r}_F=-0,12^{ns}$).

Resultados acerca das correlações genéticas entre os componentes de produção em vários estudos apresentaram baixa similaridade com os resultados do presente trabalho. Estimativas reportadas na literatura para correlações genéticas entre prolificidade e os caracteres diâmetro de espiga, profundidade de grão e número de fileiras foram negativas, variando respectivamente de $\hat{r}_G=-0,56$ a $-0,08$, $\hat{r}_G=-0,36$ a $-0,05$ e $\hat{r}_G=-0,46$ a $-0,16$, enquanto as estimativas obtidas neste estudo foram todas positivas, com valores de $\hat{r}_G=0,26$, $\hat{r}_G=0,22$ e $0,08$, respectivamente. Para a correlação genética entre o peso médio de grão e os caracteres diâmetro de espiga e número de fileiras, as estimativas obtidas no presente trabalho, respectivamente, $\hat{r}_G=0,67^{**}$ e $\hat{r}_G=0,08^{ns}$, foram bem superiores às relatadas na literatura, que apresentaram magnitudes, respectivamente, em torno de $\hat{r}_G=0,20$ e inferiores a $\hat{r}_G=-0,33$.

Para os coeficientes de correlação genética entre prolificidade e comprimento de espiga ($\hat{r}_G=0,64^{**}$), comprimento e diâmetro de espiga ($\hat{r}_G=0,02^{ns}$) e entre comprimento de espiga e profundidade de grão ($\hat{r}_G=-0,01^{ns}$) foram constatadas na literatura estimativas de magnitudes semelhantes às deste estudo, entretanto os valores relatados são muito discrepantes, variando

respectivamente de $\hat{r}_G = -0,22$ a $0,92$, de $\hat{r}_G = -0,59$, a $0,11$ e de $\hat{r}_G = -0,93$ a $0,08$. Similaridade com os valores apresentados na literatura foi constatada para os coeficientes de correlação genética entre comprimento de espiga e número de fileiras ($\hat{r}_G = -0,18^{ns}$), comprimento de espiga e número de grãos por fileira ($\hat{r}_G = 0,69^{**}$) e diâmetro de espiga e número de fileiras ($\hat{r}_G = 0,62^{**}$), para os quais os valores reportados na literatura variaram respectivamente de $\hat{r}_G = -0,42$ a $-0,10$, de $\hat{r}_G = 0,55$ a $0,77$ e de $\hat{r}_G = 0,43$ a $0,64$ (ORDAS; STUCKER, 1977; SALAZAR; HALLAUER, 1986; HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988; AUSTIN; LEE, 1998; ARIAS; SOUZA JÚNIOR; TAKEDA, 1999; et al., 1999; AGUIAR, 2003).

O estudo das correlações é de grande importância em programas de melhoramento, uma vez que a seleção não é realizada considerando-se apenas um dado caráter isoladamente, mas é baseada em um conjunto de caracteres, sendo necessário conhecer as magnitudes das correlações genéticas entre eles para impedir alterações indesejáveis em alguns desses caracteres (VENCOVSKY; BARRIGA, 1992). Aplicações práticas do conhecimento da associação entre caracteres estão ligadas à estimativa da resposta correlacionada em um caráter X com a seleção praticada no caráter Y , sendo possível dessa forma estimar as magnitudes das respostas à seleção em diversos caracteres quando a seleção é praticada em outros, e também às estimativas de índices de seleção apropriados para a seleção de múltiplos caracteres simultaneamente (FALCONER; MACKAY, 1996; VENCOVSKY; BARRIGA, 1992).

2.3.5 Mapeamento de QTLs

Foram mapeados 24 QTLs para produção de grãos, 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). De acordo com as posições ocupadas pelos QTLs ao longo dos cromossomos não foram identificadas regiões de concentração de QTLs para produção de grãos, que ocorreram distribuídos aleatoriamente pelo genoma. Os QTLs mapeados nos cromossomos 4 e 9 ocuparam posições próximas às extremidades dos braços cromossômicos (Tabela 10).

Os efeitos aditivos (a) dos QTLs para produção de grãos variaram de $-1,5738$ a $3,2434$, enquanto os de dominância (d) variaram de $-1,2040$ a $2,3158$. Dezesete QTLs dos 24 mapeados para este caráter apresentaram efeitos de dominância de valores positivos, o que explica a elevada

depressão por endogamia da produção de grãos e também a ocorrência da heterose, uma vez que esses efeitos, em sua maioria, são unidirecionais, no sentido do aumento do valor genético do caráter. Os valores de $|d|/|a|$ para cada QTL indicaram a ocorrência de interações alélicas de diferentes tipos, sendo que sete QTLs apresentaram interação aditiva, seis apresentaram dominância parcial, quatro dominância completa e sete QTLs apresentaram sobredominância. O grau médio de dominância estimado para a produção de grãos considerando-se todos os QTLs mapeados foi igual a 0,69, o que indica ocorrência de dominância parcial. As linhagens parentais, L02-03D e L20-01F, contribuíram com o mesmo número de alelos favoráveis para o caráter, sendo 12 alelos provenientes de cada uma. Isso pode ser observado pelo sinal do efeito aditivo estimado para cada QTL, sendo o sinal positivo indicador de que a origem do alelo foi a linhagem de referência, nesse caso, a L02-03D.

A proporção da variância fenotípica (R_F^2) explicada pelos QTLs variou de 0,08% para o *qprod2f* a 7,47% para o *qprod3b*, enquanto a proporção da variância genética (R_G^2) variou de 0,09% a 8,61%, explicada, respectivamente, pelos mesmos QTLs. Em conjunto, os 24 QTLs detectados para produção de grãos explicaram 46,72% da variância fenotípica e 53,83% da variância genética do caráter (Tabela 10).

O número de QTLs mapeados para produção de grãos (24) foi o segundo maior dentre os trabalhos publicados para mapeamento de QTLs em milho, tanto em germoplasma temperado quanto tropical, somente inferior ao número de QTLs reportado por Lu; Romero-Severson e Bernardo (2003), que mapearam 28 QTLs para esse caráter. A maior parte dos trabalhos na literatura relatou a ocorrência de dominância parcial ou sobredominância como sendo mais frequentes para os QTLs mapeados para produção de grãos (BEAVIS; SMITH; FINCHER, 1994; AGRAMA; MOUSSA, 1996; RIBAUT et al., 1997; LU; ROMERO-SEVERSON; BERNARDO, 2003; SIBOV et al., 2003), sendo menor o número de trabalhos relatando maior frequência de dominância completa (STUBER; EDWARDS; WENDEL, 1987; VELDBOOM; LEE, 1994,1996). Neste estudo, além da dominância parcial (seis QTLs) e sobredominância (sete QTLs), também a interação alélica aditiva (sete QTLs) foi constatada na maioria dos QTLs mapeados para produção de grãos, o que apresenta discordância com os trabalhos publicados.

O grande número de QTLs para produção de grãos apresentando sobredominância relatados neste e em diversos outros trabalhos não era esperado, pois resultados oriundos de estimativas de componentes de variância genética e de análises de médias de gerações mostraram

que o grau médio de dominância deste caráter é de dominância completa (HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988). Isso pode ser explicado considerando-se o método estatístico-genético empregado no mapeamento, que admite apenas um QTL por intervalo. Desse modo, dois ou mais locos eventualmente localizados em um mesmo intervalo poderão ser mapeados como um único QTL, e caso esses locos possuam dominância parcial ou completa o efeito total pode ser equivalente ao da sobredominância (LU; ROMERO-SEVERSON; BERNARDO, 2003).

Na literatura, as estimativas de proporção da variância fenotípica da produção de grãos explicada para cada QTL mapeado são raramente superiores a 10%, em concordância com o que foi apresentado no presente trabalho, em que todos os QTLs apresentaram estimativas inferiores a esse valor. A proporção total da variância fenotípica explicada por todos os QTLs identificados para esse caráter, segundo dados da literatura, apresenta magnitudes quase sempre superiores a 20%, sendo o valor máximo relatado igual a 47,8% (VELDBOOM; LEE, 1994; AJMONE-MARSAN et al., 1995; RIBAUT et al., 1997; AUSTIN; LEE, 1998; AJMONE-MARSAN et al., 2001; SIBOV et al., 2003). Ao serem comparados os trabalhos existentes, é importante ressaltar a falta de consistência na identificação de QTLs devida em especial à diferença no germoplasma empregado, que fica bem ilustrada pela ocorrência, freqüentemente relatada na literatura (VELDBOOM; LEE, 1994; AJMONE-MARSAN et al., 1995, 2001; AUSTIN; LEE, 1998), de um QTL de grande efeito para produção de grãos, mapeado em estudos com material temperado, chegando a explicar até 35% da variação fenotípica desse caráter (VELDBOOM; LEE, 1994), localizado no cromossomo 6. Em pesquisas com material tropical não há relatos de QTLs localizados nesse cromossomo que possuam efeito pronunciado. No presente trabalho, dos 24 QTLs mapeados para produção de grãos, nenhum foi localizado no cromossomo 6, fato que novamente reflete a dificuldade encontrada ao se realizar as comparações propostas.

No mapeamento de QTLs para os componentes da produção de grãos, 19 QTLs foram mapeados para a prolificidade, distribuídos nos cromossomos 1 (um QTL), 2 (cinco QTLs), 3 (quatro QTLs), 4 (um QTL), 5 (quatro QTLs), 6 (dois QTLs) e 8 (dois QTLs). Não foram identificadas regiões de concentração de QTLs para este caráter, apesar dos dois QTLs localizados no cromossomo seis ocuparem posições bastante próximas no mesmo bin cromossômico. Os efeitos aditivos variaram de $-0,0243$ a $0,0212$, enquanto os de dominância variaram de $-0,0150$ a $0,0208$, sendo negativos para sete dos 19 QTLs. As interações alélicas predominantes foram de sobredominância, constatada em oito QTLs, e de dominância parcial, em seis QTLs, sendo também constatada interação alélica aditiva para três QTLs e de dominância completa para dois

QTLs. O grau médio de dominância indicou dominância parcial para o conjunto de QTLs mapeados para prolificidade. O número de QTLs favoráveis ao aumento do valor genético do caráter provenientes de cada linhagem parental foi aproximadamente o mesmo, sendo nove QTLs com origem na L20-01F e dez QTLs com origem na L 02-03D (Tabela 11).

As proporções das variâncias genéticas e fenotípicas explicadas pelos QTLs mapeados para o caráter prolificidade variaram respectivamente de 0,03% para o *qprol6b* a 8,21% para o *qprol5d* e de 0,02 a 6,04% para os mesmos QTLs. Considerando-se todos os QTLs mapeados para este caráter, as proporções das variâncias genéticas e fenotípicas explicadas foram 45,06% e 33,31%, respectivamente (Tabela 11).

Para o peso de 500 grãos foram mapeados 17 QTLs, localizados nos cromossomos 1 (dois QTLs), 2 (quatro QTLs), 3 (quatro QTLs), 4 (três QTLs), 5 (três QTLs) e 9 (um QTL). Três QTLs localizados no cromossomo dois, *qp500-2a*, *qp500-2b* e *qp500-2c* ocuparam posições próximas, entre 44,25 cM e 54,53 cM, no mesmo bin cromossômico, enquanto os demais QTLs distribuíram-se aleatoriamente pelo genoma. Os efeitos aditivos e de dominância variaram respectivamente de -3,8900 a 3,2699 e de -1,3823 a 3,3565, sendo constatadas interação alélica aditiva para três QTLs, de dominância parcial para oito QTLs, de dominância completa para três QTLs e de sobredominância para três QTLs. A maior parte dos QTLs favoráveis para o peso de 500 grãos foi proveniente da linhagem parental L20-01F, com 11 QTLs, enquanto seis QTLs foram provenientes da linhagem L02-03D (Tabela 12).

Os valores das proporções genéticas e fenotípicas explicadas pelos QTLs mapeados para o peso de 500 grãos variaram de 0,45% para o *qp500-4c* a 9,20% para o *qp500-3b* e de 0,41% a 8,39%, respectivamente, para os mesmos QTLs. As proporções das variâncias genética e fenotípica explicadas pelo conjunto de QTLs mapeados para este caráter foram de 50,33% e de 45,90%, respectivamente (Tabela 12).

No mapeamento de QTLs para os caracteres relacionados às dimensões da espiga foram constatados 18 QTLs para comprimento de espiga, 17 QTLs para diâmetro de espiga, 14 QTLs para diâmetro de sabugo e 16 QTLs para profundidade de grão, distribuídos nos dez cromossomos. Para cada caráter, a distribuição dos QTLs foi aleatória, não ocorrendo QTLs agrupados em regiões genômicas específicas. As interações alélicas constatadas foram de sobredominância para o comprimento de espiga, diâmetro de sabugo e profundidade de grão e de dominância completa para diâmetro de espiga. Os QTLs mapeados para o diâmetro de sabugo apresentaram dominância parcial (seis QTLs) e sobredominância (oito QTLs). A origem da maior

parte dos QTLs favoráveis para os caracteres comprimento de espiga (14 QTLs), diâmetro de espiga (dez QTLs) e diâmetro de sabugo (12 QTLs) foi a linhagem L20-01F, sendo a L02-03D origem da maior parte dos QTLs favoráveis ao caráter profundidade de grão (nove QTLs). Os QTLs mapeados explicaram, respectivamente, 60,64% e 52,99% das variâncias genéticas e fenotípicas do caráter comprimento de espigas, 69,42% e 65,39% para diâmetro de espiga, 28,55% e 26,27% para diâmetro de sabugo e 68,13% e 62,37% para profundidade de grão (Tabelas 13 a 16).

Para o caráter número de fileiras foram mapeados 14 QTLs, distribuídos nos cromossomos 1 (dois QTLs), 2 (um QTL), 3 (cinco QTLs), 4 (dois QTLs), 9 (três QTLs) e 10 (um QTL) não sendo constatadas regiões genômicas de concentração de QTLs. Os efeitos aditivos variaram de -0,2632 a 0,0519 e os de dominância variaram de -0,4226 a 0,4018. Para dez dos 14 QTLs mapeados para este caráter foi constatada sobredominância, enquanto um QTL apresentou dominância parcial e três QTLs apresentaram dominância, não ocorrendo QTLs com interação alélica aditiva para este caráter. A quase totalidade dos QTLs favoráveis para o caráter número de fileiras, correspondente a 12 QTLs, foi proveniente da linhagem parental L20-01F, enquanto apenas dois QTLs foram provenientes da linhagem L02-03D (Tabela 17).

A proporção da variância genética explicada pelos QTLs variou de 0,74% para o QTL *qnfil9a* a 6,90% para o *qnfil4a*, e a proporção da variância fenotípica explicada pelos respectivos QTLs variou de 0,70% a 6,52%. Para o conjunto de QTLs, os valores correspondentes foram de 49,65% e 47,13% para as proporções das variâncias genéticas e fenotípicas, respectivamente (Tabela 17).

Foram mapeados 15 QTLs para o caráter número de grãos por fileira, localizados nos cromossomos 1 (quatro QTLs), 2 (cinco QTLs), 3 (um QTL), 4 (dois QTLs), 5 (um QTL) e 6 (dois QTLs), não havendo regiões de concentração de QTLs. Os efeitos aditivos e de dominância variaram respectivamente de -0,8332 a 0,6604 e de -0,8491 a 0,9328, ocorrendo interação alélica aditiva para quatro QTLs, de dominância parcial para três QTLs, dominância completa para um QTL e de sobredominância para sete QTLs. A origem de dez dos 15 QTLs favoráveis para o aumento do valor genético do número de grãos por fileira foi a linhagem parental L20-01F, enquanto cinco QTLs foram provenientes da linhagem L02-03D (Tabela 18).

As proporções das variâncias genéticas explicadas pelos QTLs variaram de 0,09% para o QTL *qngfil1c* a 8,59% para o *qngfil3*, e as proporções da variâncias fenotípicas explicadas pelos respectivos QTLs variaram de 0,08% a 7,60%. Os valores das variâncias genéticas e fenotípicas

explicadas pelo conjunto de QTLs mapeados para o número de grãos por fileira foram de 54,00% e 47,77%, respectivamente (Tabela 18).

O número de QTLs mapeados no presente trabalho para cada um dos componentes de produção de grãos em milho foi o maior dentre os relatados na literatura tanto em germoplasma temperado quanto tropical. Para a maior parte dos componentes de produção de grãos, sendo eles comprimento de espiga, diâmetro de sabugo, profundidade de grão e número de fileiras foi constatada sobredominância. No caso do caráter profundidade de grão, foi estimado efeito aditivo de magnitude muito baixa para o QTL *qprof1b*, 6×10^{-6} (g planta⁻¹)², e com isso o grau de dominância observado para esse QTL foi bastante alto, o que determinou a ocorrência de sobredominância para o caráter.

Os QTLs cujos efeitos explicaram as maiores proporções das variâncias genéticas e fenotípicas foram mapeados para o diâmetro de espigas, com valores, respectivamente, de 13,18% e 12,42% para o QTL *qde3b* e de 12,19% e 11,49%, para o QTL *qde3c*. Para os demais caracteres esses valores foram em geral inferiores a 10%. Contribuições individuais de QTLs para a variância fenotípica relacionada à maioria dos componentes de produção avaliados neste trabalho foram apresentadas por Veldboom e Lee (1994), que relataram altos valores em vários casos, como 24% da variância fenotípica atribuída a um dos QTLs mapeados para prolificidade, 35% para um QTL controlando o comprimento de espiga, 24% para um QTL controlando diâmetro de espiga, 34% para apenas um QTL atuando no controle do caráter diâmetro de sabugo e 30% para outro QTL controlando profundidade de grão. O maior valor da proporção fenotípica atribuída a apenas um QTL, 41%, foi observado para o caráter número de fileiras. Em conjunto, QTLs mapeados para componentes de produção de grãos, segundo relatos da literatura, foram responsáveis por até 71% da variância fenotípica, reportados para o diâmetro de espiga, 67% relatados para diâmetro de sabugo e 64% para o comprimento de espiga (VELDBOOM; LEE, 1994; AUSTIN; LEE, 1998).

Quanto à origem dos alelos favoráveis para a expressão de cada componente de produção observou-se que, dos 130 QTLs mapeados para o conjunto dos componentes, 84 (64,62%) foram correspondentes ao parental L20-01F, enquanto apenas 46 (35,38%) originaram-se do parental L02-03D. As maiores discrepâncias foram verificadas para os caracteres diâmetro de sabugo e número de fileiras, nos quais apenas 2 dos 14 QTLs mapeados originaram-se da linhagem L02-03D. Esse parental foi predominante na contribuição de alelos favoráveis apenas para os caracteres prolificidade e profundidade de grão.

Os QTLs mapeados para produção de grãos e todos os seus componentes ocorreram distribuídos pelo genoma, ou seja, não houve regiões específicas com concentração de QTLs para um único caráter. Esse resultado coincide com os relatados em trabalhos de mapeamento de QTLs para esses caracteres em milho (BEAVIS et al., 1994; VELDBOOM; LEE, 1994; RIBAUT et al., 1997; KOZUMPLIK et al., 1996; VELDBOOM; LEE, 1996; AJMONE-MARSAN et al., 2001; SIBOV et al., 2003).

Os valores dos níveis de significância, ou limites críticos, obtidos para os *TRVs* na determinação dos efeitos dos QTLs e da interação QTLs x ambientes variaram de acordo com o caráter, em função do número de ambientes em que cada um deles foi avaliado. Para produção de grãos e prolificidade, o valor correspondente ao teste para a presença do QTL no mapeamento conjunto dos vários ambientes foi igual a 29,84, enquanto que, para a ocorrência da interação QTLs x ambientes, o valor foi de 26,37. Para os demais caracteres, avaliados em sete ambientes, os valores foram iguais a 26,37 e 22,68, respectivamente, para efeito dos QTLs e da interação. Para a verificação da presença do QTL nas análises por ambiente, o valor do limite crítico foi 5,99, empregado para todos os caracteres.

No presente trabalho, os valores dos limites críticos possuem magnitude muito superior aos relatados até então para o mapeamento de QTLs na cultura do milho. Em termos de “LOD score”, as magnitudes observadas no mapeamento dos caracteres produção de grãos e prolificidade chegam a 6,48 e 5,72 para os efeitos do QTL e da interação, respectivamente. Para os demais caracteres, os valores são iguais a 5,72 para a presença dos QTLs a 4,92 para efeito da interação. A maior parte dos trabalhos existentes utilizam “LOD’s” iguais a 3 ou até inferiores, raramente excedendo esse valor. Essa discrepância é decorrente da metodologia utilizada na estimativa do limite crítico empregada neste estudo, referente ao procedimento descrito por Vieira et al., (2000), em que o valor é obtido da curva de χ^2 com número de graus de liberdade referentes ao número de parâmetros estimados na análise. Por sua vez, o número de parâmetros é função do número de ambientes utilizados que, caso seja elevado, pode acarretar aumento do valor do limite crítico, como observado anteriormente. Isso se constitui em uma vantagem do ponto de vista da confiabilidade do mapeamento, pela precisão da análise realizada em múltiplos ambientes e pelo rigor no teste da presença do QTL.

2.3.6 Comparações entre os QTLs mapeados e os reportados na literatura

Foi verificada a correspondência entre os QTLs mapeados no presente trabalho e os descritos na literatura, de acordo com as respectivas posições nos bins cromossômicos. Para o genoma do milho encontra-se disponível um extenso banco de dados (<http://www.maizegdb.org>), que inclui as posições de marcadores de diferentes tipos em todos os cromossomos. Deve-se enfatizar que a constatação de que dois ou mais QTLs reportados em diferentes trabalhos estão localizados no mesmo bin cromossômico é apenas um indício de que se tratem do mesmo QTL.

Para produção de grãos foram encontrados na literatura relatos sobre 20 QTLs localizados em bins coincidentes àqueles apresentados neste estudo. Vários QTLs relatados em diferentes trabalhos foram localizados, entretanto, no mesmo bin. Essa coincidência foi observada em diversos cromossomos, sendo dois QTLs verificados no mesmo bin ocupado pelo QTL *qprod1* (RIBAUT et al., 1997; MELCHINGER; UTZ; SCHON, 1998); um posicionado no mesmo bin ocupado pelos QTLs *qprod2a* e *qprod2b* (MELCHINGER; UTZ; SCHON, 1998); um QTL no bin correspondente ao *qprod2c* (SIBOV et al., 2003); cinco no mesmo bin do *qprod3d* (AGRAME; MOUSSA, 1996; AJMONE-MARSAN et al., 1996; AUSTIN; LEE, 1998; MELCHINGER; UTZ; SCHON, 1998) e três QTLs no mesmo bin ocupado por *qprod5a* (BEAVIS et al., 1994; VELDBOOM; LEE, 1996; MELCHINGER; UTZ; SCHON, 1998). No cromossomo 8 verificou-se o maior número de coincidências, sendo um QTL no mesmo bin ocupado pelo *qprod8a* (RIBAUT et al., 1997), três no mesmo bin do *qprod8b* (AGRAME; MOUSSA, 1996; MELCHINGER; UTZ; SCHON, 1998; SIBOV et al., 2003) e mais três no bin correspondente ao *qprod8c* (BEAVIS et al., 1994; MELCHINGER; UTZ; SCHON, 1998; SIBOV et al., 2003). No cromossomo 9 foi encontrado um QTL ocupando o mesmo bin correspondente a *qprod9a* e *qprod9b* (BEAVIS et al., 1994).

Em relação ao número de QTLs já mapeados para produção de grãos, a maior parte deles em germoplasma temperado, o número de regiões de coincidência para a localização dos QTLs pode ser considerado baixo. Dos 24 QTLs mapeados para esse caráter, apenas 11 foram localizados em bins coincidentes em relação a QTLs mapeados em outros trabalhos, uma vez que dos 20 QTLs para produção de grãos identificados na literatura como sendo localizados em bins coincidentes aos de QTLs relatados no presente trabalho, vários foram localizados em um mesmo bin. Para o milho de origem tropical o número de regiões de coincidência para a localização de

QTLs é ainda menor, sendo que nesse caso a principal razão é a escassez de trabalhos publicados na área.

A comparação das posições dos QTLs mapeados neste e em outros trabalhos, seguindo-se o critério da coincidência dos bins, conforme já especificado, foi realizada também para os componentes da produção de grãos. Para a prolificidade, foi constatada coincidência para três QTLs relatados na literatura, dois deles no mesmo bin ocupado pelo *qprol3c* (VELDBOOM; LEE; WOODMAN, 1994; VELDBOOM; LEE, 1996) e um no mesmo bin do *qpro8b* (AUSTIN; LEE, 1996). Para o comprimento de espiga, houve coincidência para oito QTLs, sendo um no mesmo bin dos QTLs *qce1a* e *qce1b* (AUSTIN; LEE, 1998), um no mesmo bin do *qce1e* (AUSTIN; LEE, 1996), um no mesmo bin do *qce2b* (AUSTIN; LEE, 1998), um no mesmo bin dos QTLs *qce2c* e *qce2d* (AUSTIN; LEE, 1996), um no mesmo bin dos QTLs *qce3b* e *qce3c* (AUSTIN; LEE, 1998), dois no mesmo bin do *qce8* (ABLER; EDWARDS; STUBER, 1991) e um no mesmo bin ocupado pelo *qce9* (ABLER; EDWARDS; STUBER, 1991). Para o caráter diâmetro de espigas foi constatado o maior número de coincidências para posições de QTLs relatados na literatura, sendo dez QTLs, dois deles localizados no mesmo bin do *qde3c* (VELDBOOM; LEE; WOODMAN, 1994; AUSTIN; LEE, 1998), um no mesmo bin do *qde4a* (AUSTIN; LEE, 1996), cinco no mesmo bin do *qde7* (BEAVIS et al., 1994; VELDBOOM; LEE; WOODMAN, 1994; AUSTIN; LEE, 1996; VELDBOOM; LEE, 1996; AUSTIN; LEE, 1998), um no mesmo bin do *qde9a* (AUSTIN; LEE, 1998) e um no mesmo bin ocupado pelo *qde9b* (VELDBOOM; LEE, 1996).

Em relação ao caráter diâmetro de sabugo, houve coincidência para as posições de seis QTLs relatados na literatura, sendo um no mesmo bin do *qds1a* (VELDBOOM; LEE, 1996), um no mesmo bin do *qds1d* (AUSTIN; LEE, 1996), um no mesmo bin do *qds2a* (AUSTIN; LEE, 1996), um no mesmo bin do *qds2b* (AUSTIN; LEE, 1996) e dois no mesmo bin do *qds2c* (VELDBOOM; LEE; WOODMAN, 1994; VELDBOOM; LEE, 1996). Para profundidade de grão houve coincidência para as posições de quatro QTLs, um localizado no mesmo bin ocupado pelo *qprof1a*, (VELDBOOM; LEE, 1996), dois no mesmo bin do *qprof3* (VELDBOOM; LEE; WOODMAN, 1994; VELDBOOM; LEE, 1996) e um no mesmo bin do *qprof9c* (AUSTIN; LEE, 1996). Para o caráter número de fileiras, o número de QTLs na literatura em posições coincidentes em relação aos mapeados neste trabalho foi o menor dentre todos os caracteres, apenas três QTLs, dois no mesmo bin do *qnfil2* (VELDBOOM; LEE, 1996; VELDBOOM et al., 1996) e um no mesmo bin do *qnfil3a* (AUSTIN; LEE, 1996).

Não foram encontrados na literatura relatos de QTLs em posições coincidentes para os caracteres número de grãos por fileira e peso de 500 grãos. Com relação a este último, entretanto, existem trabalhos em que se avalia amostra um pouco menor de grãos das espigas tomando-se, no caso, o peso de 300 grãos. Visto que tal diferença na avaliação do peso médio do grão pode não ser significativa para efeito de mapeamento, foi realizada a análise de correspondência entre os QTLs mapeados para o peso de 500 grãos e para o peso de 300 grãos, presente em diversos estudos. Nesse caso, foram encontrados na literatura nove QTLs localizados em bins coincidentes àqueles apresentados na Tabela 12 (GOLDMAN; ROCHEFORD; DUDLEY, 1993; VELDBOOM; LEE; WOODMAN, 1994; AUSTIN; LEE, 1996, 1998; VELDBOOM; LEE, 1996).

Depreende-se que o número verificado de QTLs com indícios de que sejam os mesmos, detectados, entretanto, em populações distintas, pode ser considerado pequeno para os componentes de produção analisados. Deve ser enfatizado o fato de que existem poucos trabalhos realizados envolvendo o mapeamento de QTLs para esses caracteres, mesmo em milho de origem temperada.

A correspondência entre QTLs mapeados em diferentes trabalhos é determinada por alguns fatores, que serão descritos a seguir. Os QTLs apresentados neste trabalho referem-se a material de origem tropical, muito diferente do germoplasma de origem temperada, utilizado na maioria dos estudos publicados. Assim, a diferença no material genético das populações utilizadas em diferentes trabalhos poderá determinar o mapeamento de QTLs distintos para um mesmo caráter. Além disso, as várias metodologias de mapeamento existentes, empregadas em diversos trabalhos, utilizam modelos de análise muito distintos, e conseqüentemente diferem bastante no poder de detecção e na precisão das estimativas dos efeitos e posições dos QTLs. Essas diferenças são ainda incrementadas pelo tipo, número e distribuição dos marcadores utilizados na obtenção do mapa genético em questão, tamanho da população utilizada, delineamento genético empregado, uma vez que se pode fazer uso, por exemplo, de populações F_2 , de retrocruzamentos ou linhagens recombinantes. Outro fator a ser considerado é a ocorrência da interação QTLs x ambientes, pois nesse caso o QTL mapeado em dado ambiente pode não se expressar em um ambiente diferente, o que reduz a coincidência de QTLs mapeados em diferentes estudos, que utilizam ambientes distintos (BEAVIS, 1994; LEE, 1995).

É necessário destacar a vantagem do emprego do mapeamento por intervalo composto (CIM) expandido para múltiplos ambientes (JIANG; ZENG, 1995), em relação às demais

metodologias. Austin e Lee (1998) relataram ganho obtido em precisão e conseqüentemente em número de QTLs detectados ao se utilizar o CIM (ZENG, 1994) com as médias do caráter em vários ambientes, em relação à utilização do CIM por ambiente. Segundo os autores, com a utilização da média do caráter em diversos ambientes há maior representatividade dos efeitos dos QTLs, em relação aos resultados obtidos na análise de cada ambiente, separadamente. Seguindo essa idéia, precisão ainda maior é esperada com o uso do CIM para vários ambientes, ou mCIM (JIANG; ZENG, 1995), uma vez que os valores fenotípicos das linhagens ou progênies em cada um deles são considerados simultaneamente, e é possível quantificar a interação QTLs x ambientes. Com isso, maior número de QTLs pode ser identificado, especialmente tratando-se daqueles de menor efeito (RIBAUT et al., 1997). O uso dessa metodologia associado à quantidade e diversidade de ambientes fez com que o número de QTLs mapeados para produção de grãos em milho no presente trabalho estivesse dentre os maiores em relação a todos os pesquisados, como se poderia pressupor.

2.3.7 Análise das posições coincidentes de QTLs mapeados para diferentes caracteres

Foram identificadas 44 regiões genômicas apresentando coincidências entre as posições dos QTLs mapeados para os diferentes caracteres avaliados. As regiões de coincidência ocorreram nos cromossomos 1 (cinco regiões), 2 (12 regiões), 3 (nove regiões), 4 (quatro regiões), 5 (cinco regiões), 6 (duas regiões), 8 (três regiões), 9 (três regiões) e 10 (uma região), não sendo observadas somente no cromossomo 7, no qual apenas um QTL foi mapeado. O alto número de regiões de coincidência presente nos diversos cromossomos ocorre devido à distribuição dos QTLs identificados para todos os caracteres por todo o genoma, como já mencionado (Tabela 19).

Nas regiões de coincidência foram localizados QTLs mapeados para até seis caracteres, entretanto, na maior parte dessas regiões, 61,36%, foi constatada coincidência para a posição de QTLs mapeados para apenas dois caracteres. As regiões em que foram identificadas coincidências para a posição de QTLs mapeados para o maior número de caracteres ocorreram no cromossomo 3, sendo elas a região entre 33,02 cM e 60,02 cM, que corresponde ao intervalo entre os marcadores *umc1025* e *phi053*, em que foram localizados seis QTLs, mapeados para os caracteres produção de grãos (*qprod3b*), prolificidade (*qprol3b*), peso de 500 grãos (*qp500-3a*), comprimento (*qce3b*) e diâmetro (*qde3b*) de espiga e profundidade de grão (*qprof3*), e também a

região entre 60,22 cM e 85,22 cM, correspondendo ao intervalo entre os marcadores *phi053* e *phi073*, em que foram localizados cinco QTLs, mapeados para os caracteres produção de grãos (*qprod3c*), prolificidade (*qprol3c*), peso de 500 grãos (*qp500-3b*), comprimento (*qce3c*) e diâmetro (*qde3c*) de espiga.

Foram constatados QTLs mapeados em posições coincidentes para produção de grãos e todos os seus componentes. Dos 24 QTLs mapeados para produção de grãos, 18 (75,00%) foram localizados em coincidência com pelo menos um QTL mapeado para os componentes da produção. Os QTLs *qprod3b* e *qprod3c* já foram mencionados acima, localizados juntamente com QTLs mapeados para cinco e quatro componentes da produção, respectivamente. Dois QTLs para produção de grãos apresentaram coincidência com as posições de QTLs para três componentes da produção, sendo eles o *qprod4c*, a 256, 12 cM no cromossomo 4, localizado na mesma região em que foram mapeados QTLs para o peso de 500 grãos (*qp500-4c*), diâmetro de sabugo (*qds4*) e número de fileiras (*qnfil4b*), e o *qprod5a*, a 42,63 cM no cromossomo 5, localizado na mesma região em que foram mapeados QTLs para o diâmetro de espiga (*qde5a*), profundidade de grão (*qprof5a*) e número de grãos por fileira (*qngfil5*). Quanto aos demais QTLs mapeados para produção de grãos, houve coincidência para as posições de QTLs para um ou dois componentes da produção (Tabela 19).

O caráter com maior número de QTLs localizados em posições coincidentes com os da produção de grãos foi a prolificidade, com nove QTLs. As posições de diversos QTLs mapeados para esses caracteres foram bastante próximas, como é o caso do *qprod2c* (82,79 cM) e *qprol2c* (81,79 cM), *qprod3a* (20,72 cM) e *qprol3a* (21,72 cM), *qprod3c* (80,22 cM) e *qprol3c* (83,22 cM), *qprod5c* (121,19 cM) e *qprol5d* (118,19 cM) e *qprod8a* (16,83 cM) e *qprol8a* (22,83 cM), chegando a ser coincidentes para os QTLs *qprod1* e *qprol1* (270,67 cM), *qprod2b* e *qprol2b* (70,23 cM) e *qprod2f* e *qprol2e* (180,09 cM). Para os caracteres peso de 500 grãos, comprimento e diâmetro de espiga foram mapeados cinco QTLs em posições coincidentes com os da produção de grãos. Para o diâmetro de sabugo e o número de grãos por fileira essa coincidência foi constatada para três QTLs, enquanto para os caracteres profundidade de grão e número de fileiras esse número foi menor, dois e um QTLs, respectivamente.

Foram constatadas 26 regiões de coincidência para as posições de QTLs mapeados para os componentes de produção. Em quatro dessas regiões, foram mapeados QTLs para quatro caracteres, sendo elas a região entre 50,53 cM e 58,53 cM no cromossomo 2, no intervalo entre os marcadores *umc 1227* e *mmc 111*, com QTLs para prolificidade (*qprol2a*), peso de 500 grãos

(qp500-2c), diâmetro de sabugo (qds2a) e número de fileiras (qnfil2); a região entre 197,80 cM e 217,80 cM no cromossomo 3, intervalo entre os marcadores umc 1052 e umc 1594, com QTLs para o peso de 500 grãos, (qp500-3c), diâmetro de espiga (qde3f), diâmetro de sabugo (qds3b) e número de fileiras (qnfil3d); a região entre 219,81 cM e 238,81 cM, também no cromossomo 3, intervalo entre os marcadores umc 1639 e umc 1641, com QTLs para prolificidade (qprol3d), peso de 500 grãos (qp500-3d), diâmetro de sabugo (qds3c) e número de fileiras (qnfil3e) e a região entre 58,74 cM e 72,74 cM, no intervalo entre os marcadores bnlg 1208 e mmc 0282, no cromossomo 5, com QTLs mapeados para os caracteres prolificidade (qprol5b), peso de 500 grãos (qp500-5a), diâmetro de espiga (qde5b) e profundidade de grão (qprof5c). Nas demais regiões de coincidência foram mapeados QTLs para dois ou três componentes da produção de grãos.

O maior número de QTLs em regiões coincidentes ocorreu entre os caracteres peso de 500 grãos e diâmetro de espiga, peso de 500 grãos e diâmetro de sabugo e diâmetro de espiga e número de fileiras, com seis QTLs em cada caso. Coincidências para as posições de cinco QTLs foram constatadas entre os caracteres prolificidade e peso de 500 grãos, peso de 500 grãos e número de fileiras e entre diâmetro de espiga e profundidade de grão, e para as posições de quatro QTLs entre os caracteres prolificidade e comprimento de espiga, peso de 500 grãos e profundidade de grão, comprimento e diâmetro de espiga e entre diâmetro de sabugo e número de fileiras. Apenas para os caracteres número de fileiras e número de grãos por fileira não houve QTLs localizados nas mesmas regiões genômicas.

Dos 19 QTLs mapeados para prolificidade, 13 (68,42%) localizaram-se em posições coincidentes às de pelo menos um QTL mapeado para outro caráter. Para o peso de 500 grãos, essa coincidência ocorreu para todos os 17 QTLs mapeados, ou seja, todos os QTLs para o peso de 500 grãos foram localizados em posições coincidentes às de pelo menos um QTL mapeado para outro caráter, resultado que reflete a complexidade da expressão do peso de 500 grãos, que corresponde a uma estimativa do peso médio do grão e é considerado um dos componentes diretos e de grande importância para a produção de grãos (LENG, 1954; OTTAVIANO, CAMUSSI, 1981). Para os componentes de produção relacionados às dimensões da espiga, as coincidências com as posições de QTLs de outros caracteres ocorreram para 13 dos 18 QTLs mapeados para o comprimento de espiga (72,22%), 14 dos 17 QTLs mapeados para o diâmetro de espiga (82,35%), 11 dos 14 QTLs mapeados para o diâmetro de sabugo (78,57%) e nove dos 16 QTLs mapeados para profundidade de grão (56,25%), que foi a menor proporção dentre todos os caracteres. Para o número de fileiras ocorreu o segundo maior número de coincidências para as posições de QTLs de

outros caracteres, que foi de 12 QTLs em 14 mapeados (85,71%), enquanto para o número de grãos por fileira essa proporção foi de nove em 15 QTLs mapeados (60,00%).

O número de QTLs localizados em posições coincidentes para dois caracteres foi, de forma geral, correspondente aos valores do coeficiente de correlação genética entre esses caracteres. Para a produção de grãos e prolificidade, que apresentaram o maior número de QTLs em posições coincidentes, como mencionado, foi constatado valor de coeficiente de correlação genética ($\hat{r}_G = 0,88^{**}$). Para os caracteres peso de 500 grãos, comprimento e diâmetro de espiga, cujos coeficientes de correlação genética com a produção de grãos foram de valores médios a altos, respectivamente iguais a $\hat{r}_G = 0,48^{**}$, $\hat{r}_G = 0,59^{**}$ e $\hat{r}_G = 0,63^{**}$, foram constatados cinco QTLs mapeados em posições coincidentes aos deste caráter. O coeficiente de correlação genética entre produção de grãos e número de grãos por fileira foi de magnitude semelhante aos mencionados anteriormente, $\hat{r}_G = 0,59^{**}$, entretanto apenas três QTLs mapeados para cada um desses caracteres foram localizados em posições coincidentes (Tabelas 9 e 20).

Com relação aos componentes da produção de grãos, valores do coeficiente de correlação genética de médios a altos foram constatados para caracteres com maior quantidade de QTLs em posições coincidentes no caso do peso de 500 grãos e diâmetro de espiga, peso de 500 grãos e diâmetro de sabugo e também diâmetro de espiga e número de fileiras, caracteres entre os quais os coeficientes de correlação genética foram de $\hat{r}_G = 0,67^{**}$, $\hat{r}_G = 0,45^{**}$, e $\hat{r}_G = 0,62^{**}$, respectivamente, havendo seis QTLs para cada caráter localizados nas mesmas regiões genômicas. Entre os caracteres diâmetro de espiga e profundidade de grão foi estimado o segundo maior valor de coeficiente de correlação genética, $\hat{r}_G = 0,59^{**}$, enquanto o número de QTLs mapeados nas mesmas regiões genômicas para esses caracteres também foi o segundo maior, cinco QTLs. Para alguns caracteres, entretanto, a correspondência entre coeficiente de correlação genética e número de QTLs em regiões genômicas coincidentes não foi constatada, como no caso dos caracteres diâmetro de espiga e de sabugo, em que a correlação genética e o número de QTLs localizados nas mesmas regiões foram iguais, respectivamente, a $\hat{r}_G = 0,79^{**}$, e 1 QTL, e também dos caracteres comprimento de espiga e número de grãos por fileira, com $\hat{r}_G = 0,69^{**}$, e 2 QTLs.

Em geral poucos QTLs foram mapeados nas mesmas regiões para os diversos caracteres. Como tais caracteres são geneticamente correlacionados, seria esperado que o número de QTLs em regiões coincidentes fosse maior. Uma explicação para esse fato é que o modelo utilizado pelo

mCIM pressupõe a ocorrência de apenas um QTL por intervalo, que pode, entretanto, conter um ou mais locos, sobretudo se possuir grande extensão. Assim, em um mesmo intervalo, dois locos afetando dois caracteres simultaneamente podem ter efeitos positivos para um dos caracteres, e um dos locos apresentar efeito positivo para um caráter e efeito negativo para o outro, resultando em cancelamento ou baixa magnitude dos efeitos resultantes para um dos caracteres. Dessa forma, seria mapeado apenas um QTL para um dos caracteres neste intervalo. Uma forma de suplantar essa situação seria adicionar maior número de marcadores saturando o mapa genético e assim separar os locos mapeados como um único QTL.

A interpretação genética das coincidências relatadas para as posições dos QTLs para diferentes caracteres refere-se à possível ocorrência de efeito pleiotrópico ou de ligação gênica entre os QTLs correspondentes. Portanto, os resultados apresentados são indícios de que os QTLs mapeados em posições coincidentes para diferentes caracteres correspondam na verdade a um QTL apenas, com efeito pleiotrópico sobre esses caracteres, ou então da ocorrência de diversos QTLs ligados, cada um controlando um caráter diferente. Há também a possibilidade de que pleiotropia e ligação gênica ocorram simultaneamente, para diferentes QTLs, especialmente nas regiões genômicas com maior número de QTLs mapeados (Tabela 19).

2.3.8 Interação QTLs x ambientes

Constatou-se efeito da interação QTLs x ambientes para todos os 24 QTLs mapeados para produção de grãos. Isso significa que cada um dos QTLs mapeados apresentou efeitos não coincidentes nos vários ambientes, manifestando em ao menos um deles efeito de magnitude bastante discrepante em relação aos demais, ou mesmo não manifestando efeito em alguns dos ambientes analisados. Os resultados envolvendo o efeito da interação entre QTLs e ambientes vêm de acordo com aqueles obtidos pela análise conjunta efetuada para esse caráter, na qual constatou-se efeito altamente significativo para interação progênies x ambientes, ou seja, a variação da expressão dos QTLs nos diferentes ambientes determinou a performance não coincidente das progênies para a produção de grãos nesses mesmos ambientes.

Foram detectados QTLs para produção de grãos em todos os nove ambientes empregados na avaliação. Na E. E. Areão em 2001/2002, foi constatada a expressão de maior número deles, nove QTLs, e o menor número foi observado na E. E. Depto. Genética, em

2002/2003 e em 2003/2004, com cinco QTLs. Nos demais ambientes o número de QTLs observado variou entre seis e oito. Diversos QTLs apresentaram expressão em vários ambientes simultaneamente, com destaque para dois deles, mapeados no cromossomo 5, que foram o *qprod5b*, detectado em seis ambientes, e o *qprod5c*, detectado em sete ambientes. Apenas sete QTLs, menos de um terço do total observado para produção de grãos, manifestaram-se em apenas um ambiente, sendo três deles correspondentes àqueles detectados no cromossomo 4.

É importante observar, nesse ponto, a baixa correspondência existente entre o número e efeitos dos QTLs detectados em cada ambiente e as respectivas médias de produção de grãos. Na E. E. Areão, em 2001/2002, em que foi mapeado o maior número de QTLs, foi constatada a terceira menor média para esse caráter em relação aos nove ambientes empregados. O ambiente cuja média de produção de grãos foi a mais elevada, a E. E. Depto. Genética em 2003/2004, foi um dos que apresentaram expressão do menor número de QTLs, apenas cinco. Na E. E. Anhemi, em 2003/2004, foi constatada a menor média de produção de grãos, entretanto nesse ambiente foram detectados sete QTLs. Ressalta-se ainda que os QTLs explicando as maiores proporções das variâncias genética e fenotípica do caráter, que são estimadas de acordo com as magnitudes de seus efeitos, como é o caso de *prod3b*, *prod3c*, *prod5c*, e *prod8a*, manifestaram expressão tanto nos ambientes em que foram observadas as maiores quanto as menores médias de produção de grãos. Por sua vez, QTLs como *prod8c* e *prod8d*, que explicaram proporções muito baixas dessas variâncias, foram mapeados no ambiente com a maior produção. Para o esclarecimento de todos esses resultados deve-se levar em consideração o fato de que somente parte dos QTLs para produção de grãos foi detectada e o expressivo efeito constatado para a interação QTLs x ambientes.

Foi constatado efeito da interação QTLs x ambientes para 17 dos 19 QTLs (89,47%) mapeados para prolificidade. Os QTLs *qprol2a*, *qprol2b*, *qprol2c* e *qprol3b* foram os que manifestaram expressão em um número maior de ambientes, três dentre os nove utilizados. O ambiente com maior número de QTLs mapeados para prolificidade foi a E. E. Areão em 2001/2002, com seis QTLs, enquanto apenas dois QTLs foram mapeados na E. E. Depto de Genética em 2002/2003. Para o peso de 500 grãos, em 13 dos 17 QTLs mapeados (76,47%) foi detectado efeito da interação QTLs x ambientes. Foi constatado efeito de um mesmo QTL em grande número de ambientes para este caráter, como o *qp500-5a* e o *qp500-5b*, que manifestaram expressão em seis ambientes, o *qp500-4a* em cinco ambientes e o *qp500-5c* em quatro dos sete ambientes utilizados.

Para os caracteres relativos às dimensões da espiga, o efeito da interação QTLs x ambientes foi detectado, respectivamente, em 16 dos 18 QTLs mapeados para o comprimento de espiga (88,89%), dez dos 17 QTLs mapeados para diâmetro de espiga (58,82%), em 14 QTLs mapeados para o diâmetro de espiga (100%) e em oito dos 16 QTLs mapeados para profundidade de grão (50%). Os QTLs *qds1a*, para diâmetro de sabugo, e *qprof6b*, para profundidade de grão, manifestaram efeito em seis ambientes, maior número dentre todos os QTLs mapeados. Os QTLs *qce2d*, *qce2f* e *qce5*, para comprimento de espiga, e *qde3d* para o diâmetro de espiga manifestaram expressão em quatro ambientes. Na E. E. Depto. Genética em 2003/2004 foi mapeado o maior número de QTLs para o comprimento de espiga, nove do total de 18 QTLs para este caráter, enquanto para o diâmetro de espiga o número máximo foi de cinco QTLs mapeados na E. E. Caterpillar em 2003/2004. Para o diâmetro de sabugo, o ambiente com o maior número de QTLs mapeados foi a E. E. Caterpillar em 2002/2003, com seis QTLs, e para a profundidade de grão o máximo de quatro QTLs foi mapeado nos ambientes E. E. Depto. Genética em 2002/2003 e E. E. Areão em 2003/2004.

Quanto ao caráter número de fileiras, em nove dos 14 QTLs mapeados (64,29%) foi constatado efeito da interação QTLs x ambientes. Os QTLs *qnfilla* e *qnfillb* manifestaram-se em quatro ambientes, sendo que na E. E. Areão em 2003/2004 foi mapeado o maior número de QTLs, seis dentre os 14 mapeados para este caráter. Para o número de grãos por fileira, o efeito da interação QTLs x ambientes foi constatado em 10 dos 15 QTLs mapeados para o caráter (66,67%). O QTL *qngfil5* foi mapeado em cinco ambientes, maior número dentre os demais QTLs para este caráter. O ambiente com maior número de QTLs mapeados foi a E. E. Depto. Genética em 2002/2003, com seis QTLs.

Todos os componentes de produção apresentaram QTLs se expressando em todos os ambientes, exceto o caráter número de fileiras, para o qual nenhum QTL foi mapeado na E. E. Areão em 2002/2003. O número de QTLs mapeados por ambiente considerando-se todos os componentes de produção foi alto, variando de 24 na E. E. Areão em 2002/2003 e na E. E. Caterpillar em 2003/2004, a 35 na E. E. Areão em 2003/2004.

A proporção de QTLs com efeito significativo para a interação com os ambientes foi alta para todos os componentes de produção, correspondendo a pelo menos metade dos QTLs mapeados, o que ocorreu para o caráter profundidade de grão. Para o diâmetro de sabugo, entretanto, a interação foi verificada em todos os QTLs mapeados. Nota-se que, assim como foi

constatado para a produção de grãos, também para os componentes de produção ocorreu elevada influência do efeito da interação QTLs x ambientes.

2.3.9 Mapeamento de QTLs e melhoramento

Os resultados do mapeamento de QTLs para produção de grãos e seus componentes apresentados neste trabalho podem ser de grande utilidade em programas de melhoramento tendo em vista o alto número de QTLs mapeados para todos os caracteres. Os QTLs mapeados podem ser utilizados na seleção assistida por marcadores (SAM) em programas de introgressão para o melhoramento de populações ou linhagens elites, aplicação para a qual diversos trabalhos com sucesso já foram relatados.

Stuber e Sisco (1991) apresentaram uma estratégia para a introgressão de QTLs em linhagens elites visando à obtenção de híbridos elites melhorados, que é bastante promissora para quaisquer outras aplicações envolvendo introgressão de QTLs, como o piramidamento de genes ou aproveitamento de QTLs favoráveis presentes em linhagens não elites ou germoplasma exótico. Foi realizado o mapeamento de QTLs em uma população $F_{3,4}$ obtida a partir do cruzamento entre as linhagens elites Oh43 e Tx303, sendo mapeados seis QTLs para produção de grãos em Tx303 e seis em Oh43, que foram transferidos posteriormente por meio de três gerações de retrocruzamentos assistidos por marcadores moleculares às linhagens elites B73 e Mo17, respectivamente, obtendo-se linhagens elites melhoradas. Os híbridos obtidos com uso das linhagens melhoradas apresentaram performance superior à dos híbridos originais, sendo 32% dos híbridos obtidos do cruzamento entre linhagens B73 melhoradas com a linhagem Mo17 original apresentando produção de grãos superior à do híbrido original B73 x Mo17, e 44% dos híbridos obtidos do cruzamento entre linhagens Mo17 melhoradas com a B73 original apresentando produção de grãos superior à do híbrido original B73 x Mo17. A estratégia apresentada pode reduzir o problema do estreitamento da base genética dos materiais e também possibilitar a utilização de linhagens não elites que possuam QTLs de interesse, mas que não seriam aproveitadas em função do tempo necessário para transferência de QTLs pelo processo convencional. Com o uso da SAM, a transferência é dirigida a esses QTLs, que podem contribuir para o aumento da performance de híbridos elites.

Uma questão fundamental para o melhoramento considerada no presente trabalho é o estudo da interação QTLs x ambientes. Como já mencionado, o efeito da interação representa, para um QTL qualquer, a manifestação de seu efeito em vários ambientes, com magnitudes bastante distintas em cada um deles, ou mesmo a ausência do efeito do QTL em alguns ambientes. Essa é uma situação freqüente no melhoramento e se constitui em uma das maiores dificuldades encontradas na discriminação dos genótipos, que só se torna possível com a avaliação efetuada em vários anos e locais e com o emprego de metodologias como a apresentada nesse trabalho. A partir da quantificação dessas fontes de variação é que o melhorista pode avaliar acertadamente o valor genético dos materiais.

No presente trabalho, o efeito da interação QTLs x ambientes foi constatado para a maior parte dos QTLs mapeados para produção de grãos e seus componentes. Para os caracteres produção de grãos e diâmetro de sabugo, todos os QTLs mapeados apresentaram interação com os ambientes, enquanto a menor proporção de QTLs apresentando interação foi constatada para a profundidade de grão, correspondente a 50% dos QTLs mapeados para este caráter, ou seja, a interação QTLs x ambientes esteve presente em pelo menos metade dos QTLs mapeados para todos os caracteres. Este fator, aliado à baixa estabilidade dos QTLs nos ambientes avaliados, dificulta a utilização desses QTLs no melhoramento sobretudo em regiões de clima tropical, em que a diversidade de ambientes é muito grande. Para se contornar essa situação, entretanto, pode-se realizar o zoneamento dos diversos ambientes formando-se subgrupos dentro dos quais os QTLs estáveis sejam utilizados em programas de introgressão de acordo com o procedimento apresentado por Stuber e Sisco (1991).

A ocorrência da interação QTLs x ambientes em todos os QTLs mapeados para a produção de grãos confirma a complexidade da expressão deste caráter, que é o de maior importância agrônômica em programas de melhoramento na cultura do milho. Uma estratégia envolvendo a SAM que pode ser empregada é a seleção indireta por meio de QTLs mapeados para os componentes da produção de grãos que estejam localizados nas mesmas regiões genômicas ocupadas por QTLs mapeados para produção e que sejam mais estáveis em relação aos ambientes avaliados, ou que não apresentem efeito de interação QTLs x ambientes. A ocorrência de QTLs possuindo tais características dentre aqueles mapeados para os componentes da produção de grãos foi baixa, uma vez que dos nove QTLs localizados em regiões genômicas coincidentes para produção de grãos e prolificidade, em apenas um deles, *qpro15d*, não foi constatada interação QTLs x ambientes. Quanto aos demais caracteres, apenas os QTLs *qp500-3a* e *qp500-3b* para

peso de 500 grãos, *qde3b* e *qde3c* para diâmetro de espigas, *qprof3* e *qprof5a* para profundidade de grão e *qngfilld* para o número de grãos por fileira foram localizados em regiões genômicas coincidentes com QTLs mapeados para produção de grãos e não apresentaram efeito da interação QTLs x ambientes. Apesar de ocorrerem em número reduzido, os QTLs mencionados podem ser utilizados na seleção indireta para produção de grãos por apresentarem maior estabilidade nos diferentes ambientes utilizados.

2.3.10 Considerações gerais

Os caracteres quantitativos possuem expressão complexa, pois são controlados por grande número de locos com pequeno efeito individual sobre o fenótipo e são bastante influenciados pelo ambiente, o que dificulta o estudo de sua herança. Entretanto, o conhecimento da herança desses caracteres é fundamental para que sejam utilizados em programas de melhoramento. No presente trabalho foi realizado o estudo da herança da produção de grãos e seus componentes em milho com o uso de marcadores moleculares, realizando-se o mapeamento dos locos que controlam os caracteres quantitativos, ou QTLs.

O mapeamento de QTLs possibilitou adicionar às informações obtidas por meio das estimativas de parâmetros genéticos como coeficientes de herdabilidade, variâncias genéticas e coeficientes de correlação genética, novas informações referentes às posições e à distribuição dos QTLs no genoma, magnitudes de seus efeitos genéticos, grau de dominância e proporções das variâncias genéticas e fenotípicas explicadas pelos QTLs. A metodologia utilizada foi o mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes (mCIM), cujo modelo inclui os dados fenotípicos do caráter nos diversos ambientes em que foi avaliado. Com isso, a metodologia possibilita a detecção do efeito da interação QTLs x ambientes, outra informação de grande importância para o melhoramento dos caracteres quantitativos, pois indica a expressão não coincidente dos QTLs nos diversos ambientes e discrimina os ambientes nos quais ocorreu a expressão desses QTLs.

Foram mapeados QTLs para produção de grãos e todos os seus componentes, distribuídos por todo o genoma do milho, não havendo regiões de concentração de QTLs para nenhum dos caracteres. Houve contribuição significativa para o aumento do número de QTLs mapeados para esses caracteres em milho tropical, para o qual o número de trabalhos publicados ainda é pequeno.

O número de QTLs para cada caráter foi elevado em relação àqueles reportados na literatura, o que ocorreu em função da precisão do mapeamento por intervalo composto e também da diversidade entre os ambientes utilizados, que ampliou a possibilidade da expressão de QTLs em condições distintas. Para a produção de grãos, apenas um trabalho na literatura (LU; ROMERO-SEVERSON; BERNARDO, 2003), relatou número maior de QTLs (28) em relação aos mapeados neste estudo (24), e para cada componente de produção o número de QTLs mapeados foi o maior dentre os demais trabalhos.

O grau médio de dominância para a maior parte dos caracteres foi o de sobredominância, constatado para o comprimento de espiga, diâmetro de sabugo, profundidade de grão e número de fileiras. Os caracteres prolificidade, diâmetro de espiga e número de grãos por fileira apresentaram dominância, enquanto a produção de grãos e o peso de 500 grãos apresentaram dominância parcial. Os graus de dominância determinados para cada QTL individualmente foram, em sua maioria, os de dominância parcial ou sobredominância. A ocorrência de sobredominância pode ser explicada pelo modelo utilizado no mapeamento por intervalo composto, que considera apenas um QTL por intervalo. Assim, se dois ou mais QTLs estiverem presentes no intervalo e estes apresentarem dominância parcial ou completa, o grau médio de dominância determinado pelo método de mapeamento será o de sobredominância. Esse problema, entretanto, pode ser evitado com a construção de mapas genéticos saturados, possuindo grande número de marcadores, pois nesse caso a situação real seria próxima àquela considerada na pressuposição do modelo, que é a ocorrência de apenas um QTL por intervalo.

A insaturação do mapa genético resulta, portanto, no mapeamento de diversos QTLs eventualmente localizados em um mesmo intervalo como sendo um único QTL. Com isso, os QTLs mapeados não explicam o total das variâncias genéticas e fenotípicas dos caracteres. No mapa utilizado neste trabalho, ocorreram grandes trechos do genoma sem a presença de marcadores nos cromossomos 1, 3, 4 e 7, sendo o intervalo médio entre marcadores igual a 13,47 cM, extensão que é equivalente à dos demais mapas genéticos relatados na literatura (MANGOLIN et al., 2004; SIBOV et al., 2003; LOPES 2003; MOREIRA 2005), entretanto não garante a saturação do genoma. Com isso, as maiores proporções das variâncias genéticas e fenotípicas explicadas pelos QTLs ocorreram para o diâmetro de espigas, sendo respectivamente iguais a 69,42% e 65,39%.

Foram identificados na literatura QTLs localizados em bins cromossômicos correspondentes aos mapeados no presente trabalho para todos os caracteres, exceto para o

número de grãos por fileira. Entretanto, em vista do número de QTLs já mapeados para esses caracteres, presentes no banco de dados disponível para a cultura do milho (<http://www.maizegdb.org>), era esperado que tal correspondência fosse maior, o que poderia ser considerado um indicio de tratar-se dos mesmos QTLs, relatados em diferentes estudos. Há uma série de fatores que dificultam bastante essa comparação e que podem explicar esse resultado, como as diferentes metodologias de mapeamento empregadas nos vários trabalhos, as diferenças no material genético das populações utilizadas, principalmente nas comparações entre trabalhos utilizando germoplasma temperado e tropical, as diferenças nos mapas genéticos empregados, construídos com diferentes tipos, números e distribuições de marcadores moleculares e também a ocorrência da interação QTLs x ambientes.

A produção de grãos e seus componentes são caracteres geneticamente correlacionados entre si, o que já foi constatado em diversos trabalhos relatados na literatura (ORDAS; STUCKER, 1977; SALAZAR; HALLAUER, 1986; HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988; AUSTIN; LEE, 1998; ARIAS; SOUZA JÚNIOR; TAKEDA, 1999; et al., 1999; ALVES; RAMALHO; SOUZA, 2002; AGUIAR, 2003). O mapeamento de QTLs realizado neste estudo possibilitou a identificação de 44 regiões genômicas nas quais foram localizados QTLs mapeados em pelo menos dois caracteres, sendo que o número de QTLs situados nas mesmas regiões genômicas foi em geral correspondente à magnitude das correlações genéticas entre os caracteres. Foram constatados QTLs em posições coincidentes para produção de grãos e todos os seus componentes, e também diversos QTLs em posições coincidentes envolvendo os componentes da produção.

Os ambientes utilizados no mapeamento de QTLs foram referentes à combinação de quatro locais e três anos agrícolas, o que possibilitou grande variedade de condições edafo-climáticas. Com isso, foi constatada com o uso do mCIM grande quantidade de QTLs apresentando efeito de interação QTLs x ambientes para todos os caracteres. Para a produção de grãos e diâmetro de sabugo, houve efeito da interação QTLs x ambientes para todos os QTLs mapeados, com expressão de um mesmo QTL em até sete ambientes. A ocorrência da interação QTLs x ambientes dificulta o trabalho de melhoramento, pois indica a falta de estabilidade na expressão dos QTLs em diferentes ambientes e a necessidade de direcionar o melhoramento para ambientes específicos, dependendo da expressão diferencial constatada para os QTLs.

Os QTLs mapeados no presente trabalho poderão ser aproveitados em programas de melhoramento que utilizem a seleção assistida por marcadores (SAM), entretanto há que se

considerar os resultados contraditórios obtidos até então com o emprego desta técnica (STUBER; SISCO, 1991; AHMADI et al., 2001; FALEIRO et al., 2004; LIANG et al., 2004; MOREAU; CHARCOSSET; GALLAIS, 2004; TWARDOWSKA; MASOJC; MILCZARSKI, 2005).

3 CONCLUSÕES

Os resultados apresentados e as discussões realizadas nesta pesquisa possibilitaram as seguintes conclusões:

O uso do mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes possibilitou o mapeamento de grande número de QTLs para produção de grãos e seus componentes na população $F_{2:3}$ obtida a partir do cruzamento entre as linhagens L02-03D e L20-01F. O número de QTLs para produção de grãos, 24, foi o segundo maior dentre os relatados na literatura, enquanto o número de QTLs para os componentes de produção, 19 para prolificidade, 17 para peso de 500 grãos, 18 para comprimento de espiga, 17 para diâmetro de espiga, 14 para diâmetro de sabugo, 16 para profundidade de grão, 14 para número de fileiras e 15 para número de grãos por fileira foram os maiores dentre todos os trabalhos reportados;

Os QTLs mapeados para todos os caracteres localizaram-se distribuídos por todo o genoma do milho, não ocorrendo concentrados em regiões específicas para nenhum caráter;

Houve expressivo efeito da interação QTLs x ambientes, constatado em pelo menos metade dos QTLs mapeados para os caracteres, sendo que para produção de grãos e diâmetro de sabugo a interação QTLs x ambientes foi constatada em todos os QTLs mapeados;

O grau médio de dominância foi de dominância parcial para os caracteres produção de grãos e peso de 500 grãos, dominância completa para prolificidade, diâmetro de espiga e número de grãos por fileira e sobredominância para comprimento de espiga, diâmetro de sabugo, profundidade de grão e número de fileiras. A ocorrência de sobredominância para a maioria dos caracteres e dos QTLs, individualmente, deve-se possivelmente à presença de mais de um QTL por intervalo, apresentando dominância parcial ou completa, mapeados como um único QTL com sobredominância devido à pressuposição da metodologia empregada, que é a de apenas um QTL por intervalo;

Os QTLs mapeados não explicaram a totalidade das variâncias genéticas e fenotípicas dos caracteres em função da existência de grandes regiões do genoma sem a presença de

marcadores. As proporções das variâncias genéticas e fenotípicas explicadas pelos QTLs, respectivamente, foram iguais a 53,83% e 46,72% para produção de grãos, 45,06% e 33,31% para prolificidade, 50,33% e 45,90% para o peso de 500 grãos, 60,64% e 52,99% para o comprimento de espiga, 69,42% e 65,39% para o diâmetro de espiga, 28,55% e 26,27% para o diâmetro de sabugo, 68,13% e 62,37% para profundidade de grão, 49,65% e 47,13% para o número de fileiras e 54,00% e 47,77% para o número de grãos por fileira. Com a saturação do mapa genético utilizando-se maior quantidade de marcadores moleculares será possível o mapeamento de maior número de QTLs para todos os caracteres, explicando maiores proporções das variâncias genéticas e fenotípicas correspondentes;

Foram constatadas 44 regiões genômicas de coincidência para a presença de QTLs mapeados para produção de grãos e seus componentes, havendo concordância entre o número de QTLs em posições coincidentes e os valores dos coeficientes de correlação genética entre a maioria dos caracteres;

A ocorrência de QTLs para diversos caracteres em regiões genômicas coincidentes pode ser considerada indício da ocorrência de pleiotropia ou ligação gênica, sendo entretanto necessário o emprego de metodologias estatístico-genéticas que possibilitem a confirmação dessa evidência;

Os QTLs mapeados neste trabalho contribuíram efetivamente para o aumento do número de QTLs reportados para produção de grãos e seus componentes em milho, e podem ser utilizados em programas de melhoramento que incorporem a SAM para introgressão em outros germoplasmas.

REFERÊNCIAS

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. 1, p. 267-274, Mar./Apr. 1991.

AGRAMA, H. A.; MOUSSA, M. E. Identification of RAPD markers tightly linked to the dwarf mosaic virus resistance gene in maize. **Maydica**, Bergamo, v. 41, n. 3, p. 205-210, 1996 a.

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

AGRAMA, H. A.; MOUSSA, M. E.; NASER, M. E.; TAREK, M. A.; IBRAHIM, A. H. Mapping of QTL for downy mildew resistance in maize. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 99, n. 3/4, p. 519-523, Aug.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.

AHMADI, N.; ALBAR, L.; PRESSOIR, G.; PINEL, A.; FARGETTE, D.; GHESQUIERE, A. Genetics basis and mapping of the resistance to *Rice yellow mottle virus* III. Analysis of QTL efficiency in introgressed progenies confirmed the hypothesis of complementary epistasis between two resistance QTLs. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 103, n. 6/7, p. 1084-1092, 2001.

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.; 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.; 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.

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

ASÍNS, M. J.; MESTRE, P.; GARCIA, J. E.; DICENTA, F.; CARBONELL, E. A. Genotype x environment interaction in QTL analysis of an intervarietal almond cross by means of genetic markers. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 89, n. 2/3, p. 358-364, 1994.

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.

BARBIN, D. **Componentes de variância: teoria e aplicações**. 2.ed. Piracicaba: FEALQ, 1993. 120 p.

BARRIENTOS, V.; SEGOVIA, M.; SALAZAR, J.; ESCOBAR, D.; CHIRINO, G.; CHASSAIGNE, A.; HERNÁNDEZ, A. Cinco ciclos de la metodología de selección recurrente fenotípica para prolificidad en la población F_{px-02b} de maíz (*Zea mays* L.). In: REUNIÓN LATINOAMERICANA DEL MAÍZ, 28, 1999, Sete Lagoas. **Memórias...**, Sete Lagoas: EMBRAPA/CIMMYT, 1999. 1 CD-ROM.

BASTEN, C. J.; WEIR, B. S.; ZENG, Z-B. **QTL Cartographer**, Version 1.17. Department of Statistics, North Carolina State University, Raleigh, NC, 2003.

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, p. 63-209, 2000.

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

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

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

BERNARDO, R. What proportion of declared QTL in plants are false? **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 109, n. 2, p. 419-424, Jul. 2004.

BLETSOS; E. A.; GOULAS, C. K. Mass selection for improvement of grain yield and protein in a maize population. **Crop Science**, Madison, v. 39, n. 5, p. 1303-1305, Sept./Oct. 1999.

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

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

BOTSTEIN, D.; WHITE, R. L.; SKOLNICK, M.; DAVIS, R. W. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. **American Journal of Human Genetics**, Chicago, v. 32, n. 3, p. 314-331, May. 1980.

BUCHANAN, F. C.; ADAMS, L. J.; LITTELEJOHN, R. P.; MADDOX, J. F.; CRAWFORD, A. M. Determination of evolutionary relationships among sheep breeds using microsatellites. **Genomics**, San Diego, v. 22, n. 2, p. 397-403, 1994.

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

CAO, G.; ZHU, J.; HE, C.; GAO, Y.; YAN, J.; WU, P. Impact of epistasis and QTL×environment interaction on the developmental behavior of plant height in rice (*Oryza sativa* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 103, n. 1, p. 153-160, 2001.

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, May./Jun. 2001.

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

COELHO, A. S. G. Considerações gerais sobre a análise de QTLs. In: PINHEIRO, J. B.; CARNEIRO, I. F. **Análise de QTL no melhoramento de plantas**. Goiânia: FUNAPE, 2000. 232 p.

COMSTOCK, R. E. Quantitative genetics in maize breeding. In: **Maize Breeding and Genetics**, New York: Walden, v. 13, p. 191-206, 1978.

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

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

DEKKERS, J. C. M.; HOSPITAL, F. The use of molecular genetics in the improvement of agricultural populations. **Nature Reviews Genetics**, New York, v. 3, n. 3, p. 22-32, 2002.

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

DOERGE, R. W. Multifactorial genetics mapping and analysis of quantitative trait loci in experimental populations. **Nature Reviews Genetics**, New York, v. 3, n. 1, p. 43-52, 2002.

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.

DUVICK, D. N. Continuous backcrossing to transfer prolificacy to a single-eared inbred line of maize. **Crop Science**, Madison, v. 14, n. 1, p. 69-71, Jan./Feb. 1974.

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**. 4th ed. London: Longman Scientific e Technical, 1996. 464 p.

FALEIRO, F. G.; RAGAGNIN, V. A.; MOREIRA, M. A.; BARROS, E. G. Use of molecular markers to accelerate the breeding of common bean lines resistant to rust and anthracnose. **Euphytica**, Wageningen, v. 138, n. 3, p. 213-218, 2004.

FERDIG, M. T.; SU, X-Z. Microsatellite markers and genetic mapping in *Plasmodium falciparum*. **Parasitology Today**, Amsterdam, v. 16, n. 7, p. 307-312, Jul. 2000.

FERRÃO, R. G.; GAMA, E. E. G.; FERRÃO, M. A. G. Três ciclos de seleção massal estratificada na população de milho EEL2. **Revista Ceres**, Viçosa, v. 42, n. 241, p. 325-329, maio/jun. 1995.

FISHER, R. A. The correlation between relatives on the supposition of mendelian. inheritance. **Royal Society**, Edinburg. v. 52, n. 15, p. 399-433, 1918.

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.

GARDINER, J.; COE JUNIOR, E.; MELIA-HANCOK. S.; HOISINGTON, D. CHAO, S. Development of a core RFLP map in maize using an immortalized-F₂ population. **Genetics**, Austin, v. 134, n. 3, p. 917-930, 1993.

GELDERMANN, H. Investigations of inheritance of quantitative characters in animals by gene markers. I. Methods. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 46, n. 7, p. 319-330, 1975.

GOLDMAN, I.; ROCHEFORD, T. R.; DUDLEY, J. W. Quantitative trait loci influencing protein and starch concentration in the Illinois long term selection maize strains. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 87, n. 1/2, p. 217-224, 1993.

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

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

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

HATFIELD, A. L.; BENOIT, G. R.; RAGLAND, J. L. The growth and yield of corn. IV. Environmental effects on grain yield components of mature ears. **Agronomy Journal**, Madison, v. 57, n. 3, p. 293-296, 1965.

HOISINGTON, D.; KHAIRALLAH, M. M.; GONZALEZ-DE-LEÓN, D. Laboratory protocols. **CIMMYT applied molecular genetics laboratory**. 2nd 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.

JANSEN, R.C. Interval mapping of multiple quantitative trait loci. **Genetics**, Austin, v. 135, p. 205-211, 1993.

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

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

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

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

KEMPTHORNE, O. **An introduction to genetic statistics**. New York: John Wiley, 1966. 545 p.

KHUSH, G. S. Green revolution: preparing for the 21st century. **Genome**, Ottawa, v. 42, n. 4, p. 646-655, Aug. 1999.

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

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

LANDE, R.; THOMPSON, R. Efficiency of Marker-Assisted Selection in the Improvement of Quantitative Traits. **Genetics**, Austin, v. 124, n. 3, p. 743-756, Mar. 1990.

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.

LEE, M. DNA markers and plant breeding programs. **Advances in Agronomy**, San Diego, v. 55, p. 265-344, 1995.

LENG, E. R. effects of heterosis on the major components of grain yield in corn. **Agronomy Journal**, Madison, v. 46, n. 9, p. 502-506, 1954.

LEON, N.; COORS, J. G. Twenty-four cycles of mass selection for prolificacy in the Golden Glow maize population. **Crop Science**, Madison, v. 42, n. 2, p. 325-333, Mar./Apr. 2002.

LIANG, F.; DENG, Q.; WANG, Y.; XIONG, Y.; JIN, D.; LI, J.; WANG, B. Molecular marker-assisted selection for yield-enhancing genes in the progeny of “9311” X *O. rufipogon* using SSR. **Euphytica**, Wageningen, v. 139, n. 2, p. 159-165, 2004.

LINA, L. C. G.; MAX, W. P. L.; MAURÍCIO, D. Z.; JOSIANE, M. G. Avaliação da seleção massal estratificada aplicada na obtenção de quatro cultivares de milho (*Zea Mays* L.). In: CONGRESSO NACIONAL DE MILHO E SORGO, 23., 2000, Uberlândia. **Anais...** Uberlândia: ABMS, 2000. 1 CD-ROM.

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

LITT, M.; LUTY, J. A. A hypervariable microsatellite revealed by *in vitro* amplification of a dinucleotide repeat within the cardiac muscle actin gene. **American Journal of Human Genetics**, Chicago, v. 44, n. 3, p. 397-401, 1989.

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.

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

LUBBERSTEDT, T. MELCHINGER, A. E. FAHR, S.; KLEIN, D.; DALLY, A.; WESTHOFF, P. QTL mapping in testcrosses of flint lines of maize:III. Comparison across populations for forage traits. **Crop Science**, Madison, v. 38, n. 5, p. 1278-1289, Set./Oct. 1998.

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

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

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

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

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

MANGOLIN, C.A.; de SOUZA JÚNIOR, 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.

MARECK, J. H.; GARDNER, C. O. Responses to mass selection in maize and stability of resulting populations. **Crop Science**, Madison, v. 19, n. 6, p. 779-783, Nov./Dec. 1979.

MAURICIO, R. Mapping quantitative trait loci in plants: uses and caveats for evolutionary biology. **Nature Reviews Genetics**, New York, v. 2, n. 5, p. 370-381, 2001.

MELCHINGER, A. E.; UTZ, H. SCHON, 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.

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.

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

MOREIRA, J. U. V. **Mapeamento de QTLs para reação à doença mancha de Phaeosphaeria em milho**. 2005. 102p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2005.

MORGANTE, M.; OLIVIERI, A. M. PCR-amplified microsatellites as markers in plant genetics. **Plant Journal**, Oxford, v.3, n. 1, p.175-182, 1993.

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

MULLIS, K.; FALOONA, F. Specific synthesis of DNA *in vitro* via a polymerase catalysed chain reaction. **Methods Enzymology**, New York, v.55, p.335-350, 1987.

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, Nov./Dec. 1977.

OTTAVIANO, E.; CAMUSSI, A. Phenotypic and genetic relationships between yield components in maize. **Euphytica**, Wageningen, v. 30, n. 3, p. 601-609, 1981.

PATERNIANI, E. Métodos tradicionais de melhoramento do milho. In: BULL, L. T.; CANTARELLA, H. **Cultura do milho: fatores que afetam a produtividade**. Piracicaba: POTAFOS, 1993. p. 23-43.

PIEPHO, H. P. Statistical tests for QTL and QTL-by-environment effects in segregating populations derived from line crosses. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 110, n. 3, p. 561-566, 2005.

PIZAIA, A. **Seleção para prolificidade em populações de milho (*Zea mays L.*)**. 2000. 146p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo. Piracicaba, 2000.

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

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

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.

RODER, M.S.; KORZUM, V.; WENDEHAKE, K.; PLASCHKE, J.; TIXIER, M.; LEROY, P.; GANAL, M.W. A microsatellite map of wheat. **Genetics**, Austin, v.149, n. 4, p. 2007-2023, Aug. 1998.

RUMIN, G. C. R. **Índice para a seleção de linhagens endogâmicas de milho (*Zea mays* L.) visando populações sintéticas baseado em marcadores genéticos**. 2000. 201 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2000.

RUMIN, G. C. R. **Análise da interação genótipos x ambientes assistida por marcadores moleculares em milho (*Zea mays* L.)**. 2005. 212p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo. Piracicaba, 2005.

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.

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

SAX, K. The association of size differences with seed coat pattern and pigmentation in *Phaseolus vulgaris*. **Genetics**, Austin, v.8, p. 552-560, 1923.

SCHLOTTERER, C. Evolutionary dynamics of microsatellite DNA. **Chromosoma**, Wien, v. 109, n. 6, p. 365-371, 2000.

SENIOR, M.L.; CHIN, E.C.L.; LEE, M.; SMITH, J.S.C.; STUBER, C.W. Simple sequence repeat markers developed from maize sequences found in the GenBank database: map construction. **Crop Science**, Madison, v. 36, n. 6, p. 1676-1683, Nov./Dec. 1996.

SEGOVIA, V. F. S. **Avaliação da seleção massal em ambos os sexos para a prolificidade em milho (*Zea mays* L.)**. 1983. 91 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 1983.

SHAPIRO, S. S.; WILK, M. B. An analysis of variance test for normality (complete samples). **Biometrika**, v. 52, n. 3/4, p. 591-611.

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

SOLLER, M.; BRODY, T. On the power of experimental designs for the detection of linkage between marker loci and quantitative loci in crosses between inbred lines. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 47, p. 35-39, 1976.

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

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

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-facilitated investigations of quantitative trait loci in maize. II. Factors influencing yield and its component traits. **Crop Science**, Madison, v. 27, n. 4, p. 639-648, 1987.

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

THODAY, J. M. Location of polygenes. **Nature**, New York, v. 191, p. 368-370, 1961.

THOMAS, B.R.; MacDONALD, S.E.; HICKS, M.; ADAMS, D.L.; HODGETTS, R.B.; Effects of reforestation methods on genetic diversity of lodgepole pine: an assessment using microsatellite and randomly amplified polymorphic DNA markers. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v.98, n. 5, p.793-801, Apr. 1999.

TWARDOWSKA, M.; MASOJC, P.; MILCZARSKI, P. Pyramiding genes affecting sprouting resistance in Rye by means of marker assisted selection. **Euphytica**, Wageningen, v. 143, n. 3, p. 257-260, 2005.

UNDERSATER, P. J. Yield and yield components response of maize to water stress in hybrid with different sources of stress tolerance. **Maydica**, Bergamo, v. 32, n. 1, p. 49-60, 1987.

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, Apr. 1994.

VENCOVSKY, R., Herança quantitativa. In: PATERNIANI, E.; VIÉGAS, G. P. **Melhoramento e produção de milho no Brasil**. Piracicaba: Fundação Cargill, 1987. v. 1, p. 135-214.

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

VIEIRA C., PASYUKOVA E.G., ZENG Z.B., HACKETTE J.B., LYMAN R.F. AND 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.

VOS, P.; HOGERS, R.; BLEEKER, M.; REIJANS, M.; LEE, T.; HORNES, M.; FRIJTERS, A.; POT, J.; PELEMAN, J.; KUIPER, M.; ZABEAU, M. AFLP: A new technique for DNA fingerprinting. **Nucleic Acids Research**, Oxford, v. 23, n. 21, p.4407-4414, 1995.

WELSH, J.; McCLELLAND, M. Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary “primers”. **Nucleic Acids Research**, Oxford, v. 18, p. 7213-7218, 1990.

WILLIAMS, J.G.; KUBELIK, A.R.; LIVAK, K.J.; RAFALSKI, L.A.; TINGEY, S.V. DNA polymorphism amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. **Nucleic Acids Research**, Oxford, v.18, p.6531-6535, 1990.

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.

YADAV, R. S.; BIDINGER, F. R.; HASH, C. T.; YADAV, Y. P.; YADAV, O. P.; BHATNAGAR, S. K.; HOWARTH, C. J. Mapping and characterisation of QTL \times E interactions for traits determining grain and stover yield in pearl millet. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 106, n. 3, p. 512-520, 2003.

YANG, J.; ZHU, J. Methods for predicting superior genotypes under múltiple environments based on QTL effects. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 110, n. 7, p. 1268-1274, 2005.

ZAMBRANO, G. M.; GALÁN, J. D. M. GONZÁLEZ, F. C.; MUÑOZ, M. L. Magnitud y linealidad de la respuesta a la selección masal en maiz en función de los ambientes de selección y de la evolución. **Agrociência**, México, v. 34, n. 4, p. 429-436, jul./agosto, 2000.

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

ANEXOS

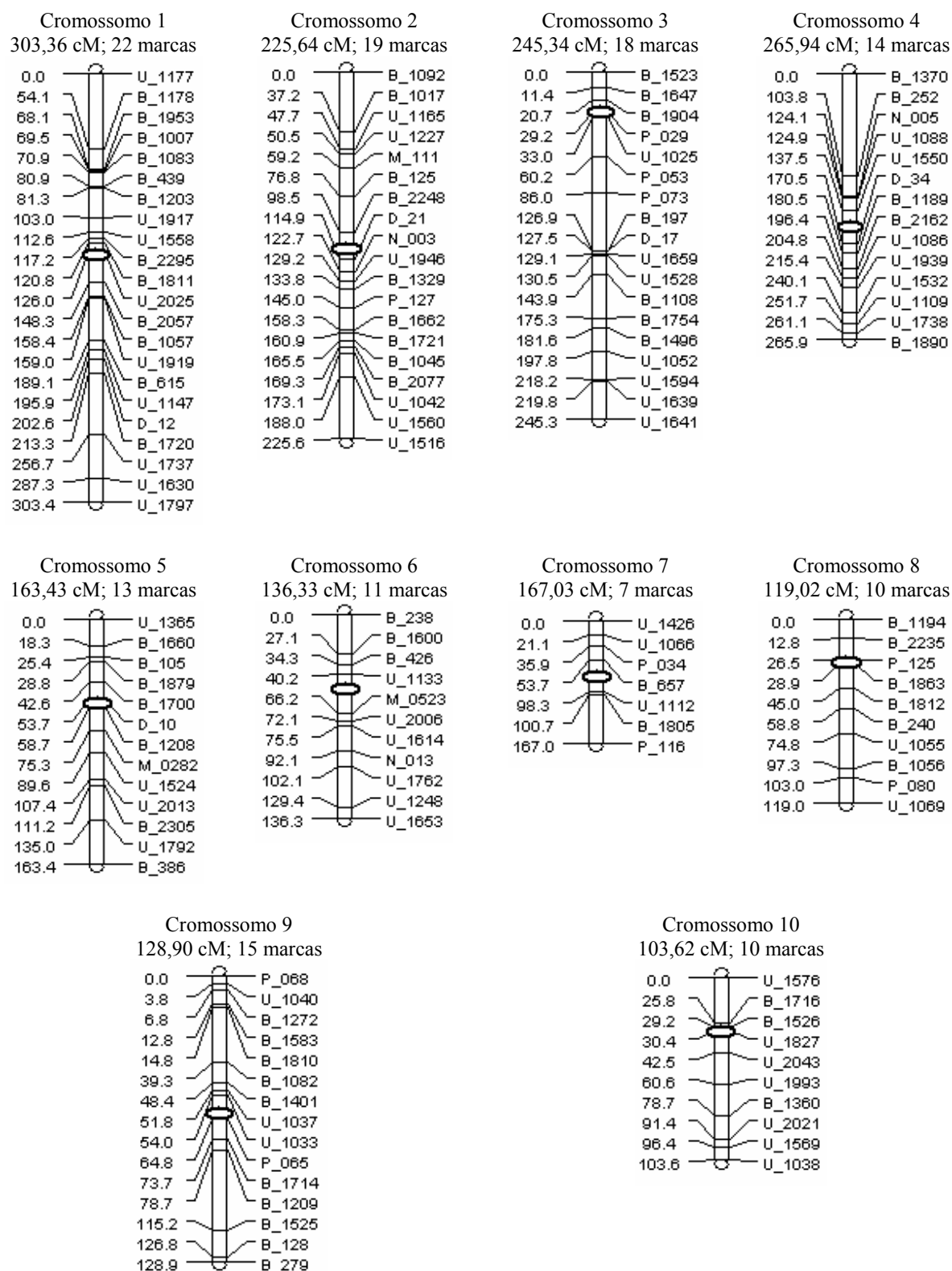


Figura 1-Mapa genético dos 10 cromossomos do milho construído com 139 microsátélites. Posições e distâncias dos marcadores (cM) em relação ao primeiro marcador de cada cromossomo, de acordo com a função de Kosambi. A marca em elipse indica a posição do centrômero. As iniciais nos nomes dos marcadores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

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	$ar(b-1)$	-	-	-
Progênieis (P)	$p-1$	QM_P	$\sigma^2 + r\sigma_{PA}^2 + ra\sigma_P^2$	QM_P / QM_{PA}
P x A	$(p-1)(a-1)$	QM_{PA}	$\sigma^2 + r\sigma_{PA}^2$	QM_{PA} / QM_E
Erro médio	$a(b-1)(rb-b-1)$	QM_E	σ^2	-

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

Tabela 2-Esquema da análise de covariância entre os caracteres X e Y

FV	GL	SP _{XY}	PM _{XY}	E(PM _{XY})
Ambientes (A)	$a-1$	SP_A	PM_A	-
Progênieis (P)	$p-1$	SP_P	PM_P	$COV_{AxP} + raCOV_P$
A x P	$(a-1)(p-1)$	SP_{AP}	PM_{AP}	$rCOV_{AxP}$
Erro médio	$a(b-1)(rb-b-1)$	SP_E	PM_E	COV_E

a, p referem-se ao número de ambientes e progênieis, respectivamente.

Tabela 3 - Tipos e números de marcadores moleculares utilizados em vários trabalhos de mapeamento de QTLs em milho

Autor	Ano	Tipo de marcador	Quantidade
Stuber et al. ^a	1987	Isoenzimático	20
Stuber et al. ^a	1987	Isoenzimático	17
Veldbom e Lee	1994	RFLP Morfológico	103 1
Bohn et al.	1996	RFLP	93
Bohn et al.	1997	RFLP	228
Groh et al. ^a	1998	RFLP	108
Groh et al. ^a	1998	RFLP	122
Bohn et al.	2000	RFLP SSR	93 2
Marsan et al.	2001	RFLP AFLP	66 246
Cardinal et al.	2001	RFLP SSR	120 65
Mangolim	2002	SSR	75
Flint-Garcia et al. ^b	2003	SSR	89
Flint-Garcia et al. ^b	2003	SSR	77
Flint-Garcia et al. ^b	2003	SSR	86
Flint-Garcia et al. ^b	2003	RFLP	97
Sibov	2002	SSR	117
Lopes	2003	SSR	105
Moreira	2005	SSR	143
Rumin	2005	RFLP	163

^a Os autores genotiparam duas populações distintas. ^b Os autores genotiparam quatro populações distintas.

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 intervalo de variação para todos os caracteres avaliados nos ambiente correspondentes ao ano agrícola 2001/2002

Ambientes		Areão 2001/2002		Caterpillar 2001/2002	
Caracteres ^a		PG	Prol	PG	Prol
FV	GL	QM	QM ^b	QM	QM ^b
Rep (R)	1	192,45 ns	7,25 ns	570,54 ns	2,67 ns
Prog (P)	255	265,97**	6,59**	489,25**	4,91**
E. Efetivo	225	117,74	4,59	243,15	3,07
CV (%)		41,23	35,93	27,64	31,88
Médias		26,32	0,60	56,42	0,55
s (média)		7,67	0,16	11,03	0,12
Int. Var		5,25;70,95	0,10;1,72	8,76;102,27	0,21;1,09

^aPG=produção de grãos (g planta⁻¹); Prol=prolificidade (espiga planta⁻¹). ^b x10².

**Significativo a 1% de probabilidade pelo teste *F*. *Significativo a 5% de probabilidade pelo teste *F*.

ns - não significativo.

Tabela 5 - 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 todos os caracteres avaliados nos ambientes correspondentes ao ano agrícola 2002/2003

(continua)

Ambiente		Areão 2002/2003								
Caracteres ^a		PG	Prol	P500	CE	DE	DS	Prof	NFil	NGFil
FV	GL	QM	QM ^b	QM	QM	QM ^b	QM ^b	QM ^b	QM	QM
Rep (R)	1	4340,96*	40,52*	64,99 ns	29,33**	24,76 ns	21,13**	91,63**	11,37**	632,55**
Prog (P)	255	320,69**	3,60**	405,16**	2,29**	10,59**	3,52**	5,21**	2,18**	23,18**
E. Efetivo	225	126,02	2,25	120,73	1,06	3,21	1,15	2,20	0,73	10,54
CV (%)		33,68	27,58	8,96	7,23	4,62	4,39	10,31	6,23	13,66
Médias		33,34	0,54	122,63	14,23	3,88	2,44	1,44	13,72	23,78
s (média)		7,94	0,11	7,77	0,73	0,13	0,08	0,10	0,60	2,30
Int. Var		4,94;75,43	0,19;0,91	81,39;160,00	11,56;17,81	3,27;4,56	2,06;2,83	1,01;1,86	9,63;17,01	11,90;32,68

Ambiente		Caterpillar 2002/2003								
Caracteres		PG	Prol	P500	CE	DE	DS	Prof	NFil	NGFil
FV	GL	QM	QM	QM	QM	QM	QM	QM	QM	QM
Rep (R)	1	1005,43**	4,23 ns	238,73 ns	3,16ns	3,54ns	1,40ns	0,49ns	0,3527ns	87,9009**
Prog (P)	255	200,93**	3,63**	351,07**	2,22**	8,91**	3,40**	4,40**	1,9620**	20,0379**
E. Efetivo	225	53,29	1,78	97,06	0,73	1,73	0,96	1,32	0,5794	7,1750
CV (%)		23,14	23,00	10,06	6,49	3,50	4,15	8,19	5,61	10,41
Médias		31,54	57,94	97,88	13,13	3,76	2,36	1,40	13,58	25,72
s (média)		5,16	0,09	6,97	0,60	0,09	0,07	0,08	0,5382	108941
Int. Var		7,07;66,60	0,21;0,95	56,87;138,96	10,61;16,31	3,16;4,33	2,05;2,71	0,95;1,80	10,75;16,25	14,15;34,55

Tabela 5-Valores e significâncias dos quadrados médios (QM) das análises de variância individuais, coeficiente de variação experimental (CV%), médias gerais, erro padrão da média (s) e intervalos de variação para todos os caracteres avaliados nos ambientes correspondentes ao ano agrícola 2002/2003

Ambiente		ESALQ 2002/2003								
Caracteres		PG	Prol	P500	CE	DE	DS	Prof	NFil	NGFil
FV	GL	QM	QM	QM	QM	QM	QM	QM	QM	QM
Rep (R)	1	2568,98**	50,92**	171,43 ns	5,47**	12,38*	8,30**	0,41 ns	0,01 ns	52,79*
Prog (P)	255	270,23**	2,57**	280,73**	1,71**	7,25**	2,87**	3,50**	1,96**	14,70**
E. Efetivo	225	84,12	1,36	77,12	0,54	1,49	0,64	0,75	0,48	5,16
CV (%)		17,81	15,25	7,81	5,04	3,05	3,29	5,45	4,95	7,75
Médias		51,49	0,76	112,50	14,57	4,00	2,42	1,57	13,97	29,32
s (média)		6,49	0,08	6,21	0,52	0,09	0,06	0,06	0,49	1,61
Int. Var		18,59;81,55	0,47;1,13	84,53;156,40	12,10;17,33	3,46;4,57	2,07;2,72	1,21;1,88	11,23;16,99	22,94;35,66

^aPG=produção de grãos (g planta⁻¹); Prol=prolificidade (espiga planta⁻¹); P500=peso de 500 grãos (g); CE=comprimento de espiga (cm); DE=diâmetro de espiga (cm); DS=diâmetro de sabugo (cm); Prof=profundidade de grão (cm); NFil=número de fileiras de grãos na espiga; NGFil=número de grãos por fileira. ^b x10².

**Significativo a 1% de probabilidade pelo teste *F*. *Significativo a 5% de probabilidade pelo teste *F*; ns – não significativo.

Tabela 6-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 todos os caracteres avaliados nos ambientes correspondentes ao ano agrícola 2003/2004

(continua)

Ambiente		Anhembi 2003/2004								
Caracteres ^a		PG	Prol	P500	CE	DE	DS	Prof	NFil	NGFil
FV	GL	QM	QM ^b	QM	QM	QM ^b	QM ^b	QM ^b	QM	QM
Rep (R)	1	525,81 ns	48,93**	86,38 ns	5,50 ns	27,84*	7,34 ns	63,77**	0,25 ns	1,40 ns
Prog (P)	255	160,31**	3,43**	309,41**	2,26**	9,94**	4,17**	3,59**	2,35**	18,42**
E. Efetivo	225	53,66	1,87	99,8779	0,96	2,29	1,16	1,19	0,55	7,26
CV (%)		29,47	19,03	11,95	9,13	4,24	4,65	8,69	5,49	12,63
Médias		24,85	0,72	83,62	10,72	3,58	2,32	0,63	13,49	13,16
s (média)		5,18	0,10	7,07	0,69	0,11	0,08	0,039	0,52	1,91
Int. Var		1,56;51,59	0,31;1,01	51,62;118,86	7,48;14,30	3,07;4,42	1,99;2,99	0,45;0,86	10,44;16,68	13,08;30,08
L02-03D ^c		15,52	0,70	82,63	10,09	3,14	2,14	0,50	11,20	17,80
L20-01F ^c		19,70	0,78	72,00	9,92	3,41	2,38	0,52	13,20	18,10

Ambiente		Areão 2003/2004								
Caracteres		PG	Prol	P500	CE	DE	DS	Prof	NFil	NGFil
FV	GL	QM	QM	QM	QM	QM	QM	QM	QM	QM
Rep (R)	1	38,48 ns	35,88**	3803,23**	5,85*	222,34**	129,30**	690,76**	5,80**	21,02 ns
Prog (P)	255	316,98**	2,74**	369,77**	1,82**	7,81**	3,01**	4,10**	2,43**	16,55**
E. Efetivo	225	101,39	1,85	85,62	0,65	1,28	0,64	0,90	0,46	4,66
CV (%)		19,41	16,80	9,47	6,15	2,86	3,33	6,09	4,81	7,85
Médias		51,88	0,81	97,75	13,10	3,96	2,40	0,78	14,06	27,49
s (média)		7,12	0,10	6,54	0,57	0,08	0,06	0,03	0,48	1,53
Int. Var		24,56;86,34	0,49;1,10	63,79;145,77	9,81;15,83	3,46;4,52	2,13;2,73	0,60;1,02	11,31;17,63	18,46;35,14
L02-03D		46,86	0,87	91,26	11,01	3,88	2,23	0,83	14,00	24,30
L20-01F		40,83	0,88	105,51	12,15	3,98	2,54	0,72	13,80	24,10

Tabela 6-Valores e significâncias dos quadrados médios (QM) das análises de variância individuais, coeficiente de variação experimental (CV%), médias gerais, erro padrão da média (s) e intervalos de variação para todos os caracteres avaliados nos ambientes correspondentes ao ano agrícola 2003/2004

(conclusão)										
Ambiente		Caterpillar 2003/2004								
Caracteres		PG	Prol	P500	CE	DE	DS	Prof	NFil	NGFil
FV	GL	QM	QM	QM	QM	QM	QM	QM	QM	QM
Rep (R)	1	1995,53**	20,54**	21,37 ns	19,92**	0,05 ns	4,31 ns	5,28*	0,49 ns	22,24 ns
Prog (P)	255	225,01**	2,18**	280,74**	2,34**	7,51**	3,88**	3,54**	2,39**	17,17**
E. Efetivo	225	60,31	1,12	57,99	0,77	1,09	0,87	0,99	0,48	5,87
CV (%)		16,19	12,05	8,40	7,08	2,72	3,86	7,02	4,91	9,15
Médias		47,96	87,84	90,65	12,36	3,84	2,42	0,71	14,14	26,49
s (média)		5,49	0,07	5,38	0,62	0,07	0,07	0,04	0,49	1,71
Int. Var		17,31;76,97	0,48;1,12	65,14;132,98	9,51;14,81	3,30;4,43	2,08;2,91	0,52;0,90	11,75;18,53	17,66;34,41
L02-03D		40,82	0,94	95,35	12,14	3,77	2,26	0,76	13,80	24,40
L20-01F		36,74	0,86	97,90	10,78	3,72	2,43	0,65	13,20	19,80

Ambiente		ESALQ 2003/2004								
Caracteres		PG	Prol	P500	CE	DE	DS	Prof	NFil	NGFil
FV	GL	QM	QM	QM	QM	QM	QM	QM	QM	QM
Rep (R)	1	1157,31*	1,69 ns	6230,00**	0,03 ns	192,69**	33,57**	65,41**	1,82 ns	25,09*
Prog (P)	255	335,04**	1,14 ns	374,69**	1,59**	8,79**	4,33**	4,55**	2,24**	13,50**
E. Efetivo	225	108,81	0,86	98,88	0,60	1,59	1,12	1,39	0,51	4,89
CV (%)		15,73	10,72	8,54	5,49	3,08	4,29	7,26	5,04	7,58
Médias		66,31	0,86	116,43	14,06	4,09	2,47	0,81	14,11	29,17
s (média)		7,38	0,07	7,03	0,55	0,09	0,07	0,04	0,50	1,56
Int. Var		29,49;99,13	0,62;1,07	83,36;152,98	11,71;16,23	3,54;4,70	2,13;2,91	0,61;1,01	11,58;17,08	18,61;36,53
L02-03D		76,96	0,96	120,13	14,88	3,96	2,41	0,78	14,20	30,00
L20-01F		43,50	0,92	107,56	12,24	3,92	2,59	0,67	13,80	23,30

^aPG=produção de grãos (g planta⁻¹); Prol=prolificidade (espiga planta⁻¹); P500=peso de 500 grãos (g); CE=comprimento de espiga (cm); DE=diâmetro de espiga (cm); DS=diâmetro de sabugo (cm); Prof=profundidade de grão (cm); NFil=número de fileiras de grãos na espiga; NGFil=número de grãos por fileira. ^bx10².
 **Significativo a 1% de probabilidade pelo teste *F*. *Significativo a 5% de probabilidade pelo teste *F*; ns – não significativo. ^c linhagens parentais

Tabela 7-Valores e significâncias dos quadrados médios (QM) da análise de variância conjunta, coeficiente de variação experimental (CV%), médias gerais, intervalo de confiança e intervalo de variação das médias das progênies para todos os caracteres avaliados

Caracteres ^a	PG		Prol		P500		CE	DE	DS	Prof	NFil	NGFil
	FV	GL	QM	QM ^b	GL	QM	QM	QM ^b	QM ^b	QM ^b	QM	QM
Amb (A)	8	49969**	489,96**		6	52839,33**	450,09**	750,43**	63,22**	105,91**	18,29**	2520,83**
Prog (P)	255	641,61**	5,12**		255	775,64**	4,05**	22,55**	8,50**	2,39**	5,84**	36,53**
A x P	2040	84,75**	1,36**		1530	68,36**	0,51**	1,31**	0,68**	0,20**	0,32**	4,21**
E. Médio	2223	52,69	1,04		1575	45,52	0,38	0,91	0,47	0,16	0,27	3,25
CV (%)		16,53	14,62			6,55	4,67	2,46	2,84	5,38	3,75	6,92
Médias		43,91	0,70			103,06	13,17	3,87	2,40	0,73	13,87	26,06
IC ^c		38,90;48,91	0,63;0,76			97,65;108,47	12,70;13,64	3,80;3,95	2,35;2,46	0,70;0,76	13,50;14,24	24,72;27,40
Int. Var		21,83;64,35	0,46;0,87			73,12;139,82	11,42;15,12	3,44;4,43	2,13;2,74	0,60;0,90	11,11;16,77	19,65;31,49
L02-03D ^d		45,04	0,86			97,34	12,03	3,69	2,26	0,72	13,30	24,13
IC		25,03;65,04	0,72;1,01			84,06;110,62	10,33;13,73	3,37;4,00	2,14;2,38	0,58;0,85	12,06;14,54	20,01;28,24
L20-01F ^d		35,19	0,86			95,74	11,27	3,76	2,49	0,64	13,50	21,33
IC		25,09;45,29	0,78;0,94			82,04;109,44	10,21;12,34	3,54;3,98	2,40;2,57	0,56;0,72	13,00;14,00	18,78;23,87

^aPG=produção de grãos (g planta⁻¹); Prol=prolificidade (espiga planta⁻¹); P500=peso de 500 grãos (g); CE=comprimento de espiga (cm); DE=diâmetro de espiga (cm); DS=diâmetro de sabugo (cm); Prof=profundidade de grão (cm); NFil=número de fileiras de grãos na espiga; NGFil=número de grãos por fileira. ^bx10². ^cIntervalo de confiança com $\alpha = 95\%$ de probabilidade. ^dLinhagens parentais avaliadas em 4 ambientes no ano agrícola 2003/2004. **Significativo a 1% de probabilidade pelo teste *F*.

Tabela 8-Estimativas das variâncias fenotípicas($\hat{\sigma}_F^2$), de progênies($\hat{\sigma}_p^2$), interação progênies x ambientes(σ_{pa}^2), erro experimental($\hat{\sigma}_e^2$), coeficiente de herdabilidade para médias de progênies ($\hat{h}_p^2\%$) e intervalos de confiança correspondentes, relativos a todos os caracteres avaliados

Parâmetro ^a	PG	Prol ^b	P500	CE ^c	DE ^b	DS ^b	Prof ^d	NFil ^c	NGFil
$\hat{\sigma}_F^2$	71,90	5,69	110,81	57,82	32,22	12,14	34,18	83,47	5,22
IC ^e	60,37;85,49	4,82;6,82	93,83;132,87	48,96;69,33	27,28;38,63	10,28;14,56	28,95;40,99	70,69;100,09	4,42;6,26
$\hat{\sigma}_p^2$	61,88	4,18	101,04	50,52	30,35	11,17	31,28	78,91	4,62
IC	51,15;76,39	3,35;5,38	84,26;123,41	41,80;62,30	25,45;36,82	9,33;13,62	26,09;38,18	66,22;95,67	3,83;5,68
σ_{pa}^2	32,05	3,14	22,84	13,26	4,05	2,12	4,77	4,91	0,95
IC	26,76;39,10	2,32;4,49	17,99;29,97	9,71;19,21	3,13;5,46	1,64;2,84	3,38;7,24	2,91;10,03	0,67;1,47
$\hat{\sigma}_e^2$	52,69	10,42	45,52	37,83	9,06	4,68	15,58	27,02	3,25
IC	49,55;56,16	9,80;11,10	42,45;48,94	35,28;40,67	8,45;9,74	4,36;5,03	14,53;16,75	25,20;29,05	3,04;3,50
\hat{h}_p^2 (%)	86,79	73,52	91,19	87,38	94,19	92,01	91,50	94,54	88,48
IC	84,01;88,94	67,95;77,83	89,30;92,65	84,67;89,47	92,94;95,15	90,30;93,34	89,67;92,91	93,36;95,44	86,01;90,39

^a PG=produção de grãos; Prol=prolificidade; P500=peso de 500 grãos; CE=comprimento de espiga; DE=diâmetro de espiga; DS=diâmetro de sabugo; Prof=profundidade de grão; NFil=número de fileiras de grãos na espiga; NGFil=número de grãos por fileira. ^bx10³. ^cx10². ^dx10⁴.

^e Intervalos de confiança com $\alpha = 95\%$ de probabilidade.

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 os caracteres produção de grãos e seus componentes

	PG	Prol	P500	CE	DE	DS	Prof	NFil	NGFil
PG	-	0,88**	0,48**	0,59**	0,63**	0,38*	0,62**	0,33*	0,59**
Prol	0,82**	-	0,11	0,64**	0,26	0,20	0,22	0,08	0,69**
P500	0,46**	0,09	-	0,16	0,67**	0,45**	0,62**	0,08	-0,24
CE	0,57**	0,55**	0,17**	-	0,02	0,07	-0,01	-0,18	0,69**
DE	0,62**	0,25**	0,66**	0,07	-	0,79**	0,81**	0,62**	-0,05
DS	0,38**	0,19**	0,43**	0,10	0,77**	-	0,28	0,46**	-0,13
Prof	0,59**	0,20**	0,60**	0,01	0,80**	0,25**	-	0,53**	0,05
NFil	0,32**	0,08	0,07	-0,16*	0,61**	0,45**	0,51**	-	-0,13
NGFil	0,57**	0,61**	-0,22**	0,68**	-0,02	-0,09	0,06	-0,12	-

**Significativo a 1% de probabilidade pelo teste *F*. *Significativo a 5% de probabilidade pelo teste *F*.

Tabela 10-Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter produção de grãos. 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 alélica e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) individual e total explicadas pelos QTLs

(continua)

QTL ^a	Posição			TRV		Amb. ^c	Efeitos		∪d∪ /∪a ∪	GD	Direção	\hat{R}_F^2	\hat{R}_G^2
	Bin	cM	Intervalo	Conj.	Int. ^b		a	d					
qprod1	1.10-1.11	270,67	umc1737-umc1630	43,99	<u>41,37</u>	A,G	1,1616	-0,4910	0,42	DP	L02-03D	1,03	1,19
qprod2a	2.01-2.02	37,25	bnlg1017-umc1165	36,31	<u>32,47</u>	E	-1,1755	0,3814	0,32	DP	L20-01F	1,02	1,18
qprod2b	2.02	70,23	mmc1111-bnlg125	35,30	<u>28,97</u>	A,B,G	-1,0041	2,3158	2,31	SD	L20-01F	2,59	2,98
qprod2c	2.02-2.03	82,79	bnlg125-bnlg2248	36,21	<u>33,51</u>	A,B,G	-0,4034	1,4850	3,68	SD	L20-01F	0,89	1,02
qprod2d	2.05-2.06	121,90	dupssr21-nc003	37,93	<u>35,82</u>	A,E,G	-0,2355	-1,2040	5,11	SD	L20-01F	0,55	0,63
qprod2e	2.08	158,33	bnlg1662-bnlg1721	38,80	<u>35,07</u>	A,E	-1,5114	0,0833	0,06	A	L20-01F	1,60	1,85
qprod2f	2.07	180,09	umc1042-umc1560	31,15	<u>30,89</u>	A	-0,3321	0,0105	0,03	A	L20-01F	0,08	0,09
qprod3a	3.04	20,72	bnlg1904-phi029	37,08	<u>30,36</u>	C,H	1,6547	0,4921	0,30	DP	L02-03D	2,01	2,31
qprod3b	3.04-3.05	47,02	umc1025-phi053	58,70	<u>41,91</u>	E,F,G,H	3,2434	0,5091	0,16	A	L02-03D	7,47	8,61
qprod3c	3.05	80,22	phi053-phi073	78,51	<u>70,65</u>	E,G,H	2,0930	-0,0060	0,003	A	L02-03D	3,07	3,54
qprod3d	3.06-3.07	126,93	bnlg197-dupssr17	36,98	<u>33,18</u>	D,E	-1,2192	0,5727	0,47	DP	L20-01F	1,16	1,33
qprod3e	3.07-3.08	135,48	umc1528-bnlg1108	39,07	<u>33,32</u>	A,D,E	-1,5738	1,2810	0,81	D	L02-03D	2,31	2,66
qprod4a	4.10	244,09	umc1532-umc1109	36,77	<u>34,47</u>	C	-0,9275	-0,7840	0,84	D	L02-03D	0,82	0,94
qprod4b	4.10	258,75	umc1109-umc1738	36,35	<u>33,71</u>	C	-0,7397	1,0160	1,37	SD	L02-03D	0,75	0,86
qprod4c	4.10-4.11	265,12	umc1738-bnlg1890	36,61	<u>33,48</u>	C	-1,1389	-0,0290	0,03	A	L02-03D	0,91	1,05
qprod5a	5.03-5.04	42,63	bnlg1700-dupssr10	33,35	<u>28,73</u>	B,D,F,H	1,3359	0,2821	0,21	DP	L02-03D	1,25	1,47
qprod5b	5.06-5.07	95,62	umc1524-umc2013	46,28	<u>37,91</u>	B,C,D,G,H,I	2,0056	-0,6240	0,31	DP	L02-03D	2,95	3,41
qprod5c	5.07-5.08	121,19	bnlg2305-umc1792	47,75	<u>33,27</u>	B,C,D,F,G,H,I	2,7559	-0,4530	0,16	A	L02-03D	5,40	6,22

Tabela 10-Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter produção de grãos. 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 alélica e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) individual e total explicadas pelos QTLs

QTL	Posição			TRV		Amb.	Efeitos			GD	Direção	\hat{R}_F^2	\hat{R}_G^2
	Bin	cM	Intervalo	Conj.	Int.		a	d	$\frac{d \cup}{a \cup}$				
qprod8a	8.02-8.03	16,83	bnlg2235-phi125	36,93	<u>28,56</u>	C,F,H	2,1828	0,2967	0,14	A	L02-03D	3,37	3,89
qprod8b	8.03/04-8.05	28,87	bnlg1863-bnlg1812	31,71	<u>26,64</u>	B,C,F,I	1,0786	1,6404	1,52	SD	L02-03D	1,75	2,03
qprod8c	8.05-8.06	50,01	bnlg1812-bnlg240	31,07	<u>30,26</u>	I	0,4531	0,8737	1,93	SD	L02-03D	0,41	0,47
qprod8d	8.06-8.07	66,81	bnlg240-umc1055	31,16	<u>30,75</u>	I	-0,0477	0,7050	14,76	SD	L20-01F	0,16	0,20
qprod9a	9.01	0,01	phi068-umc1040	34,31	<u>28,13</u>	A,B,D,F	1,4774	1,3161	0,89	D	L02-03D	2,14	2,46
qprod9b	9.00-9.01	10,78	bnlg1272-bnlg1583	35,39	<u>28,13</u>	A,B,F	1,6651	1,7194	1,03	D	L02-03D	2,95	3,43
							Total⁸	0,69	DP	Total⁹	46,72	53,83	

^a Os nomes dos QTLs são compostos por código indicando o caráter correspondente (qprod – 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: A (Areão 01/02); B (Caterpillar 01/02); C (Areão 02/03); D (Caterpillar 02/03); E (ESALQ 02/03); F (Anhembi 0304); G (Areão 0304); H (Caterpillar 0304); I (ESALQ 0304).

Tabela 11-Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter prolificidade. 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 alélica e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) individual e total explicadas pelos QTLs

QTL ^a	Posição			TRV		Amb. ^c	Efeitos		$\cup d \cup / \cup a \cup$	GD	Direção	\hat{R}_F^2	\hat{R}_G^2
	Bin	cM	Intervalo	Conj.	Int. ^b		a	d					
qprol1	1.10 - 1.11	270,67	umc1737-umc1630	37,93	<u>37,11</u>	A,G	-0,0020	-0,0090	5,51	SD	L 20-01F	0,37	0,51
qprol2a	2.01-2.02	57,53	umc1227-mmc111	37,42	<u>26,61</u>	C,D,F	-0,0160	0,0196	1,26	SD	L 20-01F	3,80	5,16
qprol2b	2.02	70,23	mmc111-bnlg125	47,41	<u>43,67</u>	B,D,G	-0,0080	0,0144	1,82	SD	L 20-01F	1,45	1,97
qprol2c	2.02 - 2.03	81,79	bnlg125-bnlg2248	43,36	<u>42,62</u>	B,D,G	-0,0030	0,0042	1,43	SD	L 20-01F	0,15	0,21
qprol2d	2.03-2.05	114,53	bnlg2248-dupssr21	60,89	<u>55,82</u>	C,E,I	0,0184	0,0048	0,26	DP	L 02-03D	3,06	4,16
qprol2e	2.07	180,09	umc1042-umc1560	35,77	<u>29,32</u>	A,I	0,0136	-0,0150	1,07	D	L 02-03D	2,62	3,58
qprol3a	3.04	21,72	bnlg1904-phi029	54,80	<u>45,60</u>	C,H	0,0165	0,0053	0,32	DP	L 02-03D	2,52	3,43
qprol3b	3.04 -3.05	38,02	umc1025-phi053	34,95	<u>30,02</u>	E,G,H	0,0139	-0,0060	0,40	DP	L 02-03D	1,84	2,50
qprol3c	3.05	83,22	phi053-phi073	41,13	<u>39,56</u>	B,H	0,0075	0,0011	0,15	A	L 02-03D	0,50	0,68
qprol3d	3.09-3.10	225,81	umc1639-umc1641	37,47	<u>36,18</u>	F	0,0017	-0,0110	6,10	SD	L 02-03D	0,52	0,71
qprol4	4.03-4.07	157,49	umc1550-dupssr34	42,57	<u>39,16</u>	-	0,0096	0,0208	2,18	SD	L 02-03D	2,71	3,68
qprol5a	5.02-5.03	18,27	bnlg 1660-bnlg 105	33,33	<u>29,87</u>	A	-0,0120	0,0006	0,05	A	L 20-01F	1,25	1,70
qprol5b	5.04-5.05	65,74	bnlg1208-mmc0282	34,12	<u>33,76</u>	F	0,0004	0,0064	16,46	SD	L 02-03D	0,18	0,25
qprol5c	5.07-	110,41	umc2013-bnlg2305	38,00	22,89	-	0,0212	-0,0070	0,35	DP	L 02-03D	4,17	5,67
qprol5d	5.07 - 5.08	118,19	bnlg2305-umc1792	42,27	25,40	-	-0,0243	-0,0140	0,58	DP	L 02-03D	6,04	8,21
qprol6a	6.01-6.04	64,18	umc1133-mmc0523	31,00	<u>30,88</u>	A	-0,0020	0,0007	0,35	DP	L 20-01F	0,04	0,05
qprol6b	6.04-	68,20	mmc0523-umc2006	32,03	<u>31,95</u>	A	-0,0020	0,0003	0,16	A	L 20-01F	0,02	0,03
qprol8a	8.02 - 8.03	22,83	bnlg2235-phi125	34,94	<u>30,92</u>	C,F	0,0100	0,0114	1,14	D	L 02-03D	1,44	1,96
qprol8b	8.07-8.08	95,80	umc1055-bnlg1056	31,85	<u>30,65</u>	A,C	-0,0020	-0,0100	3,92	SD	L 20-01F	0,45	0,61
Total⁸									1,07	D	Total	33,31	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: A (Areão 01/02); B (Caterpillar 01/02); C (Areão 02/03); D (Caterpillar 02/03); E (ESALQ 02/03); F (Anhembi 0304); G (Areão 0304); H (Caterpillar 0304); I (ESALQ 0304).

Tabela 12- Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter peso de 500 grãos. 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 alélica e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) individual e total explicadas pelos QTLs

QTL ^a	Posição			TRV		Amb. ^c	Efeitos		∪d∪ /∪a ∪	GD	Direção	\hat{R}_F^2	\hat{R}_G^2
	Bin	cM	Intervalo	Conj.	Int. ^b		a	d					
qp500-1a	1.06-1.07	175,96	umc 1919-bnlg 615	30,11	<u>28,56</u>	C	-0,8554	-1,3823	1,62	SD	L20-01F	0,76	0,83
qp500-1b	1.08-1.09/10	205,61	dupssr 12-bnlg 1720	31,07	<u>27,37</u>	-	-1,3274	0,9962	0,75	DP	L20-01F	1,02	1,12
qp500-2a	2.01-2.02	44,25	bnlg 1017-umc 1165	30,22	<u>27,05</u>	-	-1,4584	0,3150	0,22	DP	L20-01F	0,98	1,08
qp500-2b	2.01-2.02	49,75	umc 1165-umc 1227	31,94	<u>27,51</u>	E	-1,6068	0,8828	0,55	DP	L20-01F	1,34	1,47
qp500-2c	2.01-2.02	54,53	umc 1227-mmcc 111	34,44	<u>31,07</u>	-	-1,6973	0,0855	0,05	A	L20-01F	1,30	1,43
qp500-2d	2.07-2.08	169,30	bnlg 2077-umc 1042	27,36	<u>24,12</u>	C	-1,5750	-1,0944	0,69	DP	L20-01F	1,39	1,52
qp500-3a	3.04-3.05	52,02	umc 1025-phi 053	27,12	15,01	-	3,2699	3,3565	1,03	D	L02-03D	7,37	8,08
qp500-3b	3.05	68,22	phi 053-phi 073	37,35	18,49	-	3,2410	4,0239	1,24	SD	L02-03D	8,39	9,20
qp500-3c	3.09-3.10	210,80	umc 1052-umc 1594	34,04	21,66	-	-2,8625	3,0882	1,08	D	L20-01F	5,85	6,41
qp500-3d	3.09-3.10	230,81	umc 1639-umc 1641	35,35	<u>33,04</u>	D,H,I	-1,2918	0,7886	0,61	DP	L20-01F	0,89	0,96
qp500-4a	4.05-4.06	112,79	bnlg 252-nc 005	35,52	<u>23,02</u>	C,D,E,G H	-3,8900	1,4370	0,37	DP	L20-01F	7,29	8,00
qp500-4b	4.03-4.05	124,89	umc 1088-umc 1550	27,18	15,93	-	-2,7026	0,1790	0,07	A	L20-01F	3,30	3,62
qp500-4c	4.10-4.11	265,12	umc 1738-bnlg 1890	29,63	<u>28,26</u>	F	0,7966	-0,7510	0,94	D	L02-03D	0,41	0,45
qp500-5a	5.04-5.05	61,74	bnlg 1208-mmcc 0282	34,21	<u>29,44</u>	C,D,E,G H,I	1,7260	0,8854	0,51	DP	L02-03D	1,52	1,67
qp500-5b	5.05-5.06	84,35	mmcc 0282-umc 1524	35,14	<u>29,24</u>	C,D,E,G H,I	2,1027	0,4565	0,22	DP	L02-03D	2,04	2,24
qp500-5c	5.06-5.07	94,62	umc 1524-umc 2013	34,95	<u>31,22</u>	C,E,G,I	1,6542	0,3072	0,19	A	L02-03D	1,26	1,38
qp500-9	9.02	48,35	bnlg 1082-bnlg 1401	31,77	<u>29,06</u>	E	-0,9186	1,3162	1,43	SD	L20-01F	0,77	0,85
							Total⁸	0,76	DP	Total⁹	45,90	50,33	

^a Os nomes dos QTLs são compostos por código indicando o caráter correspondente (qp500 – QTL para peso de 500 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: C (Areão 02/03); D (Caterpillar 02/03); E (ESALQ 02/03); F (Anhembi 0304); G (Areão 0304); H (Caterpillar 0304); I (ESALQ 0304).

Tabela 13-Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter comprimento de espiga. 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 alélica e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) individual e total explicadas pelos QTLs

QTL ^a	Posição			TRV		Amb. ^c	Efeitos			GD	Direção	\hat{R}_F^2	\hat{R}_G^2
	Bin	cM	Intervalo	Conj.	Int. ^b		a	d	$\frac{\cup d \cup}{\cup a \cup}$				
qce1a	1.02	68,15	bnlg 1953-bnlg 1007	31,32	<u>25,30</u>	D,E,G	-0,1476	-0,0132	0,08	A	L20-01F	1,89	2,16
qce1b	1.02	70,53	bnlg 1007-bnlg 1083	28,84	<u>23,43</u>	D,E,G	-0,1335	-0,0427	0,32	DP	L20-01F	1,62	1,85
qce1c	1.03-1.04	94,30	bnlg 1203-umc 1917	32,41	<u>28,04</u>	D,I	-0,1932	0,1155	0,60	DP	L20-01F	3,80	4,35
qce1d	1.04-1.05	121,79	bnlg 1811-umc 2025	37,49	<u>32,03</u>	C,I	-0,1314	0,1427	1,09	D	L20-01F	2,37	2,72
qce1e	1.06-1.07	158,96	umc 1919-bnlg 615	31,48	<u>20,17</u>	-	0,0190	-0,2669	14,04	SD	L02-03D	3,11	3,56
qce2a	2.02	62,23	mmc 111-bnlg 125	31,56	<u>24,52</u>	F,G,I	-0,0354	0,2251	6,36	SD	L20-01F	2,30	2,63
qce2b	2.06-2.07	122,70	nc 003-umc 1946	41,33	21,11	-	-0,2790	0,1196	0,43	DP	L20-01F	7,35	8,41
qce2c	2.07-2.08	139,84	bnlg 1329-phi 127	34,56	20,04	-	-0,2818	-0,0376	0,13	A	L20-01F	6,93	7,93
qce2d	2.08	152,03	phi 127-bnlg 1662	39,13	<u>27,70</u>	D,G,H,I	-0,2797	0,0087	0,03	A	L20-01F	6,77	7,75
qce2e	2.07-2.08	163,91	bnlg 1721-bnlg 1045	32,35	<u>24,85</u>	D,H,I	-0,2043	-0,0061	0,04	A	L20-01F	3,61	4,13
qce2f	2.07-2.08	167,51	bnlg 1045-bnlg 2077	33,37	<u>23,07</u>	D,G,H,I	-0,2526	-0,0269	0,11	A	L20-01F	5,55	6,35
qce3a	3.02-3.04	11,37	bnlg 1647-bnlg 1904	26,55	<u>23,92</u>	I	-0,0909	0,0510	0,56	DP	L20-01F	0,83	0,95
qce3b	3.04-3.05	52,02	umc 1025-phi 053	27,56	<u>27,30</u>	H	0,0325	-0,0276	0,85	D	L02-03D	0,12	0,14
qce3c	3.05	76,22	phi 053-phi 073	36,43	<u>35,63</u>	H	-0,0619	0,0430	0,69	DP	L20-01F	0,41	0,47
qce4	4.09-4.10	215,39	umc 1939-umc 1532	30,78	<u>29,13</u>	H	-0,0295	-0,1074	3,63	SD	L20-01F	0,57	0,68
qce5	5.07 - 5.08	122,19	bnlg 2305-umc 1792	32,18	<u>27,57</u>	C,D,F,H	0,1192	0,1921	1,61	SD	L02-03D	2,82	3,23
qce8	8.05-80.6	54,01	bnlg 1812-bnlg 240	29,90	<u>26,23</u>	C,I	-0,0236	0,1896	8,05	SD	L20-01F	1,60	1,83
qce9	9.04-9.07	78,75	bnlg 1209-bnlg 1525	26,68	<u>22,77</u>	G,I	0,0273	-0,1704	6,24	SD	L02-03D	1,32	1,51
							Total⁸	1,84	SD	Total⁹	52,99	60,64	

^a Os nomes dos QTLs são compostos por código indicando o caráter correspondente (qce – QTL para comprimento de espiga), 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: C (Areão 02/03); D (Caterpillar 02/03); E (ESALQ 02/03); F (Anhembi 0304); G (Areão 0304); H (Caterpillar 0304); I (ESALQ 0304).

Tabela 14-Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter diâmetro de espiga. 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 alélica e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) individual e total explicadas pelos QTLs

QTL ^a	Posição			TRV		Amb. ^c	Efeitos		UdU/ UaU	GD	Direção	\hat{R}_F^2	\hat{R}_G^2	
	Bin	cM	Intervalo	Conj.	Int. ^b		a	d						
qde2a	2.00-2.02	47,75	umc 1165-umc 1227	54,00	<u>42,76</u>	D,E,G	-0,0356	0,0296	0,83	D	L 20-01F	2,65	2,81	
qde2b	2.03-2.05	105,53	bnlg 2248-dupssr 21	27,86	<u>27,40</u>	-	-0,0090	0,0059	0,65	DP	L 20-01F	0,15	0,16	
qde3a	3.02-3.04	13,37	bnlg 1647-bnlg 1904	27,32	<u>23,57</u>	F,H,I	0,0228	-0,0164	0,72	DP	L 02-03D	1,01	1,08	
qde3b	3.04-3.05	44,02	umc 1025-phi 053	45,18	19,58	-	0,0721	0,0749	1,04	D	L 02-03D	12,42	13,18	
qde3c	3.05	73,22	phi 053-phi 073	43,06	18,71	-	0,0682	0,0741	1,09	D	L 02-03D	11,49	12,19	
qde3d	3.08-3.09	167,91	bnlg 1108-bnlg 1754	32,67	<u>23,07</u>	C,E,F,H	-0,0520	0,0261	0,50	DP	L 20-01F	4,43	5,02	
qde3e	3.09	182,60	bnlg 1496-umc 1052	28,47	15,75	-	-0,0623	0,0248	0,40	DP	L 20-01F	6,50	6,90	
qde3f	3.09-3.10	214,80	umc 1052-umc 1594	28,49	<u>22,76</u>	D,G,H	-0,0177	0,0492	2,78	SD	L 20-01F	2,37	2,51	
qde4a	4.05-4.06	103,79	bnlg 252-nc 005	33,36	<u>29,31</u>	G,H	-0,0257	0,0090	0,35	DP	L 20-01F	1,09	1,15	
qde4b	4.10	258,75	umc 1109-umc 1738	29,11	<u>26,68</u>	-	0,0085	0,0055	0,65	DP	L 02-03D	0,14	0,15	
qde5a	5.03 - 5.04	47,63	bnlg 1700-dupssr 10	29,95	<u>24,30</u>	D,F,H	0,0437	-0,0078	0,18	A	L 02-03D	3,02	3,20	
qde5b	5.04-5.05	60,74	bnlg 1208-mmcc 0282	30,33	18,10	-	0,0485	0,0152	0,31	DP	L 02-03D	3,83	4,07	
qde7	7.03	100,34	umc 1112-bnlg 1805	28,84	<u>24,01</u>	-	0,0238	0,0263	1,10	D	L 02-03D	1,42	1,50	
qde8	8.05-8.06	48,01	bnlg 1812-bnlg 240	26,96	<u>24,02</u>	I	-0,0097	0,0360	3,71	SD	L 20-01F	1,15	1,23	
qde9a	9.02-9.03	56,99	umc 1033-phi 065	26,57	8,78	-	-0,0530	0,0458	0,86	D	L 20-01F	5,99	6,36	
qde9b	9.04	73,72	bnlg 1714-bnlg 1209	31,17	16,65	-	-0,0553	0,0116	0,21	DP	L 20-01F	4,85	5,15	
qde10	10.07	98,45	umc 1569-umc 1038	26,97	21,09	-	-0,0339	-0,0321	0,95	D	L 20-01F	2,58	2,74	
									Total⁸	0,87	D	Total⁹	65,39	69,42

^a Os nomes dos QTLs são compostos por código indicando o caráter correspondente (qde – QTL para diâmetro de espiga), 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: C (Areão 02/03); D (Caterpillar 02/03); E (ESALQ 02/03); F (Anhembí 0304); G (Areão 0304); H (Caterpillar 0304); I (ESALQ 0304).

Tabela 15-Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter diâmetro de sabugo. 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 alélica e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) individual e total explicadas pelos QTLs

QTL ^a	Posição			TRV		Amb. ^c	Efeitos		∪d ∪/∪ a∪	GD	Direção	\hat{R}_F^2	\hat{R}_G^2
	Bin	cM	Intervalo	Conj.	Int. ^b		a	d					
qds1a	1.03-1.04	81,30	bnlg 1203-umc 1917	34,14	<u>22,86</u>	C,D,F, G,H,I	-0,0269	-0,0179	0,66	DP	L20-01F	3,66	3,97
qds1b	1.04-1.05	120,79	bnlg 1811-umc 2025	30,96	<u>24,88</u>	D,E,I	-0,0093	0,0256	2,76	SD	L20-01F	1,71	1,86
qds1c	1.08- 1.09/10	212,61	dupssr 12-bnlg 1720	28,67	<u>24,02</u>	C	-0,0119	0,0177	1,49	SD	L20-01F	1,23	1,34
qds1d	1.11-1.12	303,34	umc 1630-umc 1797	38,35	<u>24,72</u>	C,E,F, G,I	0,0290	-0,0146	0,50	DP	L02-03D	3,92	4,26
qds2a	2.01-2.02	50,53	umc 1227-mmcc 111	32,27	<u>23,49</u>	E,F,G	-0,0179	0,0268	1,50	SD	L20-01F	2,80	3,05
qds2b	2.07-2.08	161,91	bnlg 1721-bnlg 1045	35,53	<u>34,83</u>	-	-0,0014	-0,0119	8,35	SD	L20-01F	0,30	0,33
qds2c	2.07-2.08	168,51	bnlg 1045-bnlg 2077	31,58	<u>31,11</u>	-	-0,0071	0,0045	0,64	DP	L20-01F	0,25	0,27
qds3a	3.07 - 3.08	130,48	umc 1528-bnlg 1108	32,65	<u>26,84</u>	D,E	-0,0201	0,0151	0,75	DP	L20-01F	2,14	2,33
qds3b	3.09-3.10	210,80	umc 1052-umc 1594	34,14	<u>25,49</u>	D,G	-0,0217	0,0330	1,52	SD	L20-01F	4,21	4,57
qds3c	3.09-3.10	229,81	umc 1639-umc 1641	32,92	<u>26,14</u>	D,G	-0,0188	0,0333	1,77	SD	L20-01F	3,76	4,09
qds4	4.10-4.11	261,12	umc 1738-bnlg 1890	27,96	<u>27,70</u>	-	-0,0045	0,0020	0,43	DP	L20-01F	0,09	0,10
qds5a	5.01- 5.02/03	4,01	umc 1365-bnlg 1660	30,02	<u>28,77</u>	C	-0,0093	-0,0132	1,42	SD	L20-01F	0,72	0,78
qds5b	5.05-5.06	85,35	mmcc 0282-umc 1524	33,05	<u>31,26</u>	D,F	0,0146	0,0065	0,45	DP	L02-03D	0,96	1,05
qds8	8.03/04- 8.05	43,87	bnlg 1863-bnlg 1812	32,62	<u>31,59</u>	-	-0,0054	0,0140	2,60	SD	L20-01F	0,52	0,57
Total⁸									1,34	SD	Total⁹	26,27	28,55

^a Os nomes dos QTLs são compostos por código indicando o caráter correspondente (qds – QTL para diâmetro de sabugo), 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: C (Areão 02/03); D (Caterpillar 02/03); E (ESALQ 02/03); F (Anhembí 0304); G (Areão 0304); H (Caterpillar 0304); I (ESALQ 0304).

Tabela 16-Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter profundidade de grão. 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 alélica e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) individual e total explicadas pelos QTLs

QTL ^a	Posição			TRV		Amb. ^c	Efeitos		$\frac{UdU/Ua}{U}$	GD	Direção	\hat{R}_F^2	\hat{R}_G^2
	Bin	cM	Intervalo	Conj.	Int. ^b		a	d					
qprof1a	1.02	61,09	bnlg 1178-bnlg 1953	26,62	20,37	-	0,0175	0,0202	1,16	D	L02-03D	1,86	2,03
qprof1b	1.06	149,30	bnlg 2057-bnlg 1057	43,97	<u>43,32</u>	-	6×10^{-6}	0,0092	1462,97	SD	L02-03D	0,16	0,17
qprof3	3.04-3.05	56,02	umc 1025-phi 053	35,86	20,03	-	0,0351	0,0197	0,56	DP	L02-03D	5,22	5,70
qprof4	4.05-4.06	103,79	bnlg 252-nc 005	29,86	<u>23,48</u>	D,G,H, I	-0,0160	0,0184	1,12	D	L20-01F	1,60	1,75
qprof5a	5.03-5.04	48,63	bnlg 1700-dupssr 10	35,59	20,57	-	0,0365	-0,0080	0,23	DP	L02-03D	5,00	5,47
qprof5b	5.04	55,71	dupssr 10-bnlg 1208	35,18	22,33	-	0,0335	0,0014	0,04	A	L02-03D	4,11	4,49
qprof5c	5.04-5.05	63,74	bnlg 1208-mmcc 0282	35,72	<u>25,83</u>	C,D,E, G	0,0301	0,0085	0,28	DP	L02-03D	3,43	3,75
qprof5d	5.05-5.06	81,35	mmcc 0282-umc 1524	27,25	22,21	-	0,0232	-0,0060	0,24	DP	L02-03D	2,02	2,21
qprof6a	6.00-6.01	20,01	bnlg 238-bnlg 1600	43,24	20,82	-	-0,0510	-0,0050	0,10	A	L20-01F	9,48	10,35
qprof6b	6.00-6.01	30,14	bnlg 1600-bnlg 426	43,00	<u>23,49</u>	C,D,E, F,G,H	-0,0450	-0,0050	0,12	A	L20-01F	7,50	8,19
qprof6c	6.01-6.04	48,18	umc 1133-mmcc 0523	34,23	<u>23,04</u>	E,G	-0,0360	-0,0050	0,15	A	L20-01F	4,70	5,14
qprof6d	6.06-6.07	121,11	umc 1762-umc 1248	31,77	<u>30,00</u>	-	0,0104	-0,0190	1,86	SD	L02-03D	1,07	1,17
qprof6e	6.07-6.08	130,42	umc 1248-umc 1653	28,13	<u>25,63</u>	-	0,0067	-0,0200	2,98	SD	L02-03D	0,89	0,97
qprof9a	9.02	51,82	umc 1037-umc 1033	32,51	16,11	-	-0,0220	0,0532	2,42	SD	L20-01F	6,94	7,58
qprof9b	9.02-9.03	53,99	umc 1033-phi 065	38,53	19,00	-	-0,0230	0,0485	2,08	SD	L20-01F	6,28	6,86
qprof9c	9.03-9.04	71,85	phi 065-bnlg 1714	30,59	<u>24,47</u>	C,E	-0,0220	0,0142	0,65	DP	L20-01F	2,11	2,31
							Total⁸	4,41	4,41	SD	Total⁹	62,37	68,13

^a Os nomes dos QTLs são compostos por código indicando o caráter correspondente (qprof – QTL para profundidade de grão), 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: C (Areão 02/03); D (Caterpillar 02/03); E (ESALQ 02/03); F (Anhembi 03/04); G (Areão 03/04); H (Caterpillar 03/04); I (ESALQ 03/04).

Tabela 17-Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter número de fileiras. 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 alélica e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) individual e total explicadas pelos QTLs

QTL ^a	Posição			TRV		Amb. ^c	Efeitos		$\frac{UdU}{aU}$	GD	Direção	\hat{R}_F^2	\hat{R}_G^2
	Bin	cM	Intervalo	Conj.	Int. ^b		a	d					
qnfil1a	1.02	70,53	bnlg 1007-bnlg 1083	36,62	<u>25,26</u>	E,F,G,I	-0,1776	-0,1988	1,12	D	L 20-01F	3,07	3,25
qnfil1b	1.02-1.03	74,91	bnlg 1083-bnlg 439	40,29	<u>30,61</u>	E,F,G,I	-0,1760	-0,1995	1,13	D	L 20-01F	3,05	3,22
qnfil2	2.01-2.02	53,53	umc 1227-mm 111	28,77	<u>23,12</u>	D,F,G	-0,0937	0,1916	2,04	SD	L 20-01F	1,63	1,72
qnfil3a	3.02-3.04	17,37	bnlg 1647-bnlg 1904	27,29	<u>23,80</u>	G,H,I	-0,0561	-0,2099	3,74	SD	L 20-01F	1,51	1,60
qnfil3b	3.08-3.09	167,91	bnlg 1108-bnlg 1754	30,24	16,83	-	-0,2088	0,3464	1,66	SD	L 20-01F	6,21	6,56
qnfil3c	3.09	193,60	bnlg 1496-umc 1052	31,84	21,40	-	-0,0567	0,4018	7,09	SD	L 20-01F	5,03	5,32
qnfil3d	3.09-3.10	203,80	umc 1052-umc 1594	33,39	<u>25,69</u>	D,E,G	0,0067	0,3391	38,80	SD	L 02-03D	3,45	3,65
qnfil3e	3.09-3.10	229,81	umc 1639-umc 1641	28,09	<u>25,02</u>	E	0,0519	0,2184	4,21	SD	L 02-03D	1,59	1,68
qnfil4a	4.09-4.10	239,39	umc 1939-umc 1532	31,50	21,81	-	-0,1399	-0,4226	3,02	SD	L 20-01F	6,52	6,90
qnfil4b	4.10-4.11	265,12	umc 1738-bnlg 1890	26,72	<u>23,97</u>	-	-0,1111	0,0647	0,58	DP	L 20-01F	0,86	0,91
qnfil9a	9.02	39,35	bnlg 1082-bnlg 1401	29,35	<u>27,48</u>	G	-0,0545	0,1315	2,41	SD	L 20-01F	0,70	0,74
qnfil9b	9.02-9.03	56,99	umc 1033-phi 065	27,54	11,30	-	-0,2283	0,3135	1,37	SD	L 20-01F	6,07	6,42
qnfil9c	9.03-9.04	71,85	phi 065-bnlg 1714	31,02	14,65	-	-0,2632	0,2562	0,97	D	L 20-01F	6,11	6,47
qnfil10	10.07	103,45	umc 1569-umc 1038	28,41	<u>24,84</u>	-	-0,0935	-0,1646	1,76	SD	L 20-01F	1,34	1,41
							Total⁸		5,11	SD	Total⁹	47,13	49,65

^a Os nomes dos QTLs são compostos por código indicando o caráter correspondente (qnfil – QTL para número de fileiras), 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: C (Areão 02/03); D (Caterpillar 02/03); E (ESALQ 02/03); F (Anhembí 0304); G (Areão 0304); H (Caterpillar 0304); I (ESALQ 0304).

Tabela 18-Mapeamento de QTLs em múltiplos ambientes para o caráter número de grãos por fileira. 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 alélica e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) individual e total explicadas pelos QTLs

QTL ^a	Posição			TRV		Amb. ^c	Efeitos		$\frac{UdU}{UaU}$	GD	Direção	\hat{R}_F^2	\hat{R}_G^2
	Bin	cM	Intervalo	Conj.	Int. ^b		a	d					
qngfil1a	1.05-1.06	135,03	umc 2025-bnlg 2057	30,56	<u>28,50</u>	I	0,1444	0,4531	3,14	SD	L02-03D	1,18	1,34
qngfil1b	1.06	158,37	bnlg 1057-umc 1919	26,43	20,65	-	-0,0602	-0,5316	8,83	SD	L20-01F	1,39	1,57
qngfil1c	1.07-1.08	195,88	umc 1147-dupssr 12	32,61	<u>32,37</u>	F	-0,0170	0,1292	7,60	SD	L20-01F	0,08	0,09
qngfil1d	1.08-1.09/10	212,61	dupssr 12-bnlg 1720	27,11	20,66	-	-0,4769	-0,1260	0,26	DP	L20-01F	2,26	2,55
qngfil2a	2.05-2.06	121,90	dupssr 21-nc 003	30,36	<u>23,04</u>	C,E,G	-0,7056	0,3120	0,44	DP	L20-01F	5,24	5,92
qngfil2b	2.07-2.08	133,84	bnlg 1329-phi 127	26,88	21,53	-	-0,4491	0,0797	0,18	A	L20-01F	1,96	2,22
qngfil2c	2.08	152,03	phi 127-bnlg 1662	32,20	<u>23,66</u>	D,E,G	-0,7847	0,1551	0,20	A	L20-01F	6,02	6,80
qngfil2d	2.07-2.08	169,30	bnlg 2077-umc 1042	27,30	18,09	-	-0,8332	0,1621	0,19	A	L20-01F	6,78	7,66
qngfil2e	2.07	187,09	umc 1042-umc 1560	34,65	<u>22,87</u>	E,F,I	-0,0480	0,9328	19,42	SD	L20-01F	4,19	4,74
qngfil3	3.09-3.10	218,24	umc 1594-umc 1639	33,23	8,44	-	0,6604	-0,8450	1,28	SD	L02-03D	7,60	8,59
qngfil4a	4.05	124,11	nc 005-umc 1088	33,81	<u>31,57</u>	D,E	0,2868	0,0402	0,14	A	L02-03D	0,80	0,90
qngfil4b	4.03-4.05	130,89	umc 1088-umc 1550	35,98	<u>29,34</u>	D,E,I	0,5217	0,1082	0,21	DP	L02-03D	2,66	3,01
qngfil5	5.03-5.04	48,63	bnlg 1700-dupssr 10	47,48	<u>39,91</u>	D,E,G, H,I	-0,2436	0,8045	3,30	SD	L20-01F	3,67	4,15
qngfil6a	6.00-6.01	20,01	bnlg 238-bnlg 1600	28,59	<u>25,54</u>	I	0,1980	-0,8491	4,29	SD	L02-03D	3,83	4,33
qngfil6b	6.05-6.06	92,12	nc 013-umc 1762	27,30	<u>26,98</u>	C	-0,0879	0,0953	1,08	D	L20-01F	0,12	0,13
							Total⁸	2,99	D	Total⁹	47,77	54,00	

^a Os nomes dos QTLs são compostos por código indicando o caráter correspondente (qngfil – QTL para número de grãos por fileira), 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: C (Areão 02/03); D (Caterpillar 02/03); E (ESALQ 02/03); F (Anhembi 0304); G (Areão 0304); H (Caterpillar 0304); I (ESALQ 0304).

Tabela 19-Regiões genômicas de coincidência entre as posições de QTLs mapeados para diferentes caracteres

(continua)						
Crom.	Caracteres	QTLs	Posição	IC	Intervalo	Bin
3	PG	qprod3b	47,02	[41,02;52,02]	[umc 1025-phi 053]	3.04-3.05
	Prol	qprol3b	38,02	[33,02;44,02]		
	P500	qp500-3a	52,02	[44,02;60,02]		
	CE	qce3b	52,02	[44,02;60,02]		
	DE	qde3b	44,02	[38,02;52,02]		
	Prof	qprof3	56,02	[43,02;60,02]		
3	PG	qprod3c	80,22	[75,22;85,22]	[phi 053-phi 073]	3.05
	Prol	qprol3c	83,22	[76,22;85,22]		
	P500	qp500-3b	68,22	[60,22;76,22]		
	CE	qce3c	76,22	[68,22;85,22]		
	DE	qde3c	73,22	[64,22;79,22]		
4	PG	qprod4c	265,12	[261,12;265,12]	[umc 1738-bnlg 1890]	4.10-4.11
	P500	qp500-4c	265,12	[262,12;265,12]		
	DS	qds4	261,12	[261,12;264,12]		
	NFil	qnfil4b	265,12	[264,12;264,12]		
5	PG	qprod5a	42,63	[42,63;47,63]	[bnlg 1700-dupssr 10]	5.3-5.4
	DE	qde5a	47,63	[42,63;50,63]		
	Prof	qprof5a	48,63	[43,63;53,63]		
	NGFil	qngfil5	48,63	[44,63;52,63]		
2	Prol	qprol2a	57,53	[54,53;58,53]	[umc 1227-mmc 111]	2.01-2.02
	P500	qp500-2c	54,53	[50,53;57,53]		
	DS	qds2a	50,53	[50,53;54,53]		
	NFil	qnfil2	53,53	[50,53;58,53]		
3	P500	qp500-3c	210,80	[201,80;217,80]	[umc 1052-umc 1594]	3.09-3.10
	DE	qde3f	214,80	[206,80;217,80]		
	DS	qds3b	210,80	[203,80;217,80]		
	NFil	qnfil3d	203,80	[197,80;210,80]		
3	Prol	qprol3d	225,81	[219,81;233,81]	[umc 1639-umc 1641]	3.9-3.10
	P500	qp500-3d	230,81	[221,81;238,81]		
	DS	qds3c	229,81	[222,81;235,81]		
	NFil	qnfil3e	229,81	[222,81;236,81]		
5	Prol	qprol5b	65,74	[58,74;71,74]	[bnlg 1208-mmc0282]	5.4-5.5
	P500	qp500-5a	61,74	[58,74;72,74]		
	DE	qde5b	60,74	[58,74;69,74]		
	Prof	qprof5c	63,74	[58,74;70,74]		

Tabela 19-Regiões genômicas de coincidência entre as posições de QTLs mapeados para diferentes caracteres

(continuação)						
Crom.	Caracteres	QTLs	Posição	IC	Intervalo	Bin
2	PG	qprod2b	70,23	[59,23;76,23]	[mmc 111-bnlg 125]	2.02
	Prol	qprol2b	70,23	[67,23;73,23]		
	CE	qce2a	62,23	[59,23;70,23]		
2	PG	qprod2f	180,09	[174,09;187,09]	[umc 1042-umc 1560]	2.07
	Prol	qprol2e	180,09	[176,09;184,09]		
	NGFil	qngfil2e	187,09	[183,09;187,09]		
5	PG	qprod5c	121,19	[114,19;127,19]	[bnlg 2305-umc 1792]	5.7-5.8
	Prol	qprol5d	118,19	[111,19;125,19]		
	CE	qce5	122,19	[115,19;131,19]		
8	PG	qprod8c	50,01	[45,01;55,01]	[bnlg 1812-bnlg 1082]	8.05-8.06
	CE	qce8	54,01	[46,01;58,01]		
	DE	qde8	48,01	[45,01;55,01]		
1	P500	qp500-1b	205,61	[202,61;210,61]	[dupssr 12-bnlg 1720]	1.08-1.09/10
	DS	qds1c	212,61	[209,61;212,61]		
	NGFil	qngfil1d	212,61	[206,61;212,61]		
1	P500	qp500-1b	205,61	[202,61;210,61]	[dupssr 12-bnlg 1720]	1.08-1.09/10
	DS	qds1c	212,61	[209,61;212,61]		
	NGFil	qngfil1d	212,61	[206,61;212,61]		
4	P500	qp500-4a	112,79	[104,79;117,79]	[bnlg 252-nc 005]	4.05-4.06
	DE	qde4a	103,79	[103,79;112,79]		
	Prof	qprof4	103,79	[103,79;119,79]		
5	P500	qp500-5b	84,35	[78,35;89,35]	[mmc 0282-umc1524]	5.5-5.6
	DS	qds5b	85,35	[75,35;89,35]		
	Prof	qprof5d	81,35	[75,35;89,35]		
9	DE	qde9a	56,99	[53,99;63,99]	[umc 1033-phi 065]	9.02-9.03
	Prof	qprof9b	53,99	[53,99;56,99]		
	NFil	qnfil9b	56,99	[53,99;63,99]		
1	PG	qprod1	270,67	[263,61;277,61]	[umc 1737-umc 1630]	1.10-1.11
	Prol	qprol1	270,67	[263,61;277,61]		

Tabela 19-Regiões genômicas de coincidência entre as posições de QTLs mapeados para diferentes caracteres

(continuação)						
Crom.	Caracteres	QTLs	Posição	IC	Intervalo	Bin
2	PG	qprod2c	82,79	[76,79;85,79]	[bnlg 125-bnlg 2248]	2.02-2.03
	Prol	qprol2c	81,79	[76,79;86,79]		
3	PG	qprod3a	20,72	[20,72;23,72]	[bnlg 1904-phi 029]	3.04
	Prol	qprol3a	21,72	[20,72;23,72]		
8	PG	qprod8a	16,83	[12,83;23,83]	[bnlg 2235-phi 125]	8.02-8.03
	Prol	qprol8a	22,83	[12,83;25,83]		
2	PG	qprod2a	37,25	[37,25;43,25]	[bnlg 1017-umc 1165]	2.01-2.02
	P500	qp500-2a	44,25	[37,25;47,25]		
5	PG	qprod5b	95,62	[90,62;100,62]	[umc 1524-umc 2013]	5.6-5.7
	P500	qp500-5c	94,62	[89,62;100,62]		
4	PG	qprod4b	258,75	[251,75;260,75]	[umc 1109-umc 1738]	4.10
	DE	qde4b	258,75	[255,75;260,75]		
3	PG	qprod3e	135,48	[130,48;141,48]	[umc 1528-bnlg 1108]	3.07-3.08
	DS	qds3a	130,48	[130,48;141,48]		
8	PG	qprod8b	28,87	[28,87;44,87]	[bnlg 1863-bnlg 1812]	8.03/04-8.05
	DS	qds8	43,87	[37,87;44,87]		
2	PG	qprod2d	121,90	[117,90;121,90]	[dupssr 21-nc 003]	2.05-2.06
	NGFil	qngfil2a	121,90	[117,90;121,90]		
6	Prol	qprol6a	64,18	[57,18;66,18]	[umc 1133-mm0523]	6.01-6.04
	Prof	qprof6c	48,18	[40,18;63,18]		
1	P500	qp500-1a	175,96	[166,96;184,96]	[umc 1919-bnlg 615]	1.06-1.07
	CE	qce1e	158,96	[158,96;170,96]		
2	P500	qp500-2b	49,75	[47,75;49,75]	[umc 1165-umc 1227]	2.01-2.02
	DE	qde2a	47,75	[47,75;49,75]		
9	P500	qp500-9	48,35	[42,35;48,35]	[bnlg 1082-bnlg 1401]	9.02
	NFil	qnfil9a	39,35	[39,35;45,35]		
2	P500	qp500-2d	169,29	[169,29;171,69]	[bnlg 2077-umc 1042]	2.07-2.08
	NGFil	qngfil2d	169,29	[169,29;170,69]		

Tabela 19-Regiões genômicas de coincidência entre as posições de QTLs mapeados para diferentes caracteres

							(conclusão)
Crom.	Caracteres	QTLs	Posição	IC	Intervalo	Bin	
4	P500	qp500-4b	124,89	[124,89;129,89]	[umc 1088-umc 1550]	4.3-4.5	
	NGFil	qngfil4b	130,89	[124,89;136,89]			
1	CE	qce1d	121,79	[120,79;125,79]	[bnlg 1811-umc 2025]	1.04-1.05	
	DS	qds1b	120,79	[120,79;122,79]			
2	CE	qce2e	163,90	[160,90;164,90]	[bnlg 1721-bnlg 1045]	2.07-2.08	
	DS	qds2b	161,90	[160,90;163,90]			
2	CE	qce2f	167,51	[165,51;168,51]	[bnlg 1045-bnlg 2077]	2.07-2.08	
	DS	qds2c	168,51	[166,51;168,51]			
1	CE	qce1b	70,53	[69,53;70,53]	[bnlg 1007-bnlg 1083]	1.02	
	NFil	qnfil1a	70,53	[69,53;70,53]			
2	CE	qce2c	139,84	[133,84;144,84]	[bnlg 1329-phi 127]	2.07-2.08	
	NGFil	qngfil2b	133,84	[133,84;144,84]			
2	CE	qce2d	152,03	[147,03;155,03]	[phi 127-bnlg 1662]	2.08	
	NGFil	qngfil2c	152,03	[148,03;157,03]			
3	DE	qde3d	167,91	[159,91;174,91]	[bnlg 1108-bnlg 1754]	3.08-3.09	
	NFil	qnfil3b	167,91	[158,91;174,91]			
3	DE	qde3e	182,60	[181,60;187,60]	[bnlg 1496-umc 1052]	3.09	
	NFil	qnfil3c	193,60	[185,60;197,60]			
10	DE	qde10	98,45	[96,45;101,45]	[umc 1569-umc 1038]	10.07	
	NFil	qnfil10	103,45	[100,45;103,45]			
9	Prof	qprof9c	71,85	[66,85;72,85]	[phi 065-bnlg 1714]	9.03-9.04	
	NFil	qnfil9c	71,85	[66,85;72,85]			
6	Prof	qprof6a	20,01	[10,01;27,01]	[bnlg 238-bnlg 1600]	6.00-6.01	
	NGFil	qngfil6a	20,01	[11,01;27,01]			

