

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

Estudo da herança dos caracteres *stay-green*, produção e seus componentes em milho utilizando o delineamento III e mapeamento de QTL

Pedro Radi Belicuas

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

**Piracicaba
2009**

Pedro Radi Belicuas
Engenheiro Agrônomo

Estudo da herança dos caracteres *stay-green*, produção de grãos e seus componentes em milho utilizando o delineamento III e mapeamento de QTL

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
2009

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

Belicuas, Pedro Radi

Estudo da herança dos caracteres *stay-green*, produção e seus componentes em milho utilizando o delineamento III e mapeamento de QTL / Pedro Radi Belicuas. - - Piracicaba, 2009.

97 p. : il.

Tese (Doutorado) - - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 2009.
Bibliografia.

1. Grãos – Produção 2. Hereditariedade 3. Mapeamento genético 4. Melhoramento genético vegetal 5. Milho I. Título

CDD 633.15

B431e

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

Dedicatória

Dedico esse trabalho aos meus pais,
Miguel e Maria e a minha
querida Sílvia.

Agradecimentos

Ao CNPq, pela concessão da bolsa;

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

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

A todos os professores e funcionários do Departamento de Genética pelos ensinamentos transmitidos;

A professora Anete Pereira de Souza pelos ensinamentos e agradável acolhimento em seu laboratório;

Ao “seo Ari”, amigo e funcionário dedicado, pelo agradável convívio e ao Almir pela importante contribuição nos experimentos do laboratório de melhoramento de milho;

Aos colegas de curso e do laboratório de melhoramento de milho pelo apoio e amizade: Alexandre Morais, Diego Velazquez, Dyeme Bento, Emiliano Costa, Geovani Alves, Gustavo Moro, Manoel Gonçalves, Mateus Santos, Pedro Mendoza, Roberto Neto, Ruben Díaz, Sanzio Barrios, Sidney Parentoni, Tassiano Câmara, Vitor Barbieri;

Aos colegas do programa de pós-graduação em Genética e Melhoramento de Plantas pelos conhecimentos compartilhados;

A Sílvia Neto Jardim, futura esposa, companheira para todos os momentos, pelo amor, carinho, compreensão e por ser essa pessoa maravilhosa que eu tive a sorte de conhecer. E também por ajudar e muito na realização desse trabalho;

Aos meus pais, Miguel e Maria, minhas irmãs, Andréa e Fabiana, ao Auro e aos meus sobrinhos, Giulia, Caio e Pedrinho pelo amor, constante apoio e torcida;

Ao João, Marcília, Núbia, Cláudia, João Paulo e Alex, minha família mineira pelo incentivo e constante apoio.

A Syngenta Seeds Ltda pelo apoio na fase final desse trabalho.

Muito obrigado a todos.

SUMÁRIO

RESUMO.....	07
ABSTRACT.....	08
1 INTRODUÇÃO.....	09
Referências.....	13
2 HERANÇA DO CARÁTER STAY-GREEN EM MILHO.....	18
Resumo.....	18
Abstract.....	19
2.1 Introdução.....	20
2.2 Desenvolvimento.....	23
2.2.1 Material e Métodos.....	23
2.2.1.1 Material genético.....	23
2.2.1.2 Procedimento experimental.....	24
2.2.1.3 Análises estatísticas.....	25
2.2.1.4 Mapa genético.....	26
2.2.1.5 Mapeamento de QTL.....	26
2.2.2 Resultados e discussão.....	30
2.2.2.1 Estimativas dos parâmetros genéticos com o delineamento III.....	30
2.2.2.2 Mapeamento de QTL.....	34
2.2.2.3 Interação QTL x ambiente.....	38
2.2.2.4 Comparação com QTL mapeados em outros estudos.....	39
2.2.3 Considerações finais.....	41
Referências.....	43
3 HERANÇA DO CARÁTER PRODUÇÃO DE GRÃOS E COMPONENTES EM MILHO UTILIZANDO O DELINEAMENTO III E O MAPEAMENTO DE QTL.....	51
Resumo.....	51
Abstract.....	52
3.1 Introdução.....	53
3.2 Desenvolvimento.	55

3.2.1 Material e Métodos.	55
3.2.1.1 Material genético.	55
3.2.1.2 Procedimento experimental.	56
3.2.1.3 Análises de variância e covariância.....	57
3.2.1.4 Mapa genético.	58
3.2.1.5 Mapeamento de QTL..	59
3.2.2 Resultado e Discussão..	63
3.2.2.1 Estimativas dos parâmetros genéticos e correlações com o delineamento III.....	63
3.2.2.2 QTL para produção de grãos.	68
3.2.2.3 QTL para os componentes da produção..	72
3.2.2.4 Interação QTL x ambiente.	85
3.2.2.5 Coincidência de QTL mapeados para os diferentes caracteres.	86
3.2.3 Implicações para o melhoramento..	87
Referências.....	90

RESUMO

Estudo da herança dos caracteres *stay-green*, produção de grãos e seus componentes em milho utilizando o delineamento III e o mapeamento de QTL

A cultura do milho é uma das atividades agrícolas de maior importância no Brasil. O país é o terceiro maior produtor mundial e a produtividade média passou de 1800 kg ha⁻¹ para 3000 kg ha⁻¹ nos últimos 15 anos. A produção de grãos e a tolerância à seca são caracteres complexos e de difícil seleção e uma possibilidade para se aumentar a eficiência dos programas de melhoramento que visam o incremento da produção de grãos e a tolerância à seca seria através da seleção indireta para caracteres relacionados a elas como o *stay-green* e os componentes da produção. O presente trabalho teve por objetivo estudar os caracteres *stay-green*, produção de grãos e seus componentes em milho com a finalidade de reunir informações sobre a herança desses caracteres. Para tanto foi utilizada uma população obtida pelo cruzamento das linhagens L-14-04 B e L-08-05 F, contrastantes para diversos caracteres. Progênies F_{2,3} derivadas desses cruzamento foram retrocruzadas com as linhagens parentais formando dois conjuntos com 250 progênies de retrocruzamento cada. Essas progênies foram avaliadas em até seis ambientes segundo o delineamento de látice simples 10x10 para os caracteres produção de grãos (PG), e seus componentes: comprimento de espiga (CE), diâmetro de espiga (DE), número de fileiras por espiga (NFi), número de grãos por fileira (NGF) e peso de 500 grãos (P500) e para o caráter relacionado a tolerância à seca *stay-green* (SG). Um mapa de ligação obtido com 177 marcadores SSR foi utilizado para mapear QTL para esses caracteres em cada uma das populações de retrocruzamento através da metodologia de mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes (mCIM). Os efeitos genéticos aditivos e de dominância para cada QTL mapeado foram obtidos por meio de contrastes entre os efeitos dos QTL mapeados nas duas populações de retrocruzamento. Foram mapeados 217 QTL para os sete caracteres avaliados sendo alguns desses de maior efeito, estáveis através dos diversos ambientes e co-localizados com QTL para outras características, o que os tornam bons candidatos para seleção assistida por marcadores moleculares. O grande número de QTL mapeados nesse estudo confirma não só a complexidade desses caracteres como também o poder de detecção do método de mapeamento (mCIM) e do delineamento utilizado nesse estudo (delineamento III).

Palavras-chave: *Stay-green*; Tolerância à seca; Produção de grãos; Componentes de produção; Delineamento III; Mapeamento de QTL; Milho

ABSTRACT

Inheritance study of stay-green, yield and its components in maize using the design III and QTL mapping

Maize is one of the most important agricultural activities in Brazil. The country is the third largest world producer and the yield rose from 1800 kg ha⁻¹ to 3000 kg ha⁻¹ in the last 15 years. The grain yield and drought tolerance are complex traits, difficult to select. A possibility to increase the efficiency of breeding programs that aims to improve the grain yield and drought tolerance would be through indirect selection for traits related to them as the stay-green and yield components. The aim of this work was to study the characters stay-green, yield and its components in maize in order to gather information on the inheritance of these characters. For this purpose it was used a population obtained by crossing the lines L-14-04 B and L-08-05 F, contrasting to several traits. Progenies F_{2:3} from this cross were derived from backcrosses to the parental lines forming two sets of backcross progeny with 250 each. These progenies were evaluated in up to six environments according to the simple lattice design 10x10 for grain yield (PG), and their components: ear length (CE), ear diameter (DE), number of rows per ear (NFI), number of grains per row (NGF), weight of 500 grains (P500) and the drought tolerance related trait stay-green (SG). A linkage map obtained with 177 SSR markers were used to map QTL for these traits in each backcross population through the methodology of composite interval mapping expanded to multiple environments (mCIM). The additive and dominance genetic effects for each mapped QTL were obtained by means of contrasts between effects of QTL mapped in the two backcross populations. Two hundred seventeen QTL were mapped for seven traits evaluated, some of these are of mayor effect, stable through the various environments and co-located with QTL for other characteristics, what make them good candidates for molecular marker assisted selection. The large number of QTL mapped in this study confirms not only the complexity of these characters but also the detection power of the mapping method (mCIM) and of the design used in this study (design III).

Keywords: Design III; Stay-green; Yield components; Grain yield; QTL mapping; Maize

1 INTRODUÇÃO

Dentre as atividades agrícolas a produção de grãos destaca-se como uma das mais importantes no Brasil, tendo a cultura do milho lugar de destaque pois o país é o terceiro maior produtor de milho do mundo, atrás apenas dos Estados Unidos e China. (GARCIA et al., 2006). A produção de milho no Brasil vem demonstrando aumentos expressivos, sendo que nos últimos 15 anos a produção desse grão praticamente dobrou, passando de 24 para 42 milhões de toneladas, com um aumento substancial da produtividade média de 1800 kg ha⁻¹ para mais de 3.000 kg ha⁻¹ (CONAB, 2008).

As altas produtividades dos híbridos de milho modernos têm sido alcançadas pela criação de novas combinações genéticas para diversos caracteres que juntos contribuem para o aumento da tolerância dos híbridos de milho aos diversos estresses que são encontrados nos ambientes de cultivo, permitindo que a planta possa expressar todo seu potencial produtivo (DUVICK; SMITH; COOPER, 2004). Assim, uma possível forma para se obter incrementos em produtividade nos programas de melhoramento seria através de caracteres relacionados tanto a produção de grãos, como a tolerância a estresses.

A produção de grãos é um caráter complexo, governado por diversos genes de pequeno efeito sobre o fenótipo, que sofrem forte influência ambiental, não sendo possível a identificação de classes fenotípicas distintas, e devido ao seu grande impacto econômico é de interesse primário nos programas de melhoramento de milho (ALLARD, 1960; AUSTIN; LEE, 1998; STUBER et al., 1987). Devido a essa elevada complexidade genética, a produção de grãos apresenta baixa herdabilidade sendo uma característica de difícil avaliação e melhoramento (HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988). Os caracteres comprimento de espiga, diâmetro de espiga, número de fileira de grãos na espiga, número de grãos por fileira e peso médio de grãos, conhecidos como componentes da produção (JUGENHEIMER, 1976), são relacionados à produção de grãos e possuem herança genética menos complexa, com menor número de genes controlando o caráter, maior contribuição dos efeitos aditivos, menor influência ambiental e maior coeficiente de herdabilidade, além de serem de fácil avaliação (HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988). Dessa forma, uma possibilidade para se aumentar a eficiência dos programas de melhoramento que visam o incremento da produção de grãos seria através da seleção indireta para os componentes da produção.

Dentre os estresses, a seca é uma das principais limitações para produção de milho causando substanciais reduções na produtividade. A seleção para produção de grãos sob estresse hídrico tem sido considerada ineficiente em função da alta proporção da variância ambiental em relação à variância genética, o que reduz a herdabilidade do caráter e dificulta a seleção de genótipos superiores (RIBAUT et al., 1999). O uso de caracteres secundários pode melhorar a eficiência da seleção para produção de grãos sob estresse hídrico, entretanto, para isso esses caracteres devem ter valor adaptativo ao estresse, alta herdabilidade, correlação genética alta e significativa com a produção de grãos, além de serem de fácil mensuração (BOLAÑOS et al., 1993; KAMARA et al., 2003). O *stay-green*, ou senescência retardada de folhas e colmo, é um dos mais importantes caracteres secundários relacionados à tolerância à seca, além de apresentar diversas outras características desejáveis como menor acamamento de plantas e quebramento de colmos, e maior resistência a pragas e doenças (DUVICK; CASSMAN, 1999; THOMAS; SMART, 1993). A importância desse caráter pode ser comprovada pelo substancial aumento de sua expressão nas cultivares de milho lançadas comercialmente nos últimos 35 anos (DUVICK; SMITH; COOPER, 2004). Com a senescência retardada, ocorre maior acúmulo de matéria seca durante o período de enchimento de grãos e durante a fase final de desenvolvimento das plantas ocasionando menores taxas de quebramento de colmos e acamamento de plantas, podendo aumentar indiretamente a produtividade de grãos (VALENTINUZ; TOLLENNAR, 2004).

Assim, o estudo da herança genética dos caracteres *stay-green*, produção de grãos e de seus componentes e da correlação entre eles é fundamental para se conseguir manipular esses caracteres com o objetivo de aumentar a produção de grãos e a tolerância ao estresse hídrico. Os programas de melhoramento baseiam-se nas estimativas de parâmetros genéticos de grande importância como a variância aditiva e de dominância, grau médio de dominância, herdabilidade e correlações entre caracteres para o seu melhor delineamento. A estimação desses parâmetros conduz o estudo dos caracteres quantitativos desde meados do século passado, com grande sucesso no melhoramento de várias culturas (KHUSH, 1999). Comstock e Robinson (1948, 1952), propuseram três delineamentos genéticos que foram amplamente utilizados no estudo de caracteres quantitativos, entre eles o delineamento III proposto para estimar os componentes da variância genética e o grau médio de dominância, gerando informações que auxiliam os melhoristas na condução de seus programas.

O delineamento III utiliza-se do cruzamento de duas linhagens endogâmicas para obtenção da geração F₁. Essa é autofecundada gerando a população F₂, cujas plantas são retrocruzadas com as duas linhagens genitoras, separadamente. Os pares de progênies retrocruzadas resultantes são avaliados fenotipicamente em experimentos com repetições em diversos ambientes. Através das esperanças dos quadrados médios das fontes de variação da análise de variância estimam-se as variâncias genéticas e o grau médio de dominância.

O estudo da herança dos caracteres quantitativos recebeu grande contribuição com o desenvolvimento dos marcadores moleculares que possibilitaram a construção de mapas genéticos saturados para várias espécies e o mapeamento dos locos que controlam tais caracteres, chamados QTL (*Quantitative Trait Loci*, MACKAY, 2001). O mapeamento de QTL consiste na estimativa do número, posição no genoma, efeitos genéticos, interações QTL x ambiente e epistáticas (QTL x QTL) dos locos que controlam os caracteres quantitativos (DOERGE, 2002) e possui dois principais objetivos (i) aumentar o conhecimento da herança genética dos caracteres e (ii) identificar marcadores moleculares que podem ser utilizadas na seleção dos caracteres quantitativos (BERNARDO, 2008).

Diversas metodologias visando o mapeamento de QTL foram desenvolvidas a partir do final da década de 80 do século passado. Da análise feita inicialmente com marcas simples, seguiu-se o mapeamento por intervalo – IM (LANDER; BOTSTEIN, 1989), mapeamento por intervalo composto – CIM (JANSEN; STAM, 1994; ZENG, 1993; 1994) e de múltiplos intervalos – MIM (KAO et al., 1999), sendo observado um contínuo avanço tanto em relação ao número de informações obtidas - presença, posição, efeitos genéticos e de interações dos QTL - como em precisão das mesmas. As técnicas de mapeamento permitem também o estudo da interação QTL x ambiente em cada um dos locos mapeados através da metodologia de mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes mCIM (JIANG; ZENG, 1995). Interações significativas e QTL estáveis têm sido descobertos comparando-se QTL mapeados em diferentes ambientes; esta metodologia vem sendo aplicada em recentes trabalhos de mapeamento de QTL em milho (LIMA et al., 2006; RIBAUT et al., 2007; ZHU et al., 2006). Estudos de mapeamento de QTL em diversos ambientes envolvendo milho de origem temperada têm encontrado baixa interação dos QTL mapeados com o ambiente nos EUA (LEDEAUX; GRAHAM; STUBER, 2006; RAGOT et al., 1995; STUBER et al., 1992), na Europa (MELCHINGER; UTZ; SCHÖN, 1998) e na China (MA et al., 2007). Em contrapartida, milho

de origem tropical tem mostrado grande interação com o ambiente (LIMA et al., 2006), sendo que algumas poucas exceções são reportadas por Ribaut et al. (2007). Esses resultados sugerem uma maior complexidade dos caracteres em condições tropicais e também mostram a necessidade de desenvolver estudos específicos para essa condição.

O uso do delineamento III juntamente com o mapeamento de QTL por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes representa uma poderosa metodologia para o estudo de caracteres quantitativos ajudando a esclarecer a herança desses caracteres e das relações entre eles e o ambiente. A detecção de QTL utilizando delineamento III se beneficia dos métodos estatísticos e da combinação da informação de dois conjuntos de progênies (FRASCAROLI et al., 2007), além de permitir a identificação de QTL que, em condição de dominância completa, ficariam mascarados nas progênies retrocruzadas com um parental, mas seriam detectados nas progênies retrocruzadas com o outro parental (LU; ROMERO-SEVERSON; BERNARDO, 2003), conferindo assim maior poder de detecção de QTL.

A maior parte dos trabalhos envolvendo o mapeamento de QTL para os caracteres *stay-green*, produção de grãos e seus componentes utiliza material de origem temperada, sendo ainda incipientes os estudos relacionados ao milho de origem tropical (BEAVIS et al., 1994; BOHN et al., 1996; CÂMARA, 2006; LIMA et al., 2006; RIBAUT; JIANG; GONZALES-DE-LEON, 1997; RIBAUT et al., 2007; SIBOV et al., 2003). Devido à importância do estudo desses caracteres para o melhoramento de milho e considerando-se o pequeno número de estudos realizados com germoplasma tropical, o objetivo do presente trabalho foi mapear QTL para caracteres secundários relacionados à produção de grãos e tolerância ao estresse hídrico em uma população de milho tropical. Para tanto, foi utilizado o delineamento III e o mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes, obtendo-se os parâmetros inerentes à análise, ou seja, efeitos e posições dos QTL, determinando-se a interação QTL x ambiente, e os efeitos genéticos aditivos e de dominância e o grau médio de dominância desses caracteres.

Referências

ALLARD, R.W. **Principles of plant breeding**. New York: John Wiley, 1960. 485 p.

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

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

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

BOHN, M.; KHAIRALLAH, M.M.; GONZALEZ-DE-LEON, 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 region affecting leaf feeding resistance to sugarcane borer and other traits. **Crop science**, Madison, v. 36, n. 5, p. 1352-1361, 1996.

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

CÂMARA, T. M. M. **Mapeamento de QTLs de caracteres relacionados à tolerância ao estresse hídrico em milho tropical**. 2006. 177p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2006.

COMSTOCK, R.E.; ROBINSON, H.F. Estimation of average dominance genes. In: GOWEN, J.W. (Ed.). **Heterosis**. Ames: Iowa State College Press, 1952. chap.30, p. 494-516.

COMSTOCK, R.E.; ROBINSON, H.F. The components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. **Biometrics**, Washington, v. 4, p.254-266, 1948.

CONAB – Companhia Nacional de Abastecimento. **Acompanhamento da safra brasileira: grãos**: intenção de plantio, primeiro levantamento, outubro 2008. Brasília, 2008. 37p.

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

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

DUVICK, D. N.; SMITH, J. S. C.; COOPER, M. Long-term selection in a commercial hybrid maize breeding program. **Plant Breeding Reviews**, Westport, v. 24 p. 109-151, 2004.

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

FRASCAROLI, E.; CANÈ, M.A.; LANDI, P.; PEA, G.; GIANFRANCESCHI L.; VILLA, M.; MORGANTE, M.; PÈ, M.E. Classical genetic and quantitative trait loci analyses of heterosis in a maize hybrid between two elite inbred lines. **Genetics**, Baltimore, v. 176, p. 625-644, 2007.

GARCIA, J.C.; MATTOSO, M.J.; DUARTE, J.O.; CRUZ, J.C. **Aspectos econômicos da produção e utilização do milho**. Sete Lagoas, 2006. 12 p. (Circular Técnica. EMBRAPA, n. 74)

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

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

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

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

KAMARA, A. Y.; MENKIR, A.; BADU-APRAKU, B.; IBIKUNLE, O. Reproductive and stay-green trait response of maize hybrids, improver open-pollinated varieties and farmer's local varieties to terminal drought stress. **Maydica**, Bergamo, v. 48:29-37, 2003.

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

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

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

LEDEAUX, J. R.; GRAHAM, G. I.; STUBER, C. W. Stability of QTLs involved in heterosis in maize when mapped under several stress conditions. **Maydica**, Bergamo, v. 51, p. 151-167, 2006.

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

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.

MA, X. Q.; TANG, J. H.; TENG, W. T.; YAN, J. B.; MENG, Y. J.; LI, J. S. Epistatic interaction is an important genetic basis of grain yield and its components in maize. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 20, n. 1, p. 41-51, 2007.

MACKAY, T. F. C. The genetic architecture of quantitative traits. **Annual Reviews Genetic**, Palo Alto, v. 35, p. 303-339, 2001.

MELCHINGER, A. E.; UTZ, H. SCHÖN, C. C. Quantitative trait locus (QTL) mapping using different testers and independent population samples in maize reveals low power of QTL detection and larger bias in estimates of QTL effects. **Genetics**, Baltimore, v. 149, n. 1, p. 383-343, 1998.

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

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

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

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

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**, Oxford, v. 139, p. 96-106, 2003.

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

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

THOMAS, H.; SMART, C.M. Crops that stay green. **The Annals of applied biology**, London, v. 123, p. 193-219, 1993.

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

ZENG, Z.B. Precision mapping of quantitative trait loci. **Genetics**, Baltimore, v. 136, p. 1457-1468, 1994.

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

ZHU, J.; KAEPPLER, S. M.; LYNCH, J. P. Mapping of QTLs for lateral root branching and length in maize (*Zea mays* L.) under differential phosphorus supply. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 111, n. 4, p. 688-695, 2005.

2 HERANÇA DO CARÁTER *STAY-GREEN* EM MILHO

Resumo

Genótipos de milho com *stay-green* são tolerantes a períodos de seca principalmente nos estágios do florescimento ao final do enchimento de grãos. Estresses hídricos ocorridos nessa fase do desenvolvimento acarretam consideráveis perdas de produtividade. Apesar da importância do caráter *stay-green* poucos trabalhos foram conduzidos para estudar a sua herança. Com esse objetivo, neste trabalho foram avaliadas 500 progênies de retrocruzamento em três ambientes distintos. Essas progênies foram obtidas pelo cruzamento entre as linhagens L-14-04 B e L-08-05 F, seguido do retrocruzamento de 250 progênies F_{2:3} com cada um dos parentais, conforme proposto no delineamento III. Foi desenvolvido o mapa genético desta população, com 177 marcadores SSR e o mesmo foi utilizado para mapear QTL através da análise de mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes (mCIM). A estimativa do grau médio de dominância foi de dominância parcial. Dez QTL foram mapeados nas progênies retrocruzadas com o parental com maior *stay-green* e nove QTL foram mapeados no retrocruzamento com o parental com menor *stay-green*, sendo que dois QTL foram coincidentes nos dois retrocruzamentos. Dessa forma, 17 diferentes QTL para *stay-green* foram identificados, explicando juntos 46,04% e 73,08% das variâncias fenotípica e genotípicas, respectivamente. Pouco mais da metade dos QTL mapeados apresentou interação significativa com o ambiente. Os resultados mostram que o caráter *stay-green* em milho apresenta alta herdabilidade, maior importância dos efeitos aditivos em relação aos efeitos não aditivos e que a metodologia de mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes juntamente com o delineamento III se mostrou ser uma ferramenta robusta para o mapeamento de QTL. Contudo, os QTL mapeados explicaram apenas parte da variância fenotípica e genética do caráter, evidenciando que esses são apenas uma amostra do número real de QTL que influenciam a expressão do caráter *stay-green* na população estudada. Alguns dos QTL mapeados nesse trabalho foram localizados em regiões ortólogas às regiões onde foram mapeados os principais QTL para essa característica em sorgo, indicando que as regiões que controlam esse caráter podem ser conservadas entre essas duas espécies. A alta proporção de QTL que interagem com o ambiente pode representar um grande desafio para a seleção assistida para *stay-green* em milho adaptado a regiões tropicais, entretanto alguns QTL apresentaram estabilidade entre os ambientes avaliados e são possíveis alvos para a seleção assistida visando tolerância à seca. Para tanto, esses QTL devem ser testados e validados em diferentes *background* genéticos.

Palavras-chave: *Stay-green*; Tolerância à seca; Mapeamento de QTL; Herança; Delineamento III; Milho

INHERITANCE OF THE STAY-GREEN TRAIT IN MAIZE

Abstract

Stay-green maize genotypes are tolerant to periods of drought especially in the flowering to the final grain filling stages. Water stress occurring in this development phase leads to considerable productivity loss. Despite the importance of stay-green trait few studies were conducted to study its heritage. For this purpose, in this study 500 backcross progenies were evaluated in three different environments. These progenies were obtained by crossing the lines L-14-04 B and L-08-05 F, followed by the backcross of 250 F_{2.3} progenies with each parent, as proposed in the design III. A genetic map with 177 SSR markers was developed and used to QTL mapping by the analysis of composite interval expanded to multiple environments (mCIM). The average degree of dominance estimative showed partial dominance. Ten QTL were mapped in the progenies backcrossed with bigger stay-green parental and nine QTL were mapped in the progenies backcrossed with lower stay-green parental; two of these QTL overlapped between these two progeny sets. Thus, 17 different QTL for stay-green were identified explaining together 46.04% and 73.08% of phenotypic and genotypic variances, respectively. Slightly more than half of mapped QTL showed significant interaction with the environment. The results indicate that the stay-green trait in maize shows high heritability, greater importance of additive effects on non additive effects, and that the methodology of composed interval mapping expanded to multiple environments with the design III proved to be a very powerful tool for QTL mapping. However, mapped QTL explained only part of the phenotypic and genetic trait variances, showing that these are just a sample of the actual number of QTL that influence the expression of stay-green trait in the studied population. Some of QTL mapped in this study were located in orthologous regions where major QTL for stay-green were mapped in sorghum, indicating that the regions that control this trait can be preserved between these two species. The high proportion of QTL that interacts with the environment may represent a major challenge for marker assisted selection for stay-green in maize adapted to tropical regions, however QTL that showed some stability between the different environments are possible targets for marker assisted selection to drought tolerance. To this end, such QTL should be tested and validated in different genetic backgrounds.

Keywords: Stay-green; Drought tolerance; QTL mapping; Inheritance; Design III; Maize

2.1 Introdução

O estresse por déficit hídrico é uma das principais causas de perda de produtividade na agricultura (BOYER, 1982). Períodos de seca são bastante comuns em regiões tropicais onde o uso de irrigação é restrito a uma pequena parcela dos agricultores, e mesmo em anos considerados como regulares de precipitação pluvial observam-se perdas na produção devido a períodos curtos de estiagem típicos do clima tropical. Além disso, no Brasil o milho cultivado na segunda época de plantio chamado “milho safrinha” vem adquirindo importância crescente na produção agrícola nacional correspondendo a quase 30% da produção nacional (GARCIA et al., 2006). O milho safrinha é cultivado em condições climáticas pouco favoráveis sendo mais susceptível a períodos prolongados de seca. O milho é particularmente sensível ao estresse hídrico no período que compreende uma semana antes do florescimento até duas semanas após o mesmo (GRANT et al., 1989). Secas no período de florescimento freqüentemente resultam em aborto dos botões florais causado pela redução do fluxo de assimilados para a espiga abaixo de um limite crítico necessário para sustentar a formação e desenvolvimento dos grãos resultando em perdas na produtividade (SCHUSSLER; WESTGATE, 1995). Por esses motivos, os programas de melhoramento genético de milho têm dado especial importância ao desenvolvimento de genótipos tolerantes à seca. Estima-se que nos últimos 30 anos grande parte do ganho genético em produtividade para a cultura do milho seja atribuído à maior tolerância aos estresses do que aumentos na produtividade *per se* (DUVICK et al., 2005). No entanto, a seleção direta para tolerância ao déficit hídrico é muito difícil de ser praticada, pois necessita de condições especiais de experimentação devido à imprevisibilidade climática nos ambientes de avaliações e a interação dos genótipos com o ambiente.

Caracteres que reconhecidamente estão relacionados à tolerância ao déficit hídrico podem ser manipulados nas condições normais de experimentação e ser integrados aos demais caracteres de importância agrônômica que são considerados nos programas de melhoramento de milho. Um dos principais caracteres relacionados à tolerância ao déficit hídrico é a senescência retardada de folhas e colmo. O *stay-green*, como é conhecido, é um termo geral dado a um caráter na qual a senescência é atrasada em comparação a um genótipo padrão (THOMAS; HOWARTH, 2000). Um genótipo pode ser considerado *stay-green* quando o período de contribuição dos tecidos verdes para a produção de fotoassimilados prolonga-se além do período médio da população e o

teor de umidade nos grãos é igual ou inferior que a média da população. Se um determinado genótipo apresenta senescência retardada e umidade nos grãos superior à média da população ele não é considerado um genótipo *stay-green*, mas sim um genótipo com maior período vegetativo (BEKAVAC et al. 1998). Para diversas espécies genótipos *stay-green* estão associados ao aumento na atividade fotossintética nos estágios vegetativos terminais e têm mostrado aumento na resistência à seca e à doenças, menor porcentagem de acamamento e quebramento de plantas além de melhor qualidade para forragem (THOMAS; SMART, 1993). A relevância do caráter é constatada observando-se os cultivares atualmente lançados no mercado. Empresas produtoras de sementes de milho e sorgo, por exemplo, dificilmente lançam um novo cultivar que não apresente esse caráter (AGUIAR, 1999). Resultados comparativos mostram que híbridos comerciais de milho lançados nas últimas seis décadas do século passado apresentaram um aumento significativo na expressão do caráter *stay-green* (CAMPOS et al., 2004). Entretanto, relatos na literatura sobre a herança do caráter *stay-green* ainda são escassos para a cultura do milho. Gentinetta et al. (1986) reportam que o caráter *stay-green* em milho é controlado por um único loco com dois alelos, apresentando interação alélica do tipo dominância completa. Os autores entretanto observaram algumas exceções que foram relatadas como prováveis poligenes segregando em paralelo aos alelos principais, sendo essa uma indicação de que o caráter pode ter controle quantitativo. Bänzinger et al. (2000) relatam que o caráter em milho apresenta herdabilidade variando de 0,13 a 0,78. Câmara et al. (2007) encontraram estimativas de herdabilidade de 78,3% e 81,2% para o caráter *stay-green* em duas populações de milho tropical e Bekavac; Purar; Jockovic (2008) encontraram estimativas de herdabilidade variando de 67% a 78%. Costa et al. (2008) concluíram que os efeitos genéticos aditivos são maiores do que os efeitos não aditivos na expressão fenotípica do caráter *stay-green* o que corrobora com a alta correlação genética obtida entre progênies S1 *per se* e seus respectivos *testcrosses* (BEKAVAC; PURAR; JOCKOVIC, 2008).

Genótipos *stay-green* se caracterizam pelo aumento da capacidade fotossintética no estágio terminal de desenvolvimento da planta, e dessa forma, espera-se que uma maior quantidade de fotoassimilados estejam disponíveis para o enchimento de grãos, aumentando assim a produtividade. No entanto, estudos relacionando *stay-green* e produção de grãos têm demonstrado inconsistências quanto a isto. Stangland et al. (1982) avaliaram as populações sintéticas de milho BSSS e BSCB1 no ciclo inicial e após sete ciclos de seleção recorrente para

produção de grãos e o caráter *stay-green* foi associado com o aumento na produção de grãos apenas no sétimo ciclo da população BSSS. A produção de grãos aumentou em 20% e o caráter *stay-green* aumentou em 59% no sétimo ciclo seletivo. Lafitte e Edmeades (1994) relataram correlações fenotípicas e genéticas significativas entre senescência foliar, medida em número de folhas verdes abaixo da espiga, e produção de grãos. Kamara et al. (2003) não constataram correlação significativa entre *stay-green* e produção de grãos. Kamara et al. (2005) avaliando genótipos de milho sob diferentes níveis de deficiência de nitrogênio (N), observaram correlação significativa entre produção de grãos e *stay-green* apenas para um nível de N de 30 kg ha⁻¹. Câmara et al. (2007) relatam correlações genéticas significativas entre os caracteres produção de grãos e *stay-green* em uma das populações avaliadas e correlação genética não significativa para outra população. Bekavac et al. (2007) avaliando duas populações sintéticas de milho em quatro ambientes distintos obtiveram correlações genéticas baixas e não significativas entre *stay-green* e produção de grãos. Contudo, o efeito direto do *stay-green* na produção de grãos foi alto e significativo pela análise de trilha, e os autores comentam que os resultados obtidos com a análise de trilha são mais confiáveis, pois esse tipo de análise especifica a causa e mede sua importância relativa, retirando do efeito principal outros efeitos que possam influenciar no caráter.

A seleção convencional baseada em amplas áreas de experimentação tem obtido sucesso na melhoria da produtividade sob estresse hídrico em milho temperado quando o estresse ocorre no período do florescimento até o início do enchimento de grãos, contudo esses ganhos são consideravelmente reduzidos quando o período de seca ocorre entre a fase intermediária até a fase final de enchimento de grãos (CAMPOS et al., 2004). Genótipos com *stay-green* apresentam tolerância à seca justamente nos períodos finais de enchimento de grãos permitindo que a planta não interrompa o fornecimento de fotoassimilados durante esse período. Dessa forma, o estudo da herança do caráter *stay-green* é necessário para que os programas de melhoramento possam delinear a melhor forma de seleção para esse caráter a fim de obter genótipos tolerantes a seca. Uma das formas de se aumentar o conhecimento da herança dos caracteres quantitativos é através do mapeamento de QTL que permite localizar as regiões do genoma que controlam estes caracteres. Com essas informações a seleção para o caráter *stay-green* pode ser auxiliada pelo uso da seleção assistida por marcadores moleculares, que pode ser realizada antes do florescimento permitindo o direcionamento dos cruzamentos entre os genótipos que contém os QTL para o caráter, podendo reduzir os custos das avaliações e aumentar a eficiência do melhoramento.

Informações sobre mapeamento de QTL para o caráter *stay-green* em milho se restringem a dois estudos. Beavis et al. (1994) utilizaram o mapeamento por intervalo (IM) e dois tipos de progênies derivadas do mesmo cruzamento biparental. Esses autores mapearam três QTL para *stay-green* nas progênies F_4 e cinco QTL nas progênies $F_{2:3}$ avaliada em *testcross*, sendo que somente dois QTL foram coincidentes nos dois tipos de progênies. A proporção da variação fenotípica explicada por um QTL individual em ambas as progênies variou de 6% a 25%. Câmara (2006) mapeou QTL para o caráter *stay-green* em milho utilizando o mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes (mCIM) em duas populações $F_{2:3}$ avaliadas em sete e nove ambientes e encontrou 20 e 33 QTL correspondendo a 61,4% e 64% da variância genética, respectivamente. QTL para *stay-green* têm sido reportados também para outras espécies de gramíneas como o sorgo (HAUSSMANN et al., 2002; KEBEDE et al., 2001); o arroz (ABDELKHALIK et al., 2005); e o trigo (VERMA et al., 2004).

A despeito da importância do caráter *stay-green* para o melhoramento genético do milho visando principalmente a tolerância ao déficit hídrico, poucos são os trabalhos que buscam um melhor entendimento da base genética desse caráter. Do exposto, o presente trabalho teve como objetivo estudar o controle genético do caráter *stay-green* em milho utilizando uma população tropical e uma combinação do delineamento III de Comstock e Robinson (1948, 1952) e o mapeamento de QTL expandido para múltiplos ambientes (JIANG; ZENG, 1995).

2.2 Desenvolvimento

2.2.1 Material e Métodos

2.2.1.1 Material genético

A população utilizada nesse estudo foi obtida do cruzamento entre as linhagens endogâmicas L 14-04 B e L 08-05 F. Essas linhagens são divergentes para diversos caracteres de importância agrônômica e pertencem a grupos heteróticos distintos, sendo que a L 14-04 B foi derivada da população BR-106 (grãos amarelos tipo dentado) e a L 08-05 F da população IG-1 (grãos alaranjados tipo duro). A população BR-106 foi obtida pela EMBRAPA Milho e Sorgo através do cruzamento de populações brasileiras e mexicanas (SOUZA JR. et al., 1993). A

população IG-1 foi obtida pelo Departamento de Genética da ESALQ/USP e foi desenvolvida pelo cruzamento de populações brasileiras e tailandesas (SANTOS et al., 2005). As plantas F_1 provenientes do cruzamento entre L 14-04 B x L 08-05 F foram autofecundadas originando plantas F_2 que foram novamente autofecundadas dando origem a progênies $F_{2,3}$. Duzentos e cinquenta progênies $F_{2,3}$ foram retrocruzadas para ambos os genitores em lotes isolados de despendoamento, formando assim 500 progênies de retrocruzamento. As parcelas foram constituídas por linhas de seis metros contendo 30 plantas espaçadas a cada 0,2 metros, sendo plantada uma fileira de macho (linhagem genitora) a cada quatro fileiras de fêmeas (progênies). As linhas de macho foram semeadas em três épocas, cinco dias antes, no dia e cinco dias após a semeadura das linhas de fêmeas, para que houvesse sincronia entre os florescimentos masculino e feminino. As sementes das progênies $F_{2,3}$ retrocruzadas para ambos os parentais foram utilizadas nas avaliações experimentais. A constituição gamética das progênies $F_{2,3}$ é a mesma da planta F_2 que lhe deu origem. Dessa forma, cada progênie $F_{2,3}$ retrocruzada para um parental, é geneticamente igual a F_2 que lhe deu origem retrocruzada para o mesmo parental. Nesse trabalho foram utilizadas progênies $F_{2,3}$ ao invés de plantas F_2 para obter sementes suficientes para as avaliações experimentais em diversos locais. Dessa forma, 250 pares de progênies $F_{2,3}$ retrocruzadas para ambos os parentais foram utilizadas para avaliação.

2.2.1.2 Procedimento experimental

As 500 progênies obtidas nos retrocruzamentos foram avaliadas em três locais no município de Piracicaba: Estação Experimental Areão, Estação Experimental Caterpillar e Estação Experimental do Departamento de Genética da ESALQ/USP no ano agrícola 2002/2003. Estas Estações Experimentais possuem diferentes tipos de solos e somente na Estação Experimental do Departamento de Genética foi utilizada irrigação quando necessária. O delineamento utilizado foi o látice 10x10 com duas repetições por ambiente. Em cada látice foram alocadas 100 progênies de retrocruzamento, sendo 50 progênies $F_{2,3}$ retrocruzadas para cada um dos parentais. Assim, formaram-se cinco látices (experimentos) por ambiente. Em todos os ambientes os experimentos e suas repetições foram aleatorizados dentro das áreas onde foram instalados. As parcelas foram formadas por linhas de 4,0 metros espaçadas 0,80 metros umas das outras contendo 20 plantas por parcela ($62.500 \text{ plantas ha}^{-1}$). Foram avaliados os caracteres

florescimento feminino de cada parcela, sendo o número de dias do plantio até quando 50% das plantas na parcela apresentassem estilo-estigma; e *stay-green*, avaliado após a maturação fisiológica dos grãos, aos 120 dias após o plantio, utilizando uma escala de notas variando de um a cinco, em que a nota um referiu-se as plantas quando todas as folhas acima da espiga e pelo menos duas folhas abaixo da espiga mantiveram-se verde; nota dois, quando as folhas acima da espiga estivessem verdes; nota três, quando duas folhas acima da espiga estivessem secas e as demais verdes; nota quatro, quando duas folhas acima da espiga estivessem verdes; e nota cinco, quando as folhas estivessem secas. Em cada parcela foram avaliadas cinco plantas competitivas, sendo a média utilizada nas análises estatísticas e de mapeamento de QTL. Em função das progênes de retrocruzamentos apresentarem diferentes níveis de maturação, na análise do *stay-green* foi utilizado o caráter florescimento feminino como covariável a fim de corrigir essas diferenças de maturação e permitindo a análise mais precisa do caráter.

2.2.1.3 Análises estatísticas

O modelo genético-estatístico do delineamento III (COMSTOCK; ROBINSON, 1948, 1952) foi utilizado para estimar os componentes da variância genética e o grau médio de dominância do caráter *stay-green*. As análises de variância individuais foram realizadas para cada látice e, posteriormente, as análises individuais foram agrupadas dentro dos ambientes. Finalmente, foram obtidas as análises conjuntas agrupadas para os três ambientes. No modelo matemático, os efeitos de progênes e ambientes foram considerados como aleatórios. A análise de variância conjunta agrupada foi utilizada para estimar os componentes de variância usando o método dos momentos (SEARLE et al., 1992). Foram estimados os seguintes componentes de variância: $\hat{\sigma}_p^2$ variância genética entre progênes de meios-irmãos, $\hat{\sigma}_{PI}^2$ variância genética da interação progênie por linhagem parental, e suas interações com o ambiente ($\hat{\sigma}_{PE}^2$ e $\hat{\sigma}_{PIE}^2$). A variância aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$), aditiva por ambiente ($\hat{\sigma}_{AE}^2$), de dominância ($\hat{\sigma}_D^2$), e de dominância por ambiente ($\hat{\sigma}_{DE}^2$) foram estimadas da seguinte forma: $\hat{\sigma}_A^2 = 4\hat{\sigma}_p^2$, $\hat{\sigma}_{AE}^2 = 4\hat{\sigma}_{PE}^2$, $\hat{\sigma}_D^2 = \hat{\sigma}_{PI}^2$, e $\hat{\sigma}_{DE}^2 = \hat{\sigma}_{PIE}^2$. O grau médio de dominância do caráter foi estimado como $\hat{d} = (2\hat{\sigma}_D^2 / \hat{\sigma}_A^2)^{1/2}$. Os coeficientes de herdabilidade ao nível de médias foram calculados da seguinte forma: no sentido amplo (\hat{h}_x^2) como $\hat{h}_x^2 = (\hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2) / [(\hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2) + (\hat{\sigma}_{AE}^2 + \hat{\sigma}_{DE}^2) / e + \hat{\sigma}_e^2 / re]$, em que $\hat{\sigma}_e^2$ é a variância do

resíduo e r e e são o número de repetições e ambientes, respectivamente; no sentido restrito (\hat{h}_r^2) como $\hat{h}_r^2 = \hat{\sigma}_A^2 / (\hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2) + (\hat{\sigma}_{AE}^2 + \hat{\sigma}_{DE}^2) / e + \hat{\sigma}_e^2 / re$. Intervalos de confiança para os componentes das variâncias genéticas e grau médio de dominância foram estimados a 0,95 de probabilidade seguindo procedimento descrito por Burdick e Graybill (1992). Intervalos de confiança para as estimativas dos coeficientes de herdabilidade foram calculados seguindo procedimento descrito por Falconer e Mackay (1996). Os intervalos de confiança foram utilizados na comparação das estimativas dos componentes da variância, sendo que a sobreposição dos intervalos indica se tratar de estimativas com mesma magnitude.

2.2.1.4 Mapa genético

O mapa genético utilizado bem como os procedimentos para obtenção do mesmo foram previamente descritos por Sibov et al. (2003). Brevemente, as plantas F_2 que deram origem às progênes $F_{2:3}$ foram avaliadas com marcadores microsatélites. O mapa genético foi desenvolvido utilizando o programa MAPMAKER/EXP versão 3.0b (LINCOLN et al., 1992) com LOD 3.0 e distância máxima entre marcas adjacentes de 50cM para formar os grupos de ligação. A função de mapeamento de Kosambi (1944) foi utilizada para converter fração de recombinação em distâncias no mapa. Sessenta novos marcadores microsatélites foram adicionados ao mapa de Sibov et al. (2003), totalizando 177 marcadores distribuídos ao longo dos 10 cromossomos do milho. O mapa genético cobre 2.052 cM do genoma do milho com uma distância média de 11,6 cM entre marcadores.

2.2.1.5 Mapeamento de QTL

O mapeamento de QTL e o teste da interação QTL por ambiente (QTL x E) foi realizado utilizando-se o método de mapeamento por intervalo composto (CIM) (ZENG, 1994) expandido para múltiplos ambientes (mCIM) (JIANG; ZENG, 1995). O mapeamento de QTL foi realizado para os retrocruzamentos com cada parental separadamente. O modelo matemático utilizado foi: eq. (1)

$$Y_{jk} = b_{0k} + a_k^* x_j^* + d_k^* z_j^* + \sum_l^t (a_{lk} x_{jl} + d_{lk} z_{jl}) + e_{jk} \quad (1)$$

em que Y_{jk} é a média fenotípica da j ésima progênie de retrocruzamento no k ésimo ambiente ($j = 1, \dots, 250$; $k = 1, \dots, 3$); b_{0k} é o efeito médio do modelo para o ambiente k ; x_j^* é a variável identificadora do genótipo do provável QTL, assumindo os valores de 0, 1 e 2, para os genótipos qq , Qq e QQ , respectivamente, com probabilidades que dependem do genótipo dos marcadores que flanqueiam o possível QTL e da fração de recombinação entre o QTL e os marcadores; d_k^* é o efeito de dominância do possível QTL no ambiente k ; z_j^* é a variável identificadora do genótipo do possível QTL, assumindo valores de 0 e 1 para os genótipos homozigotos (qq e QQ) e heterozigoto (Qq), respectivamente, com probabilidades que dependem dos genótipos dos marcadores flanqueadores do possível QTL e da fração de recombinação entre o QTL e os marcadores; x_{jl} e z_{jl} são variáveis identificadoras associadas ao cofator l , assumindo t marcadores selecionados como cofator ($l = 1, \dots, t$) para o controle da variação residual; a_{lk} e d_{lk} são os coeficientes de regressão parcial de Y_{jk} na x_{jl} e na z_{jl} , respectivamente; e e_{jk} é o resíduo do modelo. Os cofatores foram selecionados para cada ambiente usando o procedimento de regressão *stepwise* ($p \leq 0,10$).

O teste da razão de verossimilhança (LR) para a presença de QTL em um ou mais ambientes foi $LR = -2 \ln(L_0 / L_1)$, em que L_0 é a máxima verossimilhança (ML) sob a hipótese nula que é $a_1 = a_2 = \dots = a_k = 0$, e/ou $d_1 = d_2 = \dots = d_k = 0$, e L_1 é a ML sob a hipótese alternativa que é pelo menos um $a_k \neq 0$, e /ou um $d_k \neq 0$. O teste LR para interação QTL x ambiente (QTL x E) avalia a razão de ML (L_0) sob a hipótese nula $a_1 = a_2 = \dots = a_k$ e/ou $d_1 = d_2 = \dots = d_k$ e sob a hipótese alternativa (L_1) de $a_1 \neq a_2 \dots \neq a_k$, e/ou $d_1 \neq d_2 \dots \neq d_k$. Sob hipótese nula as LR têm distribuição aproximada de χ^2 com $k+1$ graus de liberdade para a presença do QTL, e com $k-1$ graus de liberdade para a interação QTL x E se os testes forem realizados somente em regiões onde os QTL foram previamente identificados. O valor do limite crítico apropriado para declarar a presença de um QTL e para interação QTL x E foram ajustados pelo número de testes independentes realizados no genoma como um todo, seguindo

procedimento descrito por Vieira et al. (2000). O número de testes independentes para o mapeamento de QTL foi estimado considerando o comprimento do l ésimo grupo de ligação (T_l) e o *window size* utilizado (10 cM) como $\sum_l [(T_l / 32) + 1]$, sendo que regiões adjacentes de 32 cM foram consideradas como independentes e, conseqüentemente, o número de testes independentes foi 74. A taxa global de erro tipo I usada para todo o genoma foi $\alpha = 0,05$, e $\alpha = 0,05 / 74 = 0,00067$ para cada teste independente. O valor do limite crítico da LR para o mapeamento de QTL foi de 19,33 que corresponde ao LOD de 4,22; e para a interação QTL x E o valor do limite crítico foi de 14,6 que corresponde ao LOD de 3,17. Assim, o limite crítico (LOD score) utilizado nesse trabalho foi maior que os comumente empregados em mapeamento de QTL em milho, que utilizam valores de LOD de 2,0 e 3,0 (AGRAMA et al., 1999; BEAVIS et al., 1994; MIHALJEVIC et al., 2005; e outros). As análises de mapeamento de QTL para múltiplos ambientes e detecção da interação QTL x E (mCIM) foram realizadas usando o programa *QTL Cartographer* versão 1.17, módulo JZmapQTL (BASTEN et al., 2003).

Como o mapeamento de QTL foi realizado nos retrocruzamentos para cada parental, os efeitos aditivos e de dominância estimados para cada QTL não foram fornecidos diretamente pelo *QTL Cartographer*, mas foram obtidos por meio de contraste entre os efeitos aditivos dos QTL mapeados nos dois retrocruzamentos (LU; ROMERO-SEVERSON; BERNARDO, 2003). Seja um QTL Q atuando no controle genético do caráter e que possui o genótipo QQ na linhagem L 14-04B e qq na linhagem L 08-05F. O valor do efeito aditivo para esse QTL é estimado da seguinte forma: $(QQ - qq) / 2$, que em uma população F_2 teria o seguinte valor genotípico: $[a - (-a)] / 2 = a$. No entanto, em uma população de retrocruzamento, o contraste QQ versus qq tem o seguinte valor genotípico no RC L14-04: eq. (2)

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

e esse mesmo contraste estimado no RC L08-05 tem o seguinte valor genotípico: eq. (3)

$$c_2 = \frac{(QQ - qq)}{2} = "a" = \frac{(a + d)}{2} \quad (3)$$

Esses dois contrastes correspondem aos valores que o *QTL Cartographer* fornece como o valor do efeito aditivo a para cada retrocruzamento e, como demonstrado, não corresponde apenas ao valor aditivo. Dessa forma, o real valor do efeito aditivo foi estimado para cada QTL da seguinte forma: eq. (4)

$$c_1 + c_2 = \frac{(a-d) + (a+d)}{2} = a \quad (4)$$

e o efeito de dominância para cada QTL foi estimado da seguinte forma: eq. (5)

$$c_2 - c_1 = \frac{(a+d) - (a-d)}{2} = d \quad (5)$$

O grau de dominância para um determinado QTL foi estimado como: eq. (6)

$$GD = \frac{|\hat{d}|}{|\hat{a}|} \quad (6)$$

Foram construídos intervalos de confiança para as posições dos QTL mapeados no RC L14-04 e RC L08-05 de acordo com o *one - LOD support interval* (LANDER; BOTSTEIN, 1989). A sobreposição dos intervalos de confiança para as posições identificadas em RC L14-04 e RC L08-05 indicou tratar-se do mesmo QTL. É possível, entretanto, que QTL sejam mapeados nas progênes de retrocruzamento para um parental e não nas progênes para o outro parental. Nesse caso os contrastes serão construídos nas progênes RC L14-04 e RC L08-05 utilizando-se os valores dos efeitos genéticos referentes à posição em que o QTL foi mapeado. A proporção da variância fenotípica explicada por cada QTL (R_F^2) foi calculada conforme proposto por Bohn et al. (1997), sendo: $\hat{R}_F^2 = \hat{\sigma}_G^2 Q / \hat{\sigma}_F^2$, em que: $\hat{\sigma}_F^2 = (\hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2) + [(\hat{\sigma}_{AE}^2 + \hat{\sigma}_{DE}^2) / e] + (\hat{\sigma}_e^2 / er)$, sendo e o número de ambientes e r o número de repetições; e $\hat{\sigma}_G^2 Q = (\hat{a}^2 / 2) + (\hat{d}^2 / 4)$, sendo \hat{a} e \hat{d} as estimativas dos efeitos aditivos e de dominância, respectivamente de cada QTL. A proporção

da variância genética explicada por cada QTL foi calculada da seguinte forma: $\hat{R}_G^2 = \hat{\sigma}_G^2 Q / \hat{\sigma}_G^2$, em que: $\hat{\sigma}_G^2 = \hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2$. A variância fenotípica explicada pelo conjunto dos QTL mapeados foi obtida utilizando o programa Windows *QTL Cartographer* versão 2.5 (WANG et al., 2005). O conjunto dos QTL previamente mapeados, em cada um dos retrocruzamentos, utilizando o procedimento mCIM foi ajustado como um modelo simples com múltiplos QTL e efeitos principais, isto é, desconsiderando interações epistáticas. O programa usa o algoritmo EM para avaliar a verossimilhança deste modelo de mistura com múltiplos QTL. Após o modelo completo estar ajustado, o coeficiente de determinação (R^2) para todos os QTL é fornecido pelo programa. O grau médio de dominância (GMD) do conjunto dos QTL mapeados foi estimado pela soma do grau de dominância de cada QTL ponderado pelo respectivo valor \hat{R}_G^2 . A interação alélica atribuída a cada QTL foi caracterizada conforme sugerido por Stuber et al. (1987) como sendo: aditiva (A) se $0,00 \leq GD \leq 0,20$; dominância parcial (DP) se $0,21 \leq GD \leq 0,80$; dominância completa (DC) se $0,81 \leq GD \leq 1,20$ ou sobredominância (SD) se $GD > 1,20$. Para a identificação da direção do alelo favorável na expressão do caráter foi utilizado o sinal do efeito aditivo. QTL que apresentaram efeito aditivo com sinal positivo foram identificados como provenientes da linhagem L-14-04, uma vez que essa linhagem apresenta maior nota na avaliação *per se* do *stay-green* (dados não mostrados). Comparações dos QTL mapeados neste estudo com aqueles reportados na literatura para milho e também para sorgo foram realizadas através da identificação e localização do marcador associado aos QTL de origens distintas em um mapa de referência. Para isso foi utilizado o mapa de ligação IBM 2005 Neighbors, disponível no site do *Maize Genome Data Bank* (<http://maizegdb.org>, abril 2008) (LAWRENCE et al., 2007). Dessa forma, o marcador associado a um QTL em outros estudos foi localizado no mapa referência e, nesse mesmo mapa, foi localizado o marcador associado ao QTL deste estudo, permitindo uma quantificação da distância entre esses marcadores. Para isso, fez-se necessário que os marcadores associados aos QTL em outros estudos, e também neste estudo, tenham sido mapeados também no mapa IBM 2005 Neighbors. A distância usada na comparação é dada em centimorgans.

2.2.2 Resultados e discussão

2.2.2.1 Estimativas dos parâmetros genéticos com o delineamento III

Diferenças altamente significativas ($P \leq 0,01$) foram detectadas para variação entre progênies e para interação progênies x linhagens genitoras para o caráter *stay-green*. Também foi detectada significância ($P \leq 0,05$) para interação progênies x ambientes. Já a interação tripla (progênies x ambientes x linhagens genitoras) não apresentou significância (Tabela 1). Dessa forma, foi confirmada a divergência genética entre os parentais como já era esperado, uma vez que os mesmos pertencem a grupos heteróticos distintos e, como consequência, o cruzamento entre eles deu origem a uma população com ampla variabilidade. Também foi verificado que as progênies comportam-se de forma diferente conforme o *background* genético do parental. Comportamento diferente também foi observado pelas progênies através dos ambientes, indicando que a expressão do *stay-green* variou através dos ambientes no quais foram avaliados. Pela sobreposição dos intervalos de confiança, observa-se que a média das progênies retrocruzadas para o parental L 14-04 B (RC L14-04) não apresentou diferença significativa para a média das progênies retrocruzadas para o parental L 08-05 F (RC L08-05), entretanto, as progênies RC L14-04 apresentaram em média valor absoluto superior, variando de 1,98 a 3,97 e as progênies de RC L08-05 variaram de 2,04 a 3,07. O coeficiente de variação experimental (CV) foi de 18%. (Tabela 1). Câmara et al. (2007) obtiveram valores de CV menores do que 10% para *stay-green* e Costa et al. (2008) obtiveram CV de 15 % para esse caráter. Assim, o valor obtido no presente trabalho pode ser considerado dentro dos padrões levando em conta a baixa magnitude da média geral do caráter (2,88), indicando assim boa precisão experimental.

Todas as estimativas de variância avaliadas diferiram significativamente de zero e as estimativas da variância aditiva e da variância de dominância não diferiram das estimativas da variância das suas respectivas interações com o ambiente. A estimativa da variância aditiva foi significativamente ($P \leq 0,05$) superior à variância de dominância, no entanto essas estimativas não diferiram significativamente das estimativas da interação da variância aditiva e dominante por ambiente (Tabela 2). Assim, a variância dos efeitos aditivos foi maior para o caráter *stay-green* do que a variância dos efeitos de dominância, sugerindo uma maior importância dos locos com efeito aditivo no controle genético do caráter *stay-green*. Resultados semelhantes foram observados por Joshi et al. 2007 em trigo, Costa et al. (2008) em milho tropical e por Lee et al. (2005) e Bekavac et al. (2008) em milho temperado. Esses últimos autores demonstram que existe forte correlação genética para o caráter *stay-green* avaliado em linhagens S_1 *per se* e em

testcrosses, sugerindo que o caráter apresenta baixa heterose e que a seleção para o caráter pode ser feita em linhagens *per se*, reforçando a importância dos efeitos aditivos no controle do caráter. Já em sorgo a ação dos genes se manifestou predominantemente de forma dominante (SUBUDHI et al., 2000; WALULU et al., 1994). A estimativa da interação da variância genética por ambiente ($\hat{\sigma}_{GE}^2$) correspondeu a 70% do valor da estimativa da variância genética ($\hat{\sigma}_G^2$), mostrando que a interação com o ambiente tem forte influência na expressão do caráter. Câmara et al. (2007) obtiveram resultados semelhantes a esses. Esses autores avaliaram duas populações F_{2:3} de milho e verificaram que as variâncias da interação progênie por ambiente corresponderam a 57% e 73% da variância genética de progênies em cada uma das populações. Forte influência do ambiente na expressão do caráter também foi verificada por Bekavac et al. (2007) para milho avaliado em quatro ambientes de clima temperado, por Costa et al. (2008) avaliando cruzamentos dialélicos em oito ambientes de clima tropical e por Walulu et al. (1994) em sorgo. Nos ambientes avaliados no presente estudo, um dispunha de irrigação e os outros dois não. Mesmo as avaliações sendo feitas em um ano agrícola típico, com precipitações normais, um estresse maior, mesmo que mínimo, é esperado nos ambientes sem irrigação o que leva a uma maior interação das progênies e dos seus efeitos genéticos com o ambiente.

A estimativa do grau médio de dominância foi do tipo dominância parcial (0,55). Contudo, como demonstrado por Comstock e Robinson (1952), populações F₂ estão em forte desequilíbrio de ligação o que pode causar um viés na estimativa dos efeitos aditivos e dominantes. Neste caso, $\sigma_{AF_2}^2 = \sigma_A^2 \pm (\sum_{ij} 1 - 2r_{ij})a_i a_j$ e $\sigma_{DF_2}^2 = \sigma_D^2 + (1/2)\sum_{ij} (1 - 2r_{ij})d_i d_j$, em que r_{ij} é a fração de recombinação entre os locos i e j , a_i (a_j), e d_i (d_j), são os efeitos aditivos e dominantes dos locos i e j , respectivamente. Dessa forma, em populações F₂ estimativas da variância de dominância são superestimadas, e estimativas da variância aditiva são superestimadas ou subestimadas na presença de fase de ligação em associação ou repulsão, respectivamente. Na presença de ligação em fase de repulsão a estimativa do $\hat{d} = (2\hat{\sigma}_D^2 / \hat{\sigma}_A^2)^{1/2}$ são superestimadas. As linhagens parentais L 14-04 B e L 08-05 F pertencem a grupos heteróticos distintos e são altamente divergentes para diversos caracteres e, provavelmente, para a maioria dos locos, o desequilíbrio de ligação na população F₂ ocorreu devido a fase de ligação de repulsão, o que pode ter superestimado o GMD obtido neste estudo.

As estimativas de herdabilidade no sentido amplo e restrito foram de 0,63 e 0,54, respectivamente, sendo ambas significativamente diferentes de zero ($P \leq 0,05$). Estas estimativas foram inferiores às relatadas por Bekavac et al. (2008) e Câmara et al. (2007), as quais variaram de 0,67 a 0,81 em diferentes populações de origens temperadas e tropicais. Estimativas de herdabilidade de trabalhos diferentes são difíceis de serem comparadas visto que elas tendem a variar, dentre outros, com o tipo de progênie, o número de repetições e número de ambientes utilizados na estimação do parâmetro. No presente estudo a população foi avaliada em três ambientes. Bekavac et al. (2008) avaliaram as populações em quatro ambientes e Câmara et al. (2007) avaliaram as populações em nove e sete ambientes, obtendo assim uma estimativa de variância fenotípica mais próxima da variância genética, pois o número de ambientes é divisor da variância da interação genética por ambiente e da variância do erro no cálculo da variância fenotípica, resultando em maiores estimativas de herdabilidade.

Tabela 1– Resumo da análise de variância conjunta agrupada para o caráter *stay-green* e médias das progênies retrocruzadas com as linhagens genitoras L14-04 e L08-05, com os respectivos intervalos de variação

<i>F.V.</i>	<i>GL</i>	<i>QM</i> ^a
Progênie(P)/Exp.(E)	245	66,94**
Progênie x Linhagem/E	245	39,58**
P x Ambiente(Amb)/E	490	34,41*
P x Linhagem x Amb/E	490	29,46
Resíduo	1215	26,96
C.V. (%)		18,01
Média geral		2.88
		(2,28 ; 3,61)
Média RC L14-04		3.02
		(1,98 ; 3,97)
Média RC L08-05		2.74
		(2,04 ; 3,70)

^aQM multiplicados por 10^2 ; **, * Significativo a 0,01 e 0,05 de probabilidade pelo teste F, respectivamente.

Tabela 2 – Estimativas de parâmetros genéticos e seus respectivos intervalos de confiança (IC) a 0,95 de probabilidade para o caráter *stay-green*

Estimativa	$\hat{\sigma}_A^2$	$\hat{\sigma}_D^2$	$\hat{\sigma}_{AE}^2$	$\hat{\sigma}_{DE}^2$	\hat{h}_x^2	\hat{h}_r^2	\hat{d}
SG ^a	10,84	1,69	7,45	1,23	0,63	0,54	0,55
IC	(7,61 ; 16,67)	(0,89 ; 4,38)	(4,25 ; 16,29)	(0,40 ; 17,34)	(0,55 ; 0,71)	(0,46 ; 0,62)	(0,34 ; 0,82)

^aVariâncias multiplicadas por 10²; estimativas da: variância aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$), variância de dominância ($\hat{\sigma}_D^2$), variância da interação aditiva por ambientes ($\hat{\sigma}_{AE}^2$), variância da interação de dominância por ambientes ($\hat{\sigma}_{DE}^2$), herdabilidade entre médias de progênies (\hat{h}_x^2), herdabilidade no sentido restrito (\hat{h}_r^2), grau médio de dominância (\hat{d}).

2.2.2.2 Mapeamento de QTL

A análise de mapeamento por intervalo composto em múltiplos ambientes permitiu a identificação de 17 QTL para *stay-green* sendo esses mapeados em ambos ou em cada um dos conjuntos de progênies de retrocruzamento (RC L14-04 e RC L08-05) (Tabela 3). Dez QTL foram mapeados no RC L08-05, realizado com a linhagem L 08-05, que apresenta maior *stay-green*, sendo três em cada um dos cromossomos 2 e 4, dois no cromossomo 1 e um QTL mapeado em cada um dos cromossomo 3 e 6. A localização desses QTL foram as seguintes: *stg1a* no braço curto do cromossomo 1, no bin 1.02; *stg1b* no braço longo do cromossomo 1, no bin 1.05; *stg2c*, *stg2d* e *stg2e* no braço longo do cromossomo 2, nos bins 2.07, 2.08 e 2.09 respectivamente; *stg3b* no braço longo do cromossomo 3, no bin 3.07; *stg4a*, *stg4b* e *stg4c* no cromossomo 4 sendo os dois primeiros no braço curto e o último no braço longo, nos bins 4.01, 4.04 e 4.05, respectivamente; *stg6a* no braço curto do cromossomo 6, no bin 6.00. Outros nove QTL foram identificados no RC L14-04, realizado com a linhagem L 14-04, sendo três no cromossomo 3, dois em cada um dos cromossomos 1 e 2 e um em cada um dos cromossomos 4 e 9. A localização desses QTL foram as seguintes: *stg1c* e *stg1d* no braço longo do cromossomo 1, nos bins 1.06 e 1.07, respectivamente; *stg2a* e *stg2b* no braço curto do cromossomo dois, nos bins 2.01 e 2.02, respectivamente; *stg3a*, *stg3b* e *stg3c* no cromossomo 3 sendo o primeiro no braço curto e os dois últimos no braço longo, nos bins 3.01, 3.07 e 3.09, respectivamente; *stg4c* no braço longo do cromossomo 4, no bin 4.05; *stg9a* no braço curto do cromossomo 9, no bin 9.03.

Dois QTL foram mapeados em intervalos coincidentes nos dois retrocruzamentos e foram considerados como tendo a mesma localização de acordo com o *one-LOD support interval*, sendo estes os QTL *stg3b* e *stg4c*. Ocorreu uma maior concentração de QTL mapeados no cromossomo 1 (quatro QTL mapeados, 23% do total) e cromossomo 2 (cinco QTL mapeados, 29% do total) o que corrobora com a observação de ocorrência de clusterização de QTL relacionados com a tolerância ao déficit hídrico nesses dois cromossomos (CAMPOS et al., 2004). A variância fenotípica explicada por cada QTL (R_F^2) variou de 0,47% a 24,32% e a genotípica (R_G^2) variou de 0,74% a 38,67%. As variâncias fenotípica ($R_{F-total}^2$) e genotípica ($R_{G-total}^2$) totais explicada pelos 17 QTL foram de 46,04% e 73,08%, respectivamente. O efeito aditivo de 11 dos 17 QTL foi negativo, mostrando que 65% dos alelos favoráveis, isto é, os alelos que aumentam a expressão do caráter *stay-green*, originaram-se da linhagem parental com maior *stay-green*, a L 08-05. Isso sugere ser possível a combinação de alelos favoráveis de ambos parentais em suas progênies e a ocorrência de progênies transgressivas. Os efeitos de dominância apresentaram sinais negativos e positivos mostrando que os efeitos de dominância foram não direcionais. Sete QTL (41%) apresentaram efeitos de dominância parcial, seis (35%) apresentaram efeitos de sobredominância e quatro (24%) apresentaram efeitos aditivos, sendo que o grau médio de dominância foi de dominância parcial (0,65), corroborando com a estimativa obtida pela análise fenotípica com o delineamento III e com os resultados descritos por Beavis et al. (1994) que obtiveram GMD de 0,77 para os três QTL mapeados para *stay-green* avaliados em progênies F_4 . Esses resultados sugerem que o caráter *stay-green* apresenta baixa magnitude da depressão por endogamia e da heterose e corroboram com os resultados obtidos por Costa et al. (2008) que, através de análise dialélica, demonstraram que os efeitos aditivos são mais importantes que os efeitos não aditivos para esse caráter em milho. Contudo, nas duas populações estudadas por Câmara et al. (2006) foi estimado GMD de sobredominância para o caráter *stay-green* indicando que, nesse caso, as interações entre alelos de um mesmo loco tiveram maior importância para o caráter.

O número de QTL encontrados no presente estudo foi bastante superior aos oito QTL encontrado por Beavis et al. (1994), sendo três em progênies F_4 e cinco em *testcross*, ambas avaliadas em quatro ambientes, apesar do limite crítico (*threshold*) utilizado neste estudo ser duas vezes superior (LOD 4,2) ao utilizado por aqueles autores (LOD 2,0). Isso se deve, entre outros motivos, ao poder do teste estatístico utilizado. No presente estudo foi utilizado o mapeamento

por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes (mCIM) (JIANG; ZENG, 1995) que utiliza as médias do caráter obtidas em cada um dos ambientes em que ele foi avaliado, ao invés de utilizar a média geral dos diversos ambientes. Dessa forma, o método mCIM é mais poderoso que outros métodos para mapeamento de QTL, pois mapeia QTL em cada ambiente e permite a detecção da interação QTL x ambiente, permitindo um melhor entendimento da arquitetura genética do caráter (JIANG; ZENG, 1995). Os resultados obtidos por Câmara (2006) confirmam o poder do mCIM na detecção de QTL. Esse autor mapeou 20 QTL para *stay-green* em progênies $F_{2:3}$ de milho avaliadas em nove ambientes, e 33 QTL em progênies $F_{2:3}$ derivada de outro cruzamento avaliada em sete ambientes. Nota-se também que, o número de QTL mapeados varia grandemente com o número de ambientes avaliados e com o tipo de progênie, principalmente para caracteres que sofrem forte influência ambiental, como é o caso do *stay-green*. Entretanto a porcentagem da variância genotípica explicada por todos os QTL mapeados por Câmara (2006) foi de 61,41% e 63,98% nas populações onde foram mapeados 20 e 33 QTL, respectivamente, e no presente estudo a variância genotípica explicada pelos 17 QTL mapeados foi de 73,08%.

Além do método de mapeamento, o uso do delineamento III de Comstock e Robinson (1948, 1952) associado ao mapeamento de QTL, conforme metodologia proposta por Lu, Romero-Severson, Bernardo (2003), também permitiu um melhor entendimento da arquitetura genética do *stay-green* e um grande número de QTL mapeado no presente estudo. Essa metodologia permitiu mapear QTL que poderiam não ser detectados em outro tipo de delineamento, uma vez que alelos com efeitos recessivos podem ser mascarados quando ocorre interação de dominância, porém, com o uso do delineamento III, se esse suposto alelo não for detectado em um retrocruzamento, ele será detectado no outro. Contudo, o método de mapeamento utilizado nesse estudo não foi capaz de detectar todas as regiões genômicas envolvidas no controle do caráter, sugerindo que possam existir falhas no modelo para mapear QTL com pequenos efeitos, ou que não exista saturação adequada por marcadores moleculares no mapa genético utilizado (LIMA et al., 2006).

Tabela 3–Localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), ação gênica, grau médio de dominância e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) explicadas pelos QTL mapeados para o caráter *stay-green*

QTL ^a	Localização				Ambientes ^c			TRV ^d		Efeito genético		Ação gênica		Direção ^e	R_F^2 %	R_G^2 %
	RC ^b	cM	Marca	bin	A	B	C	Conj.	Int.	a	d	GD	Tipo			
stg1a	RCL08-05	51,05	bnlg1083	1.02	-	-	-	22,08	5,14	-0,129	0,071	0,55	DP	L08-05	4,83	7,68
stg1b	RCL08-05	124,63	umc1601	1.05	A	A	P	37,47	17,77	-0,280	0,193	0,69	DP	L08-05	24,32	38,67
stg1c	RCL14-04	150,27	bnlg2057	1.06	A	P	P	44,47	18,94	-0,152	-0,133	0,88	DP	L08-05	8,00	12,72
stg1d	RCL14-04	274,12	umc1431	1.10	A	P	P	21,76	15,99	0,059	0,038	0,64	DP	L14-04	1,04	1,65
stg2a	RCL14-04	5,81	bnlg1338	2.01	A	A	P	24,07	19,70	0,044	0,069	1,58	SD	L14-04	1,08	1,72
stg2b	RCL14-04	12,72	bnlg1017	2.02	A	A	P	19,58	17,48	0,027	0,051	1,91	SD	L14-04	0,50	0,79
stg2c	RCL08-05	175,97	umc2129	2.07	-	-	-	19,77	8,96	-0,084	0,129	1,53	SD	L08-05	3,84	6,10
stg2d	RCL08-05	201,98	umc1464	2.08	-	-	-	21,89	5,82	-0,086	0,105	1,22	SD	L08-05	3,23	5,13
stg2e	RCL08-05	217,94	umc1230	2.09	-	-	-	24,25	4,66	-0,114	0,071	0,62	DP	L08-05	3,87	6,15
stg3a	RCL14-04	0,01	umc1394	3.01	-	-	-	22,78	8,29	0,050	0,070	1,40	SD	L14-04	1,23	1,95
stg3b	RCL14-04	140,40	umc1659	3.07	-	-	-	21,28	12,86	-0,113	0,006	0,05	AD	L08-05	3,21	5,10
	RCL08-05	154,40			-	-	-	23,26	10,28							
stg3c	RCL14-04	193,98	bnlg1754	3.09	P	P	A	25,06	16,48	-0,025	-0,049	1,95	SD	L08-05	0,47	0,74
stg4a	RCL08-05	0,01	umc1276	4.01	-	-	-	25,49	14,18	-0,045	-0,032	0,71	DP	L08-05	0,63	1,00
stg4b	RCL08-05	44,93	umc1652	4.04	A	A	P	24,27	17,16	0,093	0,055	0,59	DP	L14-04	2,56	4,07
stg4c	RCL14-04	52,35	bnlg0252	4.05	-	-	-	24,38	14,51	0,182	0,015	0,08	AD	L14-04	8,36	13,29
	RCL08-05	61,35			-	-	-	23,06	11,94							
stg6a	RCL08-05	8,03	phi0126	6.00	A	A	P	20,15	15,87	-0,122	-0,015	0,12	AD	L08-05	3,76	5,99
stg9a	RCL14-04	67,67	bnlg0430	9.03	P	P	A	27,13	23,08	-0,123	-0,009	0,07	AD	L08-05	3,80	6,04
												GMD	0,65	DP		

^a Nomes dos QTL são indicados por um índice (stg – *stay-green*) seguido do número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e de letra discriminando os vários QTL mapeados em um mesmo cromossomo

^b Retrocruzamento onde o QTL foi identificado

^c Ambientes onde os QTL foram identificados quando da interação significativa, sendo ambientes A, B e C, EE Areão, EE Caterpillar e EE Esalq, respectivamente. A e P indicam ausência e presença do QTL

^d Valores significativos de TRV indicados em itálico

^e Direção indica a linhagem parental que contribuiu para o aumento do valor genético do caráter

2.2.2.3 Interação QTL x ambiente

Nove dos 17 QTL mapeados (53%) apresentaram interação significativa com o ambiente, ou seja, mais da metade dos QTL identificados nesse estudo apresentou expressão diferenciada através dos ambientes nos quais eles foram submetidos, causando comportamento diferenciado das progênies através dos ambientes. A elevada interação QTL x E era esperada conforme observação da significância da interação progênie por ambiente na análise de variância. Destes nove QTL que apresentaram interação significativa, cinco foram mapeados exclusivamente no ambiente que dispunha de irrigação. Somente dois QTL foram mapeados exclusivamente nos ambientes que não dispunham de irrigação e os outros dois foram mapeados no ambiente com irrigação e também no ambientes sem irrigação. Oito QTL (47%) foram estáveis, ou seja, apresentaram efeitos semelhantes nos três ambientes avaliados. O segundo e o quarto QTL de maior efeito (*stg4c* e *stg1a*), responsáveis por 13,29% e 7,68% da variância genotípica do caráter, respectivamente, foram estáveis nos três ambientes, indicando serem bons candidatos para a seleção assistida por marcadores moleculares. Contudo, o QTL de maior efeito (*stg1b*) e o de terceiro maior efeito (*stg1c*), responsáveis por 38,67% e 12,72% da variância genotípica, respectivamente, apresentaram forte interação com o ambiente sendo mapeados somente no ambiente com irrigação. Com base em vários artigos sobre mapeamento de QTL relacionados a tolerância a seca em milho, Campos et al. (2004) verificaram que a maioria dos QTL para seca foram identificados somente em ambientes sob estresse ou somente em ambientes sob condições ótimas de cultivo. Esse fato se confirmou nos resultados descritos neste trabalho em mais da metade dos QTL mapeados, sendo notável entre os QTL *stg1a*, *stg2a*, *stg2b*, *stg4b* e *stg6a*, mapeados somente no ambiente irrigado, e nos QTL *stg3c* e *stg9a*, mapeados somente nos ambientes sem irrigação. Isso também sugere que os QTL que foram estáveis nos diferentes ambientes podem sugerir um padrão de expressão genética constitutiva, ou seja, são QTL expressos pela planta independentemente da ocorrência de estresse.

Regiões tropicais possuem ampla variabilidade de ambientes onde o milho é cultivado o que torna os programas de melhoramento trabalhosos, exigindo experimentos conduzidos em diversos locais e por vários anos para identificação e seleção de híbridos com elevada produtividade e estabilidade (RIBAUT et al., 1997). O mapeamento de QTL estáveis poderia auxiliar no desenvolvimento de cultivares que apresentem melhor estabilidade e tolerem melhor

às variações ambientais. Contudo, como mencionado por Lima et al. (2006), muitos cultivares liberados para comercialização são específicos para determinada região em função da alta interação genótipo com ambientes. Dessa forma, uma abordagem coerente seria utilizar a avaliação da interação QTL com ambiente na determinação de zoneamento climático da mesma forma que é realizado para interação genótipos com ambientes baseado nas avaliações fenotípicas. Assim, a seleção assistida para *stay-green* em milho deveria trabalhar com dois objetivos principais: (i) introgridir alelos estáveis nos cultivares indicados para os diversos ambientes avaliados (ii) utilizar dos QTL de grande efeito mas que apresentem interação com ambiente somente naqueles ambientes nos quais eles foram identificados.

2.2.2.4 Comparações com QTL mapeados em outros estudos

Relatos na literatura sobre mapeamento de QTL para *stay-green* em milho restringem-se aos trabalhos desenvolvidos por Beavis et al. (1994), utilizando germoplasma temperado e Câmara (2006), utilizando germoplasma tropical. A comparação direta entre QTL mapeados em diferentes estudos se torna difícil devido às diferenças entre os métodos e os tipos de população usados pelos autores. Dessa forma, os critérios utilizados para comparações estão propensos a erros de elevada magnitude (LIMA et al., 2006). Assim, pode-se apenas especular que QTL mapeados em regiões genômicas coincidentes em diferentes estudos são os mesmos QTL. A comparação feita no presente trabalho utiliza o mapa IBM 2005 Neighbors disponível no *Maize Genome Data Bank* (LAWRENCE et al., 2007) como referência, e a distância entre os QTL localizados em trabalhos distintos correspondem à distância de seus marcadores flanqueadores no referido mapa. Segundo Campos et al. (2004), QTL relacionados à tolerância ao déficit hídrico são, na maioria das vezes, específicos para o germoplasma utilizado, não sendo assim localizados em diferentes *background* genéticos ou então, aparecem em posições ligeiramente diferentes no cromossomo sendo mais provável que essa diferença de localização se deva a níveis de incerteza inerentes aos processos de mapeamento, principalmente quando são utilizadas pequenas populações, como foi o caso do trabalho de Beavis et al. (1994). Esses autores mapearam oito QTL para *stay-green* em uma população de milho de tamanho reduzido, utilizando marcadores RFLP. Dois QTL mapeados por aqueles autores estão em regiões coincidentes com dois dos QTL mapeados neste estudo. Um deles, o *stg2b*, identificado no cromossomo 2 do presente trabalho,

está distante 14.8 cM do marcador *umc53* identificado por aqueles autores como associado ao QTL em milho temperado. Entretanto, esse é um dos QTL de menor efeito mapeados no presente estudo, explicando apenas 0,79% da variância genotípica. Estudos de mapeamento genético utilizando marcadores RFLP (AHN; TANKSLEY, 1993) e estudos de genômica comparativa baseado em colinearidade dos genomas de gramíneas (GALE; DEVOS, 1998) demonstraram que a maioria dos 10 cromossomos do milho possui segmentos duplicados. Beavis et al. (1994) identificaram um QTL associado ao marcador *umc137* sendo esse localizado no cromossomo 1 do genoma do milho. Entretanto, esse marcador possui uma cópia no cromossomo 2, e esta cópia foi localizada a 13,92 cM do marcador *umc1464* associado ao QTL *stg2d* identificado no presente estudo. É possível que em nossa população de milho tropical a região genômica que contém o QTL no cromossomo 2 seja a cópia funcional e na população temperada estudada por Beavis et al. (1994) a mesma encontra-se no cromossomo 1.

Somente seis QTL dos 17 QTL mapeados no presente estudo não se encontram em regiões coincidentes com os QTL mapeados por Câmara (2006) já que esse autor mapeou QTL para *stay-green* nos 10 cromossomos do milho. Os QTL de maior efeito mapeados nos dois estudos não se encontram em regiões coincidentes. O QTL de maior efeito mapeado por Câmara (2006), considerando as duas populações estudadas por esse autor, está localizado entre os bins 3.08 e 3.09 e explicou 10,17% da variância genotípica. Nesse mesmo bin, no presente estudo, também foi mapeado um QTL, entretanto ele foi responsável por somente 0,74% da variância genotípica. No bin 1.05 foi mapeado o *stg1b*, o QTL de maior efeito do presente estudo. Nessa mesma região genômica, Câmara (2006) mapeou três diferentes QTL que foram responsáveis por 0,48%, 1,22% e 1,26% da variância genotípica. Esses resultados reforçam a grande influência do ambiente e do *background* genético na expressão do caráter. Dessa forma, o presente trabalho reporta pelo menos seis novos QTL para *stay-green* associados a regiões em que ainda não haviam sido identificados QTL em germoplasma de milho, sendo esta, uma valiosa contribuição para o entendimento da arquitetura genética do caráter.

Os QTL *stg4c*, *stg2c*, *stg4b* e *stg1b* descritos neste trabalho se localizam em regiões sintênicas em sorgo, onde foram descritos os quatro principais QTL para *stay-green* desta espécie (*stg1*, *stg2*, *stg3*, *stg4*) (CRASTA et al., 1999; SUBUDHI et al., 2000; TAO et al., 2000; TUINSTRA et al., 1996, 1997, 1998; XU et al., 2000). Análises comparativas interespecíficas de regiões genômicas que controlam o caráter *stay-green* fornecem um indicativo que podem existir

algumas regiões ortólogas conservadas para o caráter em sorgo e milho, as quais podem ser alvos de investigações no futuro visando um melhor entendimento do caráter, e reunindo maior quantidade de informações para auxiliar o melhoramento para tolerância ao déficit hídrico.

2.2.3 Considerações finais

Com o crescente aumento dos cultivos de milho safrinha e com os sistemas modernos de cultivo que envolvem maior densidade populacional, a competição pelo uso da água nas lavouras é cada vez maior aumentando também a susceptibilidade a períodos de seca. Dessa forma, os genótipos *stay-green* se tornam cada vez mais importantes, pois além de tolerarem mais a seca eles apresentam maior resistência a doenças, e menor porcentagem de quebramento de colmos e acamamento de plantas o que pode aumentar a produtividade e diminuir perdas na colheita. Os resultados deste estudo e daqueles reportados na literatura (BEKAVAC; PURAR; JOCKOVIC, 2008; CÂMARA, 2006; COSTA et al., 2008) contribuem para o aumento do conhecimento da herança do caráter *stay-green* e sugerem como essas informações podem ser implementadas num programa de melhoramento para aumento do caráter.

Os resultados mostram que o caráter *stay-green* em milho apresenta alta herdabilidade, maior importância dos efeitos aditivos em relação aos efeitos não aditivos, e que os efeitos de dominância são não direcionais. Dessa forma é de se esperar que a magnitude da heterose e da depressão por endogamia nesse caráter seja baixa, e como o caráter apresenta alta correlação genética entre linhagens *per se* e *testcrosses*, a seleção para *stay-green* pode ser conduzida nas primeiras gerações do processo de obtenção de linhagens para ser aproveitada nos híbridos. A obtenção de progênies transgressivas mostrou-se possível, entretanto a sua ocorrência é rara necessitando de uma grande quantidade de progênies para sua obtenção. Esses resultados indicam que a seleção fenotípica para o caráter pode ser bastante eficiente, contudo ela só pode ser realizada após o período de florescimento necessitando assim de duas gerações para completar um ciclo de seleção.

A seleção assistida por marcadores moleculares (SAM) pode ser usada em conjunto com a seleção fenotípica para aumentar a eficiência dos programas de melhoramento que têm por objetivo a obtenção de linhagens com maior *stay-green* e, conseqüentemente, maior tolerância à seca. A SAM pode ser realizada nos primeiros estágios de desenvolvimento das progênies, assim

ela pode ser conduzida em uma grande quantidade de progênies, sendo que somente as selecionadas seguem para avaliação experimental onde também passaram pela seleção fenotípica. Dessa forma, a probabilidade de selecionar progênies transgressivas é maior devido à possibilidade de fazer a seleção em um grande número de progênies com o uso da SAM, e como os QTL não explicam toda a variância do caráter a seleção é complementada pela avaliação fenotípica. A transferência de alelos favoráveis de grande efeito e estáveis nos ambientes detectados pelo mapeamento de QTL via retrocruzamento assistido por marcadores também pode ser realizado com o objetivo de aumentar a expressão do caráter *stay-green* em linhagens elite. Vários trabalhos têm demonstrado a eficiência do retrocruzamento assistido por marcadores moleculares na introgressão de QTL para linhagens elite (STUBER; SISCO, 1992; TOOJINDA et al., 1998; BENCHIMOL et al., 2005; NEEREJA et al., 2007; GARZÓN et al., 2008).

A metodologia de mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes juntamente com o delineamento III propiciou o mapeamento de um grande número de QTL, mostrando ser esta uma ferramenta bastante poderosa para mapeamento de QTL. Contudo, os QTL mapeados explicaram apenas parte da variância fenotípica e genética do caráter, mostrando que esses são apenas uma amostra do número real de QTL que influenciam a expressão do caráter *stay-green* na população estudada. Alguns dos QTL mapeados nesse trabalho foram localizados em regiões ortólogas às regiões onde foram mapeados os principais QTL em sorgo, sendo um indicativo de que o caráter *stay-green* pode ser controlado por regiões conservadas entre os genomas dessas duas espécies.

Referências

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

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

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

AHN, S.; TANKSLEY, S.D. Comparative linkage maps of the rice and maize genomes. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 90, p. 7980-7984, 1993.

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

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

BEKAVAC, G.; PURAR, B.; JOCKOVIC, D. (2008) Relationships between line per se and testcross performance for agronomic traits in two broad-based populations of maize. **Euphytica**; Netherlands journal of plant breeding, Dordrecht, v. 162, p. 363-369, 2008.

BEKAVAC, G.; STOJAKOVIC, M.; JOCKOVIC, D.; BOCANSKI, J.; PURAR, B. Path analysis of stay-green trait in maize. **Cereal Research Communications**, Szeged, v. 26, p. 161-167, 1998.

BEKAVAC, G.; PURAR, B.; STOJAKOVIC, M.; JOCKOVIC, D.; IVANOVIC, M.; NASTASIC, A. Genetic analysis of stay-green trait in broad-based maize populations. **Cereal Research Communications**, Szeged, v. 35, p. 31-41, 2007.

BENNETZEN, J.L.; FREELING, M. The unified grass genome: Synergy in synteny. **Genome research**, Cold Spring Harbor, v. 7, p. 301-306, 1993.

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

BOWERS, J.E.; ABBEY, C.; ANDERSON, S.; CHANG, C.; DRAYE, X.; HOPPE, A.H.; JESSUP, R.; LEMKE, C.; LENNINGTON, J.; LI, Z.; LIN, Y.; LIU, S.; LUO, L.; MARLER, B.S.; MING, R.; MITCHELL, S.E.; QIANG, D.; REISCHMANN, K.; SCHULZE, S.R.; SKINNER, D.N.; WANG, Y.; KRESOVICH, S.; SCHERTZ, K.F.; PATERSON, A.H. A high-density genetic recombination map of sequence-tagged sites for *Sorghum* as a framework for a comparative structural and evolutionary genomics of tropical grains and grasses. **Genetics**, Baltimore, v. 165, p. 367-386, 2003.

BOYER, J.S. Plant productivity and environment. **Science**, Washington, v. 218, p. 443-448, 1982.

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

CÂMARA, T. M. M. **Mapeamento de QTLs de caracteres relacionados à tolerância ao estresse hídrico em milho tropical**. 2006. 177p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2006.

CÂMARA, T.M.M.; BENTO, D.A.V.; ALVES, G.F.; SANTOS, M.F.; MOREIRA, J.U.V.; SOUZA JÚNIOR, C.L. Parâmetros genéticos de caracteres relacionados à tolerância à deficiência hídrica em milho tropical. **Bragantia**, Campinas, v. 66, p. 595-603, 2007.

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

CHA, K.W.; KOH, H.J.; LEE, B.M.; NAM, Y.W.; PAEK, N.C. Isolation, characterization and mapping of the saty-green mutant in rice. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 104, n. 4, p. 526-532, 2002.

COMSTOCK, R.E.; ROBINSON, H.F. Estimation of average dominance genes. In: GOWEN, J.W. (Ed.). **Heterosis**. Ames: Iowa State College Press, 1952. chap.30, p. 494-516.

COMSTOCK, R.E.; ROBINSON, H.F. The components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. **Biometrics**, Washington, v. 4, p.254-266, 1948.

COSTA, E.F.N.; SANTOS, M.F.; MORO, G.V.; ALVES, G.F.; SOUZA JÚNIOR, C.L. Herança da senescência retardada em milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 43, p. 207-213, 2008.

CRASTA, O.R.; XU, W.W.; ROSENOW, D.T.; MULLET, J.; NGUYEN, H.T. Mapping of post-flowering drought resistance traits in grain sorghum: association between QTLs influencing premature senescence. **Molecular & general genetics**, Berlin, v. 262, p. 579-588, 1999.

DEVOS, K.M.; GALE, M.D. Comparative genetics in the grasses. **Plant molecular biology**, Dordrecht, v. 35, p. 3-15, 1997.

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

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

GALE, M.D.; DEVOS, K.M. Comparative genetics in the grasses. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 95, p. 1971-1974, 1998.

GARCIA, J.C.; MATTOSO, M.J.; DUARTE, J.O.; CRUZ, J.C. **Aspectos econômicos da produção e utilização do milho**. Sete Lagoas, 2006. 12 p. (Circular Técnica. EMBRAPA, n. 74)

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

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

HARRIS, K.; SUBUDHI, P.K.; BORRELL, A.; JORDAN, D.; ROSENOW, D.; NGUYEN, H.; KLEIN, P.; KLEIN, R.; MULLET, J. Sorghum saty-green QTL individually reduce post-flowering drought-induced leaf senescence. **Journal of experimental botany**, Oxford, v. 58, p. 327-338, 2007.

HAUSSMANN, B.I.G.; MAHALAKSHMI, V.; REDDY, B.V.S.; SEETHARAMA, N.; HASH, C.T.; GEIGER, H.H. QTL mapping of stay-green in two sorghum recombinant inbred populations. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 106, n. 7, p. 133-142, 2002.

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

JIANG, G.H.; HE, Y.Q.; XU, C.G.; LI, X.H.; ZHANG, Q. The genetic basis of stay green in rice analyzed in a population of doubled haploid lines derived from an indica by japonica cross. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 108, n. 4, p. 688-689, 2004.

JOSHI, A.K.; KUMARI, M.; SINGH, V.P.; REDDY, C.M.; KUMAR, S.; RANE, J.; CHAND, R. Stay green trait: variation, inheritance, and its association with spot blotch resistance in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). **Euphytica**; Netherlands journal of plant breeding, Dordrecht, v. 153, p. 59-71, 2007.

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

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

KEBEDE, H.; SUBUDHI, P.K.; ROSENOW, D.T.; NGUYEN, H.T. Quantitative trait loci influencing drought tolerance in grain sorghum. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 103, n. 2, p. 266-276, 2001.

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

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

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

LAWRENCE, C.J.; SCHAEFFER, M.L.; SEIGFRIED, T.E.; CAMPBELL, D.A.; HARPER, L.C. Maize GDB's new data types, resources and activities. **Nucleic acids research**, London, v. 35, p. 895-900, 2007.

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

LIMA, M.D.A.; SOUZA JÚNIOR, C.L.; BENTO, D.A.V.; SOUZA, A.P.; CARLINI-GARCIA, L.A Mapping QTL for grain yield and plant traits in a tropical maize population. **Molecular breeding** : new strategies in plant improvement, Dordrecht, v. 17, p. 227-239. 2006.

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. 230p.

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.

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, p. 114-122, 2005.

MOORE, G.; DEVOS, K.M.; WANG, Z.; GALE, M.D. Grasses, line up and form a circle. **Current biology**, Cambridge, v. 5, p. 737-739, 1995.

QTL cartographer. **QTL cartographer 1.17**. North Carolina, 2008. Disponível em: < <http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/> >. Acesso em: 22 nov. 2008.

QTL Cartographer. **Windows QTL Cartographer 2.5**. North Carolina, 2007. Disponível em <<http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/WQTLCart.htm>>. Acesso em 22 nov. 2008.

RIBAUT, J. M.; JIANG, C.; GONZALEZ-DE-LEON, D. Identification of quantitative trait loci under drought condition in tropical maize. 2. Yield components and marker-assisted selection strategies. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 94, n. 5, p. 887-896, 1997.

SANCHEZ, A.C.; SUBUDHI, P.K.; ROSENOW, D.T.; NGUYEN, H.T. Mapping QTLs associated with drought resistance in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench). **Plant molecular biology**, Dordrecht, v. 48, p. 713-726, 2002.

SANTOS, M.F.; MORO, G.V.; AGUIAR, A.M.; SOUZA JÚNIOR, C.L. Responses to reciprocal recurrent selection and changes in genetic variability in IG-1 and IG-2 maize populations. **Genetics and molecular biology**, Ribeirão Preto, v. 28, p. 781-788, 2005.

SCHUSSLER, J.R.; WESTGATE, M.E. Assimilate flux determines kernel set at low water potential in maize. **Crop science**, Madison, v. 35, p. 1074-1080, 1995.

SEARLE, R.S.; CASELLA, G. ; MCCULLOCH, C.E. **Variance components**. New York: John Wiley & Sons, 1992. 501p.

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**, Oxford, v. 139, p. 96-106, 2003.

SOUZA JÚNIOR, C.L.; SANTOS, M.X.; MAGNAVACA, R.; GAMA, E.E.G. Estimativas de parâmetros genéticos na interpopulação de milho BRS105 x BRS106 e suas implicações no melhoramento. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 28, p. 473-479, 1993.

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

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

TAO, Y.Z.; HENZELL, R.G.; JORDAN, D.R.; BUTLER, D.G.; KELLY, A.M.; MCINTYRE, C.L. Identification of genomics regions associated with stay-green in sorghum by testing RILs in multiple environments. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 100, n. 8, p. 1225-1232, 2000.

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

THOMAS, H.; SMART, C.M. Crops that stay green. **The Annals of applied biology**, London, v. 123, p. 193-219, 1993.

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

TUINSTRAN, M.R.; EJETA, G.; GOLDSBROUGH, P.B. Evaluation of near-isogenic sorghum lines contrasting for QTL markers associated with drought tolerance. **Crop science**, Madison, v. 38, p. 835-842, 1998.

TUINSTRAN, M.R.; GROTE, E.M.; GOLDSBROUGH, P.B.; EJETA, G. Identification of quantitative trait loci associated with pre-flowering drought tolerance in sorghum. **Crop science**, Madison, v. 36, p. 1337-1344, 1996.

TUINSTRAN, M.R.; GROTE, E.M.; GOLDSBROUGH, P.B.; EJETA, G. Genetic analysis of post-flowering drought tolerance and components of grain development in *Sorghum bicolor* (L.) Moench. **Molecular breeding**, Dordrecht, v. 3, p. 439-448, 1997.

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

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

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

XU, W.; SUBUDHI, P.K.; CRASTA, O.R.; ROSENOW, D.T.; MULLET, J.E.; NGUYEN, H.T. Molecular mapping of QTLs conferring stay-green in grain sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench). **Genome**, Ottawa, v. 43, p. 461-469,

ZENG, Z.B. Precision mapping of quantitative trait loci. **Genetics**, Baltimore, v. 136, p. 1457-1468, 1994.

3 HERANÇA DOS CARACTERES PRODUÇÃO DE GRÃOS E COMPONENTES EM MILHO UTILIZANDO O DELINEAMENTO III E MAPEAMENTO DE QTL

Resumo

Os componentes da produção de grãos são relacionados ao caráter produção de grãos e possuem herança genética menos complexa, menor influência ambiental e maior coeficiente de herdabilidade, além de serem de fácil avaliação. Dessa forma, uma possibilidade para se aumentar a eficiência dos programas de melhoramento que visam o incremento da produção de grãos seria através da seleção indireta para os componentes da produção. Por se tratarem de caracteres correlacionados, a seleção para um componente da produção pode ocasionar alterações em outro. Assim, o estudo da herança genética da produção de grãos e de seus componentes e da correlação entre eles é fundamental para se conseguir manipular esses caracteres com o objetivo de aumentar a produção de grãos. O objetivo deste trabalho foi estudar a herança do caráter produção de grãos (PG) e seus componentes: comprimento de espiga (CE), diâmetro de espiga (DE), número de fileira de grãos na espiga (NFi), número de grãos por fileira (NGF) e peso de 500 grãos (P500) utilizando o delineamento III e o mapeamento de QTL. Para tanto, foram avaliadas 500 progênies de retrocruzamento em até seis ambientes. Essas progênies foram derivadas do cruzamento entre as linhagens L-14-04 B e L-08-05 F formando assim dois conjuntos com 250 progênies retrocruzadas com cada um dos parentais, conforme proposto no delineamento III. Um mapa genético com 177 marcadores SSR foi utilizado para mapear QTL. Foram identificados 200 QTL para os seis caracteres avaliados nas progênies de retrocruzamento, sendo que 53% desses QTL apresentaram interação significativa com o ambiente. Cinquenta e oito regiões genômicas apresentaram coincidência entre as posições dos QTL mapeados para os diferentes caracteres avaliados. Essas regiões coincidentes estão distribuídas em todos os dez cromossomos do milho sendo mais freqüente nos cromossomos um, dois e três. Os métodos utilizados nesse estudo para detecção de QTL – delineamento III e mCIM - se mostraram muito eficientes resultando na grande quantidade de QTL mapeados. Somente para o caráter PG foram identificados 49 diferentes QTL o que representa o maior número de QTL já reportados na literatura para esse caráter, tanto em milho tropical como temperado. Esse resultado, juntamente com a grande quantidade de QTL que interagiram com os ambientes (69%), enfatiza a complexidade do caráter PG e a possibilidade de se utilizar a seleção indireta. Dentre os componentes da produção aqui estudados DE e NGF apresentaram maior correlação com a produção de grãos e poderiam ser selecionados no processo de obtenção de linhagens. Além disso, esses caracteres apresentaram alta porcentagem de QTL estáveis nos diversos ambientes avaliados sugerindo que, além de aumentar a produção de grãos os QTL mapeados para esses caracteres podem proporcionar maior estabilidade de produção sofrendo menor influência ambiental. Estes resultados poderão ser empregados em programas de melhoramento com o uso da seleção assistida por marcadores moleculares.

Palavras-chave: Produção de grãos; Componentes de produção; Mapeamento de QTL; Delineamento III; Milho

3 INHERITANCE OF GRAIN YIELD TRAIT AND ITS COMPONENTS IN MAIZE USING DESIGN III AND QTL MAPPING

Abstract

Yield components are related to the grain production trait and show less complex genetic inheritance, lower environmental influence, and higher heritability rate and are easy to assess. Thus, a possibility to increase the efficiency of breeding programs that aims the grain yield improvement would be through indirect selection for the yield components. As they are correlated characters, the selection for one yield component can cause changes in another. Thus, the study of genetic inheritance of grain yield and its components and the correlation between them is essential to increase grain yield. The aim of this work was the study of the inheritance of the trait grain yield (PG) and its components: length of spike (EC), ear diameter (DE), number of rows of grain in the ear (NFI), number of grains per row (NGF) and weight of 500 grains (P500) using the design III and QTL mapping. For this, 500 backcross progenies were evaluated in six different environments. These progenies were derived from the cross between the lines L-14-04 B and L-08-05 F, forming two sets with 250 progenies that were backcrossed to each parent as proposed by design III. A genetic map with 177 SSR markers was used to QTL mapping. Two hundred QTL were identified for the six characters evaluated in backcross progenies, 53% of these showed significant environmental interaction. Fifty-eight genomic regions were coincident between QTL positions mapped to the different characters evaluated. These regions are distributed in all ten chromosomes of maize, but are more common in chromosomes one, two and three. The methods used in this study to detect QTL – design III and mCIM - were very efficient, resulting in large amount of mapped QTL. To PG trait were identified 49 different QTL, which represents the largest number of QTL already reported in the literature for this trait in both tropical and temperate maize. This result, together with the large amount of QTL that interact with the environment (69%), emphasizes the complexity of the character PG and the possibility of using the indirect selection. Among yield components evaluated in this study, DE and NGF showed higher correlation with grain yield and could be selected in the process of lines generation. Moreover, these traits had a high percentage of QTL stable in different evaluated environments, suggesting that besides increasing the grain yield, mapped QTL to these traits may provide greater yield stability, suffering small environmental impact. These results may be used in a marker assisted selection breeding program.

Keywords: Grain yield; Yield components; QTL mapping; Design III; Maize

3.1 Introdução

A produção de grãos é um caráter complexo, governado por diversos genes de pequeno efeito sobre o fenótipo, que sofrem forte influência ambiental, não sendo possível a distinção de classes fenotípicas distintas, e devido ao seu grande impacto econômico, é de interesse primário nos programas de melhoramento de milho (ALLARD, 1960; AUSTIN; LEE, 1998; STUBER et al., 1987). Devido a essa elevada complexidade genética, a produção de grãos apresenta baixa herdabilidade sendo uma característica de difícil avaliação e melhoramento (HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988). Os caracteres comprimento de espiga, diâmetro de espiga, número de fileira de grãos na espiga, número de grãos por fileira e peso médio de grãos, conhecidos como componentes da produção (JUGENHEIMER, 1976), são relacionados à produção de grãos e possuem herança genética menos complexa, com menor número de genes controlando o caráter, maior contribuição dos efeitos aditivos, menor influência ambiental e maior coeficiente de herdabilidade, além de serem de fácil avaliação (HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988). Dessa forma, uma possibilidade para se aumentar a eficiência dos programas de melhoramento que visam o incremento da produção de grãos seria através da seleção indireta para os componentes da produção. Diversos estudos relatando resposta à seleção para produção de grãos a partir da seleção efetuada sobre seus componentes estão disponíveis na literatura (BARRIENTOS et al., 1999; BENTO; RAMALHO; SOUZA, 2003; COORS; MARDONES, 1989; HALLAUER; SEARS, 1969; HOLTHAUS; LAMKEY, 1995; LEON; COORS, 2002; LOPEZ-REYNOSO; HALLAUER, 1998; MAITA; COORS, 1996). Por se tratarem de caracteres correlacionados, é esperado que alterações ocorridas em alguns componentes da produção acarretem alterações nos demais. Alguns trabalhos relatam a existência de um balanço entre produção de grãos e seus componentes em milho devido a essa correlação, ocasionando certa compensação em alguns componentes devido à alteração em outros (COORS; MARDONES, 1989; SALAZAR; HALLAUER, 1986). Assim, o estudo da herança genética da produção de grãos e de seus componentes e da correlação entre eles é fundamental para se conseguir manipular esses caracteres com o objetivo de aumentar a produção de grãos.

Os programas de melhoramento baseiam-se nas estimativas de parâmetros genéticos de grande importância como a variância aditiva e de dominância, grau médio de dominância, herdabilidade e correlações entre caracteres para o seu melhor delineamento. A estimação desses parâmetros conduz o estudo dos caracteres quantitativos desde meados do século passado, com

grande sucesso no melhoramento de várias culturas (KHUSH, 1999). Comstock e Robinson (1948, 1952), propuseram três delineamentos genéticos que foram amplamente utilizados no estudo de caracteres quantitativos, entre eles o delineamento III proposto para estimar os componentes da variância genética e o grau médio de dominância, gerando informações que auxiliam os melhoristas na condução de seus programas. Para produção de milho, por exemplo, diversos trabalhos utilizaram o delineamento III para estimar parâmetros genéticos sendo relatadas estimativas de variância aditiva semelhantes às estimativas de variância de dominância, resultando em estimativas de grau médio de dominância em torno de 1,00 (COCKERHAM; ZENG, 1996; FRASCAROLI et al., 2007; GARDNER et al., 1953; GARDNER; LONQUIST, 1959; HAN; HALLAUER, 1989; MOLL; LINDSEY; ROBINSON, 1964; ROBINSON et al., 1949; WOLF et al., 2000). Essas informações serviram de referência para que os melhoristas adotassem estratégias de melhoramento visando capitalizar esses efeitos genéticos.

O estudo da herança dos caracteres quantitativos recebeu grande contribuição com o desenvolvimento dos marcadores moleculares que possibilitaram a construção de mapas genéticos saturados e o mapeamento dos locos que controlam tais caracteres, chamados QTL (*Quantitative Trait Loci*) (MACKAY, 2001). O mapeamento de QTL consiste na estimativa do número, posição no genoma, efeitos genéticos, interações QTL x ambiente e epistáticas (QTL x QTL) dos locos que controlam os caracteres quantitativos (DOERGE, 2002) e tem dois principais objetivos (i) aumentar o conhecimento da herança genética dos caracteres e (ii) identificar marcadores moleculares que podem ser utilizadas na seleção dos caracteres quantitativos (BERNARDO, 2008). Diversas metodologias visando o mapeamento de QTL foram desenvolvidas a partir do final da década de 80 do século passado. Da análise feita inicialmente com marcas simples, seguiu-se o mapeamento por intervalo – IM (LANDER; BOTSTEIN, 1989), mapeamento por intervalo composto – CIM (JANSEN; STAM, 1994; ZENG, 1993, 1994) e de múltiplos intervalos – MIM (KAO et al., 1999), sendo observado um contínuo avanço tanto em relação ao número de informações obtidas - presença, posição, efeitos genéticos e de interações dos QTL - como em precisão das mesmas. As técnicas de mapeamento permitem também o estudo da interação QTL x ambiente em cada um dos locos mapeados através da metodologia de mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes mCIM (JIANG; ZENG, 1994). Interações significativas e QTL estáveis têm sido relatados comparando QTL mapeados em diferentes ambientes e esta metodologia vem sendo aplicada em recentes trabalhos de

mapeamento de QTL em milho (LIMA et al., 2006; RIBAUT et al., 2007; ZHU; KAEPLER; LYNCH, 2005).

O uso do delineamento III juntamente com o mapeamento de QTL por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes representa uma poderosa metodologia para o estudo de caracteres quantitativos ajudando a esclarecer a herança desses caracteres e das relações entre eles e o ambiente. A detecção de QTL utilizando o delineamento III se beneficia dos métodos estatísticos e da combinação da informação de dois conjuntos de progênies (FRASCAROLI et al., 2007). Contudo, a maior parte dos trabalhos envolvendo o mapeamento de QTL para produção de grãos e seus componentes em milho utiliza material de origem temperada, sendo ainda incipientes os estudos relacionados ao milho de origem tropical (BOHN et al, 1996; RIBAUT; JIANG; GONZALES-DE-LEON, 1997; RIBAUT et al., 2007; SIBOV et al., 2003; LIMA et al., 2006). As populações tropicais de milho possuem base genética mais ampla e maior variabilidade que as populações de origem temperada (LANZA et al., 1997). Ainda, o ambiente tropical possui ampla diversidade de clima e de solo e está mais sujeito a estresses causados por precipitações e temperaturas irregulares do que as áreas temperadas (RIBAUT et al., 1997). Assim, o mapeamento de QTL nos ambientes tropicais pode identificar QTL que não estão presentes nos germoplasmas temperados, e devido a alta diversidade de ambientes nas áreas tropicais deve-se dar atenção não somente ao mapeamento de QTL mas também a interação desses QTL com o ambiente (LIMA et al., 2006).

Devido à importância da produção de grãos e de seus componentes para o melhoramento de plantas e considerando-se o pequeno número de estudos realizados utilizando o mapeamento de QTL para esses caracteres em germoplasma tropical, o objetivo do presente trabalho foi estudar a herança do caráter produção de grãos e de seus componentes em uma população de milho tropical, utilizando o delineamento III e o mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes.

3.2 Desenvolvimento

3.2.1 Material e Métodos

3.2.1.1 Material genético

A população utilizada nesse estudo foi obtida do cruzamento entre as linhagens endogâmicas L-14-04 B e L-08-05 F. Essas linhagens são divergentes para diversos caracteres de importância agrônômica e pertencem a grupos heteróticos distintos, sendo que a L-14-04 B foi derivada da população BR-106 (grãos amarelos e dentados) e a L-08-05 F da população IG-1 (grãos alaranjados e duros). A população BR-106 foi obtida pela EMBRAPA Milho e Sorgo através do cruzamento de populações brasileiras e mexicanas (SOUZA JÚNIOR. et al., 1993). A população IG-1 foi obtida pelo Departamento de Genética da ESALQ/USP e foi desenvolvida pelo cruzamento de populações brasileiras e tailandesas (SANTOS et al., 2005). As plantas F_1 provenientes do cruzamento entre L-14-04 B x L-08-05 F foram autofecundadas originando as plantas F_2 que foram novamente autofecundadas dando origem a progênies $F_{2,3}$. Duzentos e cinquenta progênies $F_{2,3}$ foram retrocruzadas para o parental L-14-04 B, formando as progênies RC L14-04 e também foram retrocruzadas para o parental L-08-05 F, formando as progênies RC L08-05. Esses cruzamentos foram realizados em lotes isolados de despendoamento, formando assim 500 progênies de retrocruzamento. As parcelas foram constituídas por linhas de seis metros contendo 30 plantas espaçadas a cada 0,2 metros, sendo plantada uma fileira de macho (linhagem genitora) a cada quatro fileiras de fêmeas (progênies). As linhas de macho foram semeadas em três épocas, cinco dias antes, no dia e cinco dias após a semeadura das linhas de fêmeas, para que houvesse sincronia entre os florescimentos masculinos e femininos. As sementes das progênies $F_{2,3}$ retrocruzadas para ambos os parentais foram utilizadas nas avaliações experimentais. A constituição gamética das progênies $F_{2,3}$ é a mesma da planta F_2 que lhe deu origem. Dessa forma, cada progênie $F_{2,3}$ retrocruzada para um parental, é geneticamente igual a F_2 que lhe deu origem retrocruzada para o mesmo parental. Nesse trabalho foram utilizadas progênies $F_{2,3}$ ao invés de plantas F_2 para obter sementes suficientes para as avaliações experimentais em diversos locais. Dessa forma, 250 pares de progênies $F_{2,3}$ retrocruzadas para ambos os parentais foram utilizadas para avaliação.

3.2.1.2 Procedimento experimental

As 500 progênies obtidas nos retrocruzamentos foram avaliadas em seis ambientes formados pela combinação de locais, ano agrícola e época de semeadura, sendo o Ambiente 1:

Estação Experimental do Departamento de Genética (EELGN), ano agrícola de 1999/2000, semeado em dezembro de 1999; Ambiente 2: EELGN, no ano agrícola de 2000/2001, semeado em outubro de 2000; Ambiente 3: EELGN, no ano agrícola 2000/2001, semeado em novembro de 2000; Ambiente 4: Estação Experimental Fazenda Areão, no ano agrícola 2000/2001, semeado em dezembro de 2000; Ambiente 5: Estação Experimental Fazenda Caterpillar, no ano agrícola de 2000/2001, semeado em novembro de 2000 e Ambiente 6: EELGN, no ano agrícola de 2000/2001, semeado em janeiro de 2001. Estas Estações Experimentais estão localizadas no município de Piracicaba, possuem diferentes tipos de solos e somente na Estação Experimental do Departamento de Genética foi utilizada irrigação quando necessária. O delineamento utilizado foi o látice 10x10 com duas repetições por ambiente. Em cada látice foram alocadas 100 progênies de retrocruzamento, sendo 50 progênies $F_{2,3}$ retrocruzadas para cada um dos parentais. Assim, formaram-se cinco látices (experimentos) por ambiente. Em todos os ambientes os experimentos e suas repetições foram aleatorizados dentro das áreas em que foram instalados. As parcelas foram formadas por linhas de 4,0 metros espaçadas 0,80 metros umas das outras contendo 20 plantas por parcela (62.500 plantas ha^{-1}). Os caracteres avaliados foram produção de grãos (PG) em kg parcela $^{-1}$, posteriormente ajustado para 15% de umidade dos grãos e para o estande médio dos experimentos; peso de 500 grãos (P500) em gramas, diâmetro de espiga (DE) em milímetro; comprimento da espiga (CE) em milímetro; número de grãos por fileira (NGF) e número de fileiras da espiga (NFi). Os caracteres DE, CE, NGF e NFi foram analisados utilizando a média de cinco observações de cada parcela. Todos os caracteres foram avaliados nos seis ambientes com exceção do P500 que não foi avaliado no ambiente seis.

3.2.1.3 Análises de variância e covariância

O modelo genético-estatístico do delineamento III (COMSTOCK; ROBINSON, 1948, 1952) foi utilizado para estimar os componentes da variância genética e o grau médio de dominância dos caracteres. As análises de variância individuais foram realizadas para cada látice e, posteriormente, as análises individuais foram agrupadas dentro dos ambientes. Finalmente, foram obtidas as análises conjuntas agrupadas para todos os ambientes. No modelo matemático, os efeitos de progênies e ambientes foram considerados como aleatórios. A análise de variância conjunta agrupada foi utilizada para estimar os componentes de variância usando o método dos

momentos (SEARLE et al., 1992). Foram estimados os seguintes componentes de variância: $\hat{\sigma}_P^2$ variância genética entre progênes de meios-irmãos, $\hat{\sigma}_{PI}^2$ variância genética da interação progênie por linhagem parental, e suas interações com o ambiente ($\hat{\sigma}_{PE}^2$ e $\hat{\sigma}_{PIE}^2$). A variância aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$), aditiva por ambiente ($\hat{\sigma}_{AE}^2$), de dominância ($\hat{\sigma}_D^2$), e dominante por ambiente ($\hat{\sigma}_{DE}^2$) foram estimadas da seguinte forma: $\hat{\sigma}_A^2 = 4\hat{\sigma}_P^2$, $\hat{\sigma}_{AE}^2 = 4\hat{\sigma}_{PE}^2$, $\hat{\sigma}_D^2 = \hat{\sigma}_{PI}^2$, e $\hat{\sigma}_{DE}^2 = \hat{\sigma}_{PIE}^2$. O grau médio de dominância do caráter foi estimado como $\hat{d} = (2\hat{\sigma}_D^2 / \hat{\sigma}_A^2)^{1/2}$. Os coeficientes de herdabilidade ao nível de médias de progênes de meios irmãos foram calculados da seguinte forma: $\hat{h}_x^2 = \hat{\sigma}_P^2 / \hat{\sigma}_F^2$, em que $\hat{\sigma}_F^2$ é a estimativa da variância fenotípica com base em média de progênes por: $\hat{\sigma}_F^2 = QM_p / 2ra$, em que r é o número de repetições e a o número de ambientes avaliados. Intervalos de confiança para os componentes das variâncias genéticas, grau médio de dominância e coeficientes de herdabilidade foram estimados a 0,95 de probabilidade seguindo procedimento descrito por Burdick e Graybill (1992). Os intervalos de confiança foram utilizados na comparação das estimativas dos componentes da variância, sendo que as sobreposições dos intervalos indicam tratar de estimativas com mesma magnitude. A covariância genética ($\hat{Cov}_{G(xy)}$) e fenotípica ($\hat{Cov}_{Ph(xy)}$) entre os caracteres foram estimadas da análise de covariância conjunta seguindo o mesmo procedimento usado para estimar as respectivas variâncias; e as correlações genotípicas e fenotípicas entre os caracteres x e y foram estimadas como $\hat{r}_{G(xy)} = Cov_{G(xy)} / \hat{\sigma}_{Gx} \hat{\sigma}_{Gy}$ e $\hat{r}_{Ph(xy)} = Cov_{Ph(xy)} / \hat{\sigma}_{Phx} \hat{\sigma}_{Phy}$, respectivamente, em que $\hat{\sigma}_G$ e $\hat{\sigma}_{Ph}$ são a raiz quadrada das estimativas da variância genética e fenotípica, respectivamente. A correlação fenotípica foi testada utilizando o procedimento descrito por Steel e Torrie (1980). Foi utilizado o teste t de Student para testar se a correlação diferiu de zero ($r = 0$). O valor de t foi calculado pela expressão: $t = \hat{r}_{Phxy} / \sqrt{(1 - \hat{r}_{Phxy}^2)} / (n - 2)$, em que n é o número de pares de progênes avaliadas ($n = 250$).

3.2.1.4 Mapa genético

O mapa genético utilizado, bem como os procedimentos para obtenção do mesmo, foi previamente descrito por Sibov et al. (2003). Brevemente, as plantas F_2 que deram origem às

progênies F_{2:3} foram avaliadas com marcadores microssatélite. O mapa genético foi desenvolvido utilizando o programa MAPMAKER/EXP versão 3.0b (LINCOLN; DALY; LANDER, 1992) com um LOD de 3.0 e uma distância máxima entre marcas adjacentes de 50 cM para formar os grupos de ligação. A função de mapeamento de Kosambi (1944) foi utilizada para converter fração de recombinação em distâncias de mapeamento em cM. Sessenta novos marcadores microssatélite foram adicionados ao mapa de Sibov et al. (2003), totalizando 177 marcadores distribuídos ao longo dos 10 cromossomos do milho. O mapa genético cobriu 2.052 cM do genoma do milho com uma distância média de 11,6 cM entre marcadores.

3.2.1.5 Mapeamento de QTL

O mapeamento de QTL e o teste da interação QTL por ambiente (QTL x E) foi realizado utilizando-se o método de mapeamento por intervalo composto (CIM) (ZENG, 1994) expandido para múltiplos ambientes (mCIM) (JIANG; ZENG, 1995). O mapeamento de QTL foi realizado para os retrocruzamentos com cada parental separadamente. O modelo matemático utilizado foi: eq. (1)

$$Y_{jk} = b_{0k} + a_k^* x_j^* + d_k^* z_j^* + \sum_l^l (a_{lk} x_{jl} + d_{lk} z_{jl}) + e_{jk} \quad (1)$$

em que Y_{jk} é a média fenotípica da j ésima progênie de retrocruzamento no k ésimo ambiente ($j = 1, \dots, 250$; $k = 1, \dots, 5$ ou 6); b_{0k} é o efeito médio do modelo para o ambiente k ; x_j^* é a variável identificadora do genótipo do provável QTL, assumindo os valores de 0, 1 e 2, para os genótipos qq , Qq e QQ , respectivamente, com probabilidades que dependem do genótipo dos marcadores que flanqueiam o possível QTL e da fração de recombinação entre o QTL e os marcadores; d_k^* é o efeito de dominância do possível QTL no ambiente k ; z_j^* é a variável identificadora do genótipo do possível QTL, assumindo valores de 0 e 1 para os genótipos homozigotos (qq e QQ) e heterozigoto (Qq), respectivamente, com probabilidades que dependem dos genótipos dos marcadores flanqueadores do possível QTL e da fração de recombinação entre o QTL e os marcadores flanqueadores; x_{jl} e z_{jl} são variáveis identificadoras associadas ao cofator l ,

assumindo t marcadores selecionados como cofator ($l = 1, \dots, t$) para o controle da variação residual; a_{lk} e d_{lk} são os coeficientes de regressão parcial de Y_{jk} na x_{jl} e na z_{jl} , respectivamente; e e_{jk} é o resíduo do modelo. Foram selecionados os cofatores mais informativos para cada ambiente usando o procedimento de regressão *stepwise* ($p \leq 0,05$).

O teste da razão de verossimilhança (LR) para a presença de QTL em um ou mais ambientes foi $LR = -2\ln(L_0 / L_1)$, em que L_0 é a máxima verossimilhança (ML) sob a hipótese nula que é $a_1 = a_2 = \dots = a_k = 0$, e/ou $d_1 = d_2 = \dots = d_k = 0$, e L_1 é a ML sob a hipótese alternativa que é pelo menos um $a_k \neq 0$, e/ou um $d_k \neq 0$. O teste LR para interação QTL x ambiente (QTL x E) avalia a razão de ML (L_0) sob a hipótese nula $a_1 = a_2 = \dots = a_k$ e/ou $d_1 = d_2 = \dots = d_k$ e sob a hipótese alternativa (L_1) de $a_1 \neq a_2 \dots \neq a_k$, e/ou $d_1 \neq d_2 \dots \neq d_k$. Sob hipótese nula as LR têm distribuição aproximada de χ^2 com $k+1$ graus de liberdade para a presença do QTL, e com $k-1$ graus de liberdade para a interação QTL x E se os testes forem realizados somente em regiões em que os QTL foram previamente identificados. O valor do limite crítico apropriado para declarar a presença de um QTL e para interação QTL x E foram ajustados pelo número de testes independentes realizados no genoma como um todo, seguindo procedimento descrito por Vieira et al. (2000). O número de testes independentes para o mapeamento de QTL foi estimado considerando o comprimento do l ésimo grupo de ligação (T_l) e o *window size* utilizado (10 cM) como $\sum_l [(T_l / 32) + 1]$, sendo que regiões adjacentes de 32 cM foram consideradas como independentes e, conseqüentemente, o número de testes independentes foi 74. A taxa global de erro tipo I usada para todo o genoma foi $\alpha = 0,05$, e $\alpha = 0,05 / 74 = 0,00067$ para cada teste independente. O valor do limite crítico da LR para o mapeamento de QTL dos caracteres avaliados nos seis ambientes foi de 25,28 que corresponde ao LOD de 5,49 e para o caráter avaliado em cinco ambientes foi de 23,39 que corresponde ao LOD de 5,08; e para a interação QTL x E o valor do limite crítico para os caracteres avaliados nos seis ambientes foi de 21,42 que corresponde ao LOD de 4,65 e para o caráter avaliado em cinco ambientes foi de 19,33 que corresponde ao LOD de 4,20. Assim, o limite crítico (LOD *score*) utilizado nesse trabalho foi maior que os comumente empregados em mapeamento de QTL em milho, que utilizam valores de LOD entre 2,0 e 3,0 (AGRAMA et al., 1999; BEAVIS et al.,

1994; MIHALJEVIC et al., 2005, e outros). As análises de mapeamento de QTL para múltiplos ambientes e detecção da interação QTL x E (mCIM) foram realizadas usando o programa *QTL Cartographer*, versão 1.17, módulo JZmapQTL (BASTEN; WEIR; ZENG, 2003).

Como o mapeamento de QTL foi realizado nos retrocruzamentos para cada parental, os efeitos aditivos e de dominância estimados para cada QTL não foram fornecidos diretamente pelo *QTL Cartographer*, mas foram obtidos por meio de contraste entre os efeitos aditivos dos QTL mapeados nos dois retrocruzamentos (LU; ROMERO-SEVERSON; BERNARDO, 2003). Seja um QTL Q atuando no controle genético do caráter e que possui o genótipo QQ na linhagem L 14-04 B e qq na linhagem L 08-05 F. O valor do efeito aditivo para esse QTL é estimado da seguinte forma: $(QQ - qq)/2$ que, numa população F_2 teria o seguinte valor genotípico: $[a - (-a)]/2 = a$. No entanto, numa população de retrocruzamento, o contraste QQ versus qq tem o seguinte valor genotípico no RC L14-04: eq. (2)

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

e esse mesmo contraste estimado no RC L08-05 tem o seguinte valor genotípico: eq. (3)

$$c_2 = \frac{(QQ - qq)}{2} = "a" = \frac{(a + d)}{2} \quad (3)$$

Esses dois contrastes correspondem aos valores que o *QTL Cartographer* fornece como o valor do efeito aditivo “a” para cada população de retrocruzamento e, como demonstrado, não corresponde apenas ao valor aditivo. Dessa forma, o real valor do efeito aditivo foi estimado para cada QTL da seguinte forma: eq. (4)

$$c_1 + c_2 = \frac{(a - d) + (a + d)}{2} = a \quad (4)$$

e o efeito de dominância para cada QTL foi estimado da seguinte forma: eq. (5)

$$c_2 - c_1 = \frac{(a + d) - (a - d)}{2} = d \quad (5)$$

O grau de dominância para um determinado QTL foi estimado como: eq. (6)

$$GD = \frac{|\hat{d}|}{|\hat{a}|} \quad (6)$$

Foram construídos intervalos de confiança para as posições dos QTL mapeados no RC L14-04 e RC L08-05 de acordo com o *one - LOD support interval* (LANDER; BOTSTEIN, 1989). A sobreposição dos intervalos de confiança para as posições identificadas em RC L14-04 e RC L08-05 indicou tratar-se do mesmo QTL. É possível, entretanto, que QTL sejam mapeados nas progênes retrocruzadas com um parental e não nas progênes retrocruzadas com o outro parental. Nesse caso os contrastes foram construídos nos dois tipos de progênes utilizando-se os valores dos efeitos genéticos referentes à posição em que o QTL foi mapeado. A proporção da variância fenotípica explicada por cada QTL (R_F^2) foi calculada conforme proposto por Bohn et al. (1997), sendo: $\hat{R}_F^2 = \hat{\sigma}_G^2 Q / \hat{\sigma}_F^2$, em que: $\hat{\sigma}_F^2 = (\hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2) + [(\hat{\sigma}_{AE}^2 + \hat{\sigma}_{DE}^2) / e] + (\hat{\sigma}_e^2 / er)$, sendo e o número de ambientes e r o número de repetições; e $\hat{\sigma}_G^2 Q = (\hat{a}^2 / 2) + (\hat{d}^2 / 4)$, sendo \hat{a} e \hat{d} as estimativas dos efeitos aditivos e de dominância, respectivamente de cada QTL. A proporção da variância genética explicada por cada QTL foi calculada da seguinte forma: $\hat{R}_G^2 = \hat{\sigma}_G^2 Q / \hat{\sigma}_G^2$, em que: $\hat{\sigma}_G^2 = \hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2$. O grau médio de dominância (GMD) do conjunto dos QTL mapeados foi estimado pela soma do grau de dominância de cada QTL ponderado pelo respectivo valor \hat{R}_G^2 . A interação alélica atribuída a cada QTL foi caracterizada conforme sugerido por Stuber et al. (1987) como sendo: aditiva (A) se $0,00 \leq GD \leq 0,20$; dominância parcial (DP) se $0,21 \leq GD \leq 0,80$; dominância completa (DC) se $0,81 \leq GD \leq 1,20$ ou sobredominância (SD) se $GD > 1,20$. Para a identificação da direção do alelo favorável na expressão do caráter foi utilizado o sinal do efeito aditivo. Sinal positivo indicou que o alelo originou-se da linhagem parental L 14 04 B e o sinal negativo indicou que o alelo originou-se da linhagem parental L 08 05 F.

Visando identificar a coincidência de posições entre os QTL mapeados para os diferentes caracteres, foram estimados intervalos de confiança baseados no *one-LOD support intervals* (~95% intervalo de confiança) para cada QTL mapeado como descrito por Lynch e Walsh (1998, p.448). Dessa forma, sobreposições de intervalos de confiança de QTL mapeados para diferentes caracteres indicaram tratar-se de regiões genômicas com a mesma localização. Entretanto não se pode dizer se os QTL encontrados na mesma região genômica para diferentes caracteres tratam-se de um só QTL com efeito pleiotrópico ou de dois ou mais QTL ligados nessa região.

3.2.2 Resultados e Discussão

3.2.2.1 Estimativas dos parâmetros genéticos e correlações com o delineamento III

Foram detectadas diferenças altamente significativas pelo teste de F ($P \leq 0,01$) entre as progênies e para interação progênie x linhagens genitoras para todos os caracteres avaliados indicando ampla variabilidade genética na população e que as linhagens genitoras contribuíram de maneira diferenciada para as progênies de retrocruzamento (Tabela 1). A presença de variabilidade genética na população de mapeamento é condição fundamental para a detecção de QTL e já era esperada devido à divergência entre os parentais que a originaram. A interação progênie por ambiente também apresentou diferença altamente significativa para todos os caracteres, exceto para comprimento de espiga (CE) onde foi detectada diferença significativa ($P \leq 0,05$). Diferenças altamente significativas também foram detectadas para interação progênie x linhagem genitora x ambiente para produção de grãos (PG), comprimento de espiga (CE), diâmetro de espiga (DE) e número de grãos por fileira (NGF), diferença significativa foi detectada para número de fileiras (NFi) e não foi detectada diferença significativa para peso de 500 grãos (P500). Esses resultados indicam a presença de variabilidade genética para todos os caracteres avaliados e mostram também que as performances das progênies para os caracteres variaram conforme o ambiente em que eles foram avaliados e também variaram, nos diversos ambientes, conforme o parental a qual elas foram retrocruzadas.

A média das progênies RC L14-04 foram significativamente diferente ($P \leq 0,05$) da média das progênies RC L08-05 para todos os caracteres avaliados, exceto para NGF em que não foi detectada diferença significativa. Para o caráter produção de grãos a média das progênies do RC

L14-04 foi de 126,03 g planta⁻¹ (7,89 ton ha⁻¹) variando de 57,23 g planta⁻¹ (3,57 ton ha⁻¹) a 220,36 g planta⁻¹ (13,77 ton ha⁻¹) e a média das progênes do RC L08-05 foi de 106,67 g planta⁻¹ (6,66 ton ha⁻¹) variando de 29,33 g planta⁻¹ (1,83 ton ha⁻¹) a 200,67 g planta⁻¹ (12,54 ton ha⁻¹). Para os componentes da produção as médias das progênes do RC L14-04 foram: 159,60 mm planta⁻¹, variando de 127,20 a 192,00 mm planta⁻¹ para CE; 40,60 mm planta⁻¹, variando de 32,20 a 48,40 mm planta⁻¹ para DE; 10,34 fileiras espiga⁻¹, variando de 8,00 a 12,80 fileiras espiga⁻¹ para NFi; 34,57 grãos fileira⁻¹, variando de 28,00 a 40,00 grãos fileira⁻¹ para NGF; e 167,81 gramas, variando de 119,09 a 216,32 gramas para P500. Para as progênes do retrocruzamento RC L08-05 as médias foram: 162,10 mm planta⁻¹, variando de 107,20 a 195,60 mm planta⁻¹ para CE; 43,30 mm planta⁻¹, variando de 33,80 a 51,20 mm planta⁻¹ para DE; 13,37 fileiras espiga⁻¹, variando de 10,80 a 15,60 fileiras espiga⁻¹ para NFi; 35,24 grãos fileira⁻¹, variando de 25,90 a 42,70 grãos fileira⁻¹ para NGF; e 144,06 gramas, variando de 68,61 a 183,19 gramas para P500. Observa-se que as progênes RC L14-04 foram mais produtivas e apresentaram grãos mais pesados que as progênes RC L08-05. Por outro lado, as progênes RC L08-05 apresentaram espigas mais compridas, com maior diâmetro e com maior número de fileira de grãos do que as progênes RC L14-04. Os coeficientes de variação experimentais (CV) obtidos das análises conjuntas foram de 14,24%, 4,30%, 3,31%, 5,18%, 5,63%, 6,18% para PG, CE, DE, NFi, NGF e P500 respectivamente. Pode-se considerar que a precisão experimental foi boa já que a maioria dos caracteres avaliados apresentou CV dentro dos limites encontrados na literatura para esses caracteres e tipo de progênie.

Todas as estimativas dos componentes de variância, grau médio de dominância e coeficientes de herdabilidade estimadas diferiram significativamente de zero para todos os caracteres avaliados. As estimativas da variância aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$) foram significativamente ($P \leq 0,05$) maiores que as estimativas da variância de dominância ($\hat{\sigma}_D^2$) para todos os caracteres, exceto para PG em que a estimativa da variância de dominância ($\hat{\sigma}_D^2$) não diferiu significativamente da estimativa da variância aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$), já que houve sobreposição dos seus intervalos de confiança (Tabela 2). As estimativas da variância aditiva foram significativamente maiores do que as estimativas da variância aditiva por ambiente ($\hat{\sigma}_{AE}^2$) para todos os caracteres. As estimativas da variância de dominância foram significativamente maiores dos que as estimativas da variância de dominância por ambiente ($\hat{\sigma}_{DE}^2$) para os caracteres PG, CE e NGF, e

não diferiram significativamente para os caracteres DE e NFi. A estimativa da variância aditiva por ambiente ($\hat{\sigma}_{AE}^2$) foi superior à estimativa da variância de dominância por ambiente ($\hat{\sigma}_{DE}^2$) somente para o caráter PG, sendo que para os demais caracteres não houve diferença significativa. Assim, através das estimativas de variância, pode-se inferir que os efeitos de dominância foram tão importantes quanto os efeitos aditivos para PG, no entanto, para os demais caracteres os efeitos aditivos foram mais importantes que os de dominância.

As estimativas do grau médio de dominância (\hat{d}) para os diversos caracteres variaram entre dominância parcial (0,38) e sobredominância (1,48). Produção de grãos apresentou o maior nível de dominância 1,48, o qual foi significativamente diferente de dominância completa ($\hat{d} = 1,0$). Diversos autores relatam \hat{d} superiores a 1,00 para PG em milho (COCKERHAM; ZENG, 1996; FRASCAROLI et al., 2007; GARDNER et al., 1953; GARDNER; LONQUIST, 1959; HAN; HALLAUER, 1989; MOLL; LINDSEY; ROBINSON, 1964; ROBINSON et al., 1949; WOLF et al., 2000). Contudo, a maioria desses trabalhos utilizou populações F_2 para estimar os componentes de variância. Esse tipo de população pode levar à obtenção de estimativas viesadas de componentes de variância aditiva e de dominância devido ao desequilíbrio de ligação presente nelas. Com o desequilíbrio de ligação, surge uma covariância entre os efeitos dos locos que controlam o caráter podendo levar a estimativas do grau médio de dominância superiores a um, causando o efeito de pseudo-sobredominância (COMSTOCK; ROBINSON, 1952). Vários trabalhos foram realizados com o objetivo de estudar o efeito do desequilíbrio de ligação na estimativa dos componentes de variância (DUDLEY, 1994; GARDNER; LONQUIST, 1959; MOLL; HAN; HALLAUER 1989; LINDSEY; ROBINSON, 1964; MORENO-GONZÁLES; DUDLEY; LAMBERT, 1975). Resumidamente, esses trabalhos estimavam os componentes de variância de populações na geração F_2 e em gerações avançadas de recombinação, ocasionando assim a quebra do desequilíbrio de ligação. Verificou-se que as estimativas de \hat{d} decrescem conforme aumenta o número de gerações de recombinação.

Para os caracteres CE e NGF as estimativas de \hat{d} não diferiram significativamente de 1,00 pelo intervalo de confiança ($P \leq 0,05$) sugerindo que os efeitos de dominância foram tão importantes quanto os efeitos aditivos para esses caracteres. Para DE, NFi e P500 as estimativas de \hat{d} foram menores do que um e maiores do que zero indicando a presença de dominância

parcial dos genes responsáveis pelo controle genético desses caracteres, ou seja, os efeitos aditivos tiveram maior importância na expressão dos caracteres do que os efeitos de dominância. Resultados de GMD obtidos nesse estudo para os diversos caracteres são semelhantes aos encontrados na literatura (FRASCAROLI et al., 2007; GARDNER et al., 1953; GARDNER; LONQUIST, 1959; HAN; HALLAUER, 1989; MOLL; LINDSEY; ROBINSON, 1964; ROBINSON et al., 1949; WOLF et al., 2000).

As estimativas dos coeficientes de herdabilidade foram de elevada magnitude para todos os caracteres avaliados, sendo a menor estimativa obtida para PG ($\hat{h}_x^2 = 0,70$) e a maior para NFi ($\hat{h}_x^2 = 0,89$). Para os demais caracteres as estimativas foram 0,82 para CE, 0,84 para DE, 0,72 para NGF e 0,80 para P500. Essas elevadas estimativas são, provavelmente, resultado do número de ambientes utilizados nas avaliações e indicam que a variação entre progênies de meios irmãos foi em grande parte devido à diferença genética entre elas. Em um programa de melhoramento de plantas, estimativas de componentes de variância genética e do coeficiente de herdabilidade são importantes para a escolha adequada da estratégia de melhoramento, além de possibilitar a estimativa de ganhos com a seleção.

Informações sobre correlações genéticas entre caracteres são de grande importância para os programas de melhoramento de milho, pois vários caracteres são selecionados simultaneamente e a seleção para um caráter pode resultar em respostas indesejáveis para outros caracteres. Para todos os caracteres avaliados nesse estudo as estimativas de correlações genéticas (\hat{r}_g), aditivas (\hat{r}_a) e fenotípicas (\hat{r}_F) apresentaram valores similares, sugerindo que a interação com o ambiente e os efeitos ambientais foram pouco expressivos para a correlação entre os caracteres avaliados e que grande parte da correlação genética entre os caracteres é devida aos efeitos aditivos (Tabela 3). Exceções são observadas para os valores de correlações \hat{r}_g e \hat{r}_a entre os caracteres CE e P500, indicando que os efeitos não aditivos também contribuíram para a correlação genética envolvendo esses caracteres. Produção de grãos é o principal caráter avaliado pelos programas de melhoramento. Assim, correlações entre produção de grãos e os demais caracteres são de interesse primário. Os caracteres que apresentaram estimativas de correlação fenotípica (\hat{r}_F) significativas com PG foram CE, DE, NGF e P500 e estimativa não significativa foi observada para NFi. As estimativas do coeficiente de correlação genética (\hat{r}_g) obtidas entre PG e os caracteres CE, DE, NGF e P500 foram todas superiores a 0,30, sendo 0,39, 0,57, 0,66 e

0,31, respectivamente. As estimativas do coeficiente de correlação aditiva (\hat{r}_a) obtidas entre PG e os caracteres DE e NGF foram de 0,52 em ambos os casos, sendo as demais estimativas de pequena magnitude (0,12; 0,13 e 0,11 para CE, NFi e P500, respectivamente). Não se verificou correlação significativa entre PG e NFi, indicando que a seleção para esse caráter não altera a expressão para PG nessa população. As estimativas de correlação genética entre PG e os caracteres CE, DE, NGF e P500 obtidas no presente estudo são semelhantes às de outros trabalhos, que reportam valores de \hat{r}_g entre 0,29 e 0,76 para PG e CE, valores de \hat{r}_g entre 0,28 e 0,60 para PG e DE, valores de \hat{r}_g entre 0,43 e 0,73 para PG e NGF, e de \hat{r}_g entre 0,05 e 0,43 para PG e peso médio de grãos (ARIAS; SOUZA JÚNIOR; TAKEDA, 1999; AUSTIN; LEE, 1998; HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988; HOLTHAUS; LAMKEY, 1995; ORDAS; STUCKER, 1977; SALAZAR; HALLAUER, 1986). Estimativas de \hat{r}_a e \hat{r}_F significativas entre PG e os caracteres CE e P500 foram observadas no presente trabalho, embora de pequenas magnitudes, e também por Grombacher; Russel; Guthrie (1989), Obilana; Hallauer; Smith (1979), Robinson et al. (1951) e Sampaio (1986). Contudo, resultados controversos a esses são apresentados na literatura (ARIAS et al., 1999; HOULTHAUS; LAMKEY, 1995; KHANDAY; THAKUR, 1990; TYAGI; POKHARIYAL; ODONGO, 1988). Essa discrepância apresentada na literatura indica que a associação entre PG com os caracteres CE e P500 variam de acordo com as populações estudadas.

Tabela 1–Resumo da análise de variância conjunta agrupada para produção de grãos e seus componentes e média das progênies retrocruzadas com as linhagens parentais L14-04 B e L08-05 F

Fonte de Variação	GL ^b	QM					
		PG g planta ⁻¹	CE mm planta ⁻¹	DE ^a mm planta ⁻¹	NFi fileiras esp. ⁻¹	NGF grãos fileira ⁻¹	P500 gramas
Progênie(P)/Exp.(E)	245	1199,07**	28,58**	143,66**	4,08**	16,95**	623,08**
Progênie x Linhagem/E	245	2194,69**	22,24**	66,92**	0,95**	17,55**	302,44**
P x Ambiente(Amb)/E	1225	355,88**	5,23*	22,27**	0,45**	4,76**	124,13**
P x Linhagem x Amb/E	1225	338,79**	5,41**	22,62**	0,43*	4,35**	100,41 ^{ns}
Resíduo	2430	274,33	4,78	19,30	0,38	3,86	92,88
C.V. (%)		14,24	4,30	3,31	5,18	5,63	6,18
Média geral		116,35	160,90	41,90	11,90	34,90	155,93
Média RC L14-04		126,03	159,60	40,60	10,43	34,57	167,81
Média RC L08-05		106,67	162,10	43,30	13,37	35,24	144,06
DMS _{0,05}		5,96	2,40	0,50	0,21	0,68	10,81

^aQM multiplicados por 10²; ^bPara o caráter P500 os GL para as fontes da variação que interagem com o ambiente são diferentes do apresentado, já que esse caráter foi avaliado em cinco ambientes **, * Significativo a 0,01 e 0,05 de probabilidade pelo teste F, respectivamente; PG: Produção de grãos; CE: Comprimento de espiga; DE: Diâmetro de espiga; NFi: Número de fileiras de grãos por espiga; NGF: Número de grãos por fileira por espiga; P500: Peso de 500 grãos. DMS: Diferença mínima significativa.

Tabela 2 – Estimativas de parâmetros genéticos e seus respectivos intervalos de confiança a 0,95 de probabilidade para produção de grãos e seus componentes

Caracteres	Parâmetros genéticos					
	$\hat{\sigma}_A^2$	$\hat{\sigma}_D^2$	$\hat{\sigma}_{AE}^2$	$\hat{\sigma}_{DE}^2$	\hat{h}_x^2	\hat{d}
PG	140,53	154,66	81,56	32,23	0,70	1,48
g planta⁻¹	(110,74;184,46)	(126,95; 193,50)	(57,50; 127,95)	(20,68; 56,41)	(0,64; 0,75)	(1,25; 1,75)
CE^a	38,91	14,04	4,54	3,02	0,82	0,85
mm planta⁻¹	(31,73; 49,12)	(11,26; 18,05)	(2,04; 23,83)	(1,52; 8,72)	(0,78; 0,85)	(0,72; 1,00)
DE^b	20,23	3,69	2,97	1,66	0,84	0,60
mm planta⁻¹	(16,58; 25,27)	(2,89; 4,99)	(1,70; 7,48)	(0,98; 3,60)	(0,81; 0,87)	(0,51; 0,72)
NFi	60,41	4,40	7,33	2,25	0,89	0,38
fileiras esp.⁻¹	(49,48; 74,57)	(3,27; 6,32)	(4,56; 14,84)	(1,15; 8,12)	(0,86; 0,91)	(0,32; 0,47)
NGF	20,23	11,00	8,99	2,48	0,72	1,04
grãos fileira⁻¹	(16,18; 26,68)	(8,85; 14,26)	(5,67; 16,14)	(1,28; 7,37)	(0,66; 0,77)	(0,87; 1,24)
P500	99,79	20,71	28,80		0,80	0,64
gramas	(81,12; 126,80)	(16,35; 27,62)	(19,84; 46,20)	ns	(0,76; 0,84)	(0,54; 0,76)

^aVariâncias multiplicadas por 10; ^bVariâncias multiplicadas por 10²; Estimativas da: variância aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$), variância de dominância ($\hat{\sigma}_D^2$), variância da interação aditiva por ambientes ($\hat{\sigma}_{AE}^2$), variância da interação de dominância por ambientes ($\hat{\sigma}_{DE}^2$), herdabilidade entre médias (\hat{h}_x^2), grau médio de dominância (\hat{d}). PG: Produção de grãos; CE: Comprimento de espiga; DE: Diâmetro de espiga; NFi: Número de fileiras de grãos por espiga; NGF: Número de grãos por fileira por espiga; P500: Peso de 500 grãos.

Tabela 3–Estimativas das correlações aditivas (\hat{r}_a , acima da diagonal), genéticas (\hat{r}_g , abaixo da diagonal) e fenotípicas (\hat{r}_F , entre parênteses), entre os caracteres avaliados

Caracteres	PG	CE	DE	NFi	NGF	P500
PG		0,12	0,52	0,13	0,52	0,11
CE	0,39 (0,16*)		-0,20	-0,19	0,46	0,25
DE	0,57 (0,48**)	-0,03 (-0,12 ^{ns})		0,63	0,05	0,14
NFi	0,12 (0,12 ^{ns})	-0,15 (-0,17**)	0,61 (0,61**)		-0,07	-0,46
NGF	0,66 (0,42**)	0,61 (0,50**)	0,21 (0,09 ^{ns})	-0,03 (-0,06 ^{ns})		-0,20
P500	0,31 (0,16*)	0,33 (0,24**)	0,23 (0,16*)	-0,41 (-0,41**)	-0,01 (-0,16*)	

*** Significativo pelo teste t, a 0,01 e 0,05 de probabilidade, respectivamente. ^{ns} não significativo. PG: Produção de grãos; CE: Comprimento de espiga; DE: Diâmetro de espiga; NFi: Número de fileiras de grãos por espiga; NGF: Número de grãos por fileira por espiga; P500: Peso de 500 grãos.

3.2.2.2 QTL para produção de grãos

Para o caráter produção de grãos (PG) foram mapeados 49 QTL nas progênies retrocruzadas para ambos os parentais, sendo 25 mapeados nas RC L14-04 e 24 QTL mapeados nas progênies RC L08-05 (Tabela 4). A variância fenotípica explicada por cada QTL variou de

0,07% a 11,22% Nenhum dos QTL mapeados foi localizado na mesma posição simultaneamente nos dois conjuntos de progênies de retrocruzamento, de acordo com a não sobreposição de intervalos de confiança (*One LOD support interval*), indicando forte interação QTL x *background* genético. Esse tipo de interação ocorre com maior frequência em caracteres controlados por um grande número de QTL de baixo efeito (BERNARDO, 2008) como é o caso do caráter PG.

Trinta e cinco dos 49 QTL (71%) para PG exibiram efeito de sobredominância, cinco exibiram efeito de dominância completa, oito exibiram efeito de dominância parcial e somente um apresentou efeito aditivo, sendo que o grau médio de dominância para esse caráter foi de sobredominância (GMD = 3,49). A sobredominância tem sido reportada como o grau médio de dominância para o caráter PG por diversos estudos de mapeamento (AGRAMA et al., 1999; BOHN et al., 1996; FRASCAROLI et al., 2007; LIMA et al., 2006; LU; ROMERO-SEVERSON; BERNARDO, 2003; STUBER et al., 1992). Esse resultado concorda com aquele obtido pela análise de variância com o delineamento III, em que também foi detectado sobredominância para o caráter PG, entretanto, as mesmas observações feitas sobre a influência do desequilíbrio de ligação no grau de dominância em populações F₂ são válidas. De fato, como relatado por Frascaroli et al. (2007), caracteres que possuem maior proporção de seus QTL com efeitos de sobredominância ou dominância, foram também os caracteres que apresentaram maior nível de heterose e maior grau de dominância pela análise fenotípica. Contudo QTL exibindo efeitos de sobredominância não correspondem necessariamente a verdadeira sobredominância, mas podem ser resultados de dois ou mais locos em dominância ligados em fase de repulsão, conhecido como pseudo-sobredominância (LIMA et al., 2006, LU; ROMERO-SEVERSON; BERNARDO, 2003).

Dentre os alelos favoráveis para o aumento da expressão do caráter produção de grãos, identificados entre os 49 QTL mapeados, o parental L-14-04 B contribuiu com 30 alelos favoráveis e o parental L-08-05 F contribuiu com os outros 19, indicando que ambos os parentais forneceram alelos favoráveis para o aumento do caráter. Contudo o parental mais produtivo, L 14-04 B, contribuiu com 61% dos alelos favoráveis. Quarenta e cinco QTL (92%) apresentaram sinal positivo do efeito de dominância mostrando forte tendência dos QTL para efeitos de dominância unidirecional positiva o que corrobora com o efeito de heterose e a alta depressão por endogamia nesse caráter.

Tabela 4 – Localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), ação gênica, grau médio de dominância e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) explicadas pelos QTL mapeados para o caráter produção de grãos

QTL ^a	Localização			Ambientes ^c						TRV ^d		Efeito genético		Ação gênica		Direção ^e	R_F^2 %	R_G^2 %
	RC ^b	cM	Marca	A	B	C	D	E	F	Conj.	Int.	a	d	GD	Tipo			
qgy1a	RCL14-04	10,01	umc1177	-	-	-	-	-	-	53,02	19,57	-4,113	4,725	1,14	DC	L14-04	4,07	4,63
qgy1b	RCL08-05	95,59	umc2025	-	-	-	-	-	-	36,11	15,36	0,774	5,824	7,52	SD	L08-05	2,55	2,90
qgy1c	RCL08-05	157,98	umc1508	A	A	P	A	P	P	50,85	26,13	3,993	6,657	1,66	SD	L08-05	5,53	6,28
qgy1d	RCL08-05	164,57	bnlg1598	A	A	P	A	P	P	57,27	26,46	4,184	7,188	1,71	SD	L08-05	6,29	7,15
qgy1e	RCL14-04	206,37	bnlg0615	P	A	P	A	A	A	31,24	22,62	0,366	5,642	15,40	SD	L08-05	2,33	2,65
qgy1f	RCL14-04	224,28	umc1128	P	P	P	P	A	A	40,50	21,96	-2,259	5,001	2,21	SD	L14-04	2,55	2,90
qgy1g	RCL08-05	254,11	umc1431	A	P	P	A	P	P	33,45	25,23	2,020	3,431	1,69	SD	L08-05	1,45	1,64
qgy2a	RCL08-05	15,82	umc1265	A	A	A	P	A	A	26,34	24,36	0,465	1,777	3,81	SD	L08-05	0,26	0,30
qgy2b	RCL08-05	131,27	bnlg1036	P	A	A	A	P	A	31,08	27,93	1,188	-2,779	2,33	SD	L08-05	0,77	0,87
qgy2c	RCL08-05	152,77	umc1080	A	P	A	A	A	P	26,92	21,56	1,332	3,153	2,36	SD	L08-05	0,98	1,11
qgy2d	RCL08-05	157,17	umc2023	-	-	-	-	-	-	26,56	21,36	1,219	3,000	2,46	SD	L08-05	0,87	0,99
qgy2e	RCL14-04	181,96	umc2129	A	P	P	A	A	A	28,95	26,06	2,270	3,597	1,58	SD	L08-05	1,69	1,92
qgy2f	RCL14-04	200,97	umc1464	A	P	P	A	A	A	31,65	27,23	1,472	2,690	1,82	SD	L08-05	0,84	0,95
qgy3a	RCL14-04	8,01	umc1394	A	A	A	A	A	P	27,62	25,16	-0,743	1,549	2,08	SD	L14-04	0,25	0,29
qgy3b	RCL14-04	30,63	bnlg1144	-	-	-	-	-	-	25,44	19,99	0,304	4,653	15,29	SD	L08-05	1,58	1,80
qgy3c	RCL14-04	45,58	bnlg1452	A	A	A	P	A	A	26,60	24,23	1,399	3,359	2,40	SD	L08-05	1,10	1,25
qgy3d	RCL08-05	135,34	bnlg1798	P	A	A	A	A	A	27,65	25,96	0,225	0,936	4,15	SD	L08-05	0,07	0,08
qgy3e	RCL14-04	140,40	umc1659	A	A	A	A	P	A	28,02	26,30	1,229	0,844	0,68	DP	L08-05	0,27	0,31
qgy4a	RCL14-04	0,01	umc1276	P	P	A	A	A	A	28,34	22,58	-1,731	2,198	1,26	SD	L14-04	0,79	0,89
qgy4b	RCL14-04	113,35	bnlg2244	-	-	-	-	-	-	25,82	20,37	-1,664	1,894	1,13	DC	L14-04	0,66	0,75
qgy4c	RCL08-05	149,08	umc1989	A	A	A	A	A	A	32,25	31,78	1,134	0,264	0,23	DP	L08-05	0,19	0,22
qgy4d	RCL08-05	154,94	umc1503	A	A	A	A	A	P	32,01	30,94	1,605	0,341	0,21	DP	L08-05	0,38	0,43
qgy4e	RCL08-05	164,21	bnlg0589	A	A	A	A	A	P	27,38	27,29	0,767	-0,453	0,59	DP	L08-05	0,10	0,11
qgy4f	RCL08-05	173,72	umc1109	P	A	A	A	A	P	29,28	28,46	0,215	-1,315	6,10	SD	L08-05	0,13	0,15
qgy5a	RCL14-04	93,01	bnlg1902	A	A	A	P	A	A	25,31	21,61	-0,171	4,372	25,56	SD	L14-04	1,39	1,58
qgy5b	RCL14-04	110,78	bnlg1892	-	-	-	-	-	-	29,26	16,62	-2,137	6,175	2,88	SD	L14-04	3,43	3,90
qgy5c	RCL14-04	118,94	dupssr10	-	-	-	-	-	-	38,20	9,96	-2,334	7,041	3,01	SD	L14-04	4,39	4,99
qgy5d	RCL14-04	184,53	umc1524	A	P	P	P	A	A	44,71	36,59	-2,682	3,245	1,21	SD	L14-04	1,81	2,05
qgy5e	RCL14-04	192,04	umc2216	A	P	P	P	A	P	63,43	49,78	-2,601	4,114	1,58	SD	L14-04	2,21	2,51
qgy5f	RCL14-04	206,64	bnlg2305	A	P	P	A	A	P	48,12	37,40	-1,921	4,280	2,22	SD	L14-04	1,86	2,12
qgy5g	RCL14-04	215,27	bnlg1306	A	P	P	A	A	P	51,34	35,12	-3,484	4,084	1,17	DC	L14-04	2,97	3,38

(continua)

Tabela 4 – Localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), ação gênica, grau médio de dominância e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) explicadas pelos QTL mapeados para o caráter produção de grãos

QTL ^a	RC ^b	Localização cM	Marca	Ambientes ^c						TRV ^d		Efeito genético		Ação gênica		Direção ^e	(conclusão)	
				A	B	C	D	E	F	Conj.	Int.	a	d	GD	Tipo		R_F^2 %	R_G^2 %
qgy6a	RCL14-04	35,02	phi0126	P	A	P	A	A	A	<i>31,78</i>	<i>25,70</i>	5,617	-1,129	0,20	AD	L08-05	4,67	5,31
qgy6b	RCL14-04	99,53	umc1887	A	P	A	A	A	P	28,62	24,41	1,073	5,009	4,66	SD	L08-05	1,99	2,26
qgy7a	RCL08-05	16,01	umc1426	P	P	A	A	P	P	<i>40,31</i>	<i>34,69</i>	0,877	3,017	3,43	SD	L08-05	0,77	0,88
qgy7b	RCL08-05	58,26	umc1409	P	P	P	A	P	A	<i>42,29</i>	<i>26,31</i>	5,245	5,181	0,98	DC	L08-05	5,94	6,75
qgy7c	RCL08-05	83,13	bnlg0434	-	-	-	-	-	-	<i>25,73</i>	<i>20,25</i>	3,594	2,501	0,69	DP	L08-05	2,33	2,65
qgy7d	RCL08-05	133,36	umc1936	-	-	-	-	-	-	<i>29,28</i>	<i>11,13</i>	3,112	5,242	1,68	SD	L08-05	3,40	3,86
qgy7e	RCL08-05	173,33	dupssr13	-	-	-	-	-	-	<i>26,85</i>	<i>20,50</i>	3,518	1,534	0,43	DP	L08-05	1,97	2,23
qgy8a	RCL14-04	23,23	phi42070	-	-	-	-	-	-	<i>31,54</i>	<i>7,50</i>	-2,712	7,048	2,59	SD	L14-04	4,67	5,31
qgy8b	RCL14-04	29,17	phi0119	-	-	-	-	-	-	<i>30,57</i>	<i>6,20</i>	-2,194	7,235	3,29	SD	L14-04	4,49	5,11
qgy8c	RCL08-05	43,46	bnlg1352	P	P	P	P	A	P	<i>36,38</i>	<i>33,15</i>	-2,099	6,675	3,17	SD	L14-04	3,87	4,40
qgy8d	RCL08-05	58,06	umc1034	A	P	P	P	A	P	<i>38,29</i>	<i>35,26</i>	-1,179	6,184	5,24	SD	L14-04	2,98	3,38
qgy8e	RCL08-05	81,61	bnlg1863	A	P	P	A	A	A	<i>26,16</i>	<i>24,52</i>	-1,205	4,769	3,95	SD	L14-04	1,86	2,11
qgy8f	RCL14-04	130,86	umc2378	P	A	A	P	P	P	<i>47,27</i>	<i>26,26</i>	-5,912	5,115	0,86	DC	L14-04	6,97	7,92
qgy9	RCL14-04	59,66	bnlg0430	A	P	A	A	A	P	<i>26,91</i>	<i>24,72</i>	3,914	1,790	0,45	DP	L08-05	2,45	2,79
qgy10a	RCL08-05	59,65	mmc0501	-	-	-	-	-	-	<i>27,34</i>	<i>8,25</i>	7,806	3,724	0,47	DP	L08-05	9,85	11,19
qgy10b	RCL14-04	92,96	bnlg1526	A	A	P	A	P	A	<i>26,99</i>	<i>23,57</i>	-0,024	3,601	147,65	SD	L14-04	0,94	1,07
qgy10c	RCL08-05	140,97	umc1506	-	-	-	-	-	-	<i>42,29</i>	<i>14,49</i>	5,927	8,895	1,50	SD	L08-05	10,84	12,32
qgy10d	RCL08-05	145,64	umc1569	-	-	-	-	-	-	<i>47,51</i>	<i>15,59</i>	6,665	8,112	1,21	SD	L08-05	11,22	12,75

^a Nomes dos QTL são indicados por um índice (qgy – produção de grãos) seguido do número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e de letra discriminando os vários QTL mapeados em um mesmo cromossomo

^b Retrocruzamento onde o QTL foi identificado

^c Ambientes onde os QTL foram identificados quando da interação significativa, sendo ambientes A, B, C, D, E e F, EE Esalq 99/2000, EE Esalq 2000/01 semeado em outubro, EE Esalq 2000/01 semeado em novembro, EE Areão 2000/01, EE Caterpillar 2000/01 e EE Esalq 2000/01 semeado em janeiro, respectivamente. A e P indicam ausência e presença do QTL

^d Valores significativos de TRV indicados em itálico

^e Direção indica a linhagem parental que contribuiu para o aumento do valor genético do caráter

3.2.2.3 QTL para os componentes da produção

Para o caráter comprimento de espiga (CE) foram mapeados 33 QTL nos dois conjuntos de progênies de retrocruzamento (RC L14-04 e RC L08-05) sendo que nove QTL foram identificados nas progênies retrocruzadas com o parental L 14-04 B e 26 foram mapeados nas progênies retrocruzadas com o parental L 08-05 F (Tabela 5). Dois QTL foram mapeados na mesma posição genômica nos dois conjuntos de progênies, os QTL *qel5c* e *qel7c*. A variância fenotípica explicada por cada QTL variou de 0,01% a 10,96%. O grau de dominância dos QTL variou de aditivo a sobredominância sendo que o grau médio de dominância foi de dominância completa (1,02). O parental L 14-04 B contribuiu com 22 alelos favoráveis para a expressão do caráter enquanto que o parental L 08-05 F contribuiu com os outros 11. Vinte e oito QTL (85%) exibiram sinal positivo para o efeito de dominância indicando que o caráter possui tendência a dominância unidirecional positiva.

Vinte e oito QTL foram mapeados para o caráter diâmetro de espiga (DE) sendo que 17 foram mapeados nas progênies retrocruzadas com o parental L-14-04 B e 14 foram mapeados nas progênies retrocruzadas com o parental L-08-05 F (Tabela 6). Ocorreu coincidência de posição genômica entre os dois conjuntos de progênies de retrocruzamento para três QTL mapeados, os QTL *qed1c*, *qed7* e *qed9b*. A variância fenotípica explicada por cada QTL variou de 0,02% a 12,41%. O grau médio de dominância do caráter foi de dominância parcial (0,56%). Os dois parentais tiveram praticamente a mesma contribuição em termos de alelos favoráveis, sendo que o parental L 14-04 B contribuiu com 15 alelos favoráveis e o parental L 08-05 F com 13. Vinte e quatro QTL (86%) exibiram sinal positivo para o efeito de dominância indicando que o caráter possui tendência a dominância unidirecional positiva. Para os dois caracteres relacionados a dimensão da espiga (CE e DE) as progênies retrocruzadas com o parental L-08-05 F apresentou média superior. Assim era esperado que um maior número de alelos favoráveis viesse da população com maior média, contudo, o parental L-14-04 B contribuiu com maior número de alelos favoráveis para os dois caracteres, indicando ser possível a ocorrência de segregação transgressiva para esses caracteres na população avaliada. Os resultados de grau médio de dominância foram concordantes entre os dados obtidos com os QTL mapeados e os resultados da análise de variância.

Para o caráter número de fileiras (NFi) foram mapeados 21 QTL nas progênes RC L14-04 e 13 QTL nas progênes RC L08-05, sendo que quatro QTL apresentaram coincidência de localização, sendo mapeados na mesma posição genômica nos dois conjuntos de progênes de retrocruzamento (*qrn1a*, *qrn1c*, *qrn4e* e *qrn10b*), totalizando assim 30 QTL para o caráter (Tabela 7). A variação fenotípica explicada por cada QTL variou de 0,03% a 16,66% e o QTL que apresentou a maior variação fenotípica (*qrn10b*) foi mapeado simultaneamente nas progênes de retrocruzamento RC L14-04 e RC L08-05 na mesma localização genômica. O grau médio de dominância pra o caráter baseado nos QTL mapeados foi de aditividade (0,19), sendo esse um pouco menor do que o grau de dominância obtido pela análise de variância que foi de 0,38. Essa diferença pode ser devido ao número de QTL mapeados que pode não representar a totalidade dos alelos que controlam o caráter. Nove QTL mapeados apresentaram sinal positivo do efeito aditivo e 21 apresentaram sinal negativo para esse efeito, indicando que o parental L 14-04 B contribuiu com nove alelos favoráveis para o caráter e o parental L 08-05 F contribuiu com os outros 21 alelos favoráveis. Os efeitos de dominância foram não direcionais para esse caráter. Esse dado juntamente com o baixo grau médio de dominância obtido sugere baixa depressão por endogamia e baixa heterose para esse caráter.

Foram mapeados dez QTL nas progênes RC L14-04 para o caráter número de grãos por fileira (NGF) e 22 nas progênes RC L08-05, sendo que dois QTL foram localizados na mesma posição genômica nos dois conjuntos de progênes de retrocruzamento. Assim foram mapeados 30 diferentes QTL para o caráter NGF que explicaram individualmente de 0,21% a 12,81% da variação fenotípica do caráter (Tabela 8). A maior parte dos alelos que contribuíram para o aumento da expressão do caráter originou-se do parental L-14-04 B (20 alelos). O efeito de dominância se mostrou unidirecional com 28 QTL (93%) exibindo sinal positivo desse efeito. O grau médio de dominância para o caráter baseado nos QTL mapeados foi de dominância completa (1,14) corroborando com os dados obtidos pela análise de variância.

Para o caráter peso de 500 grãos (P500) foram mapeados 17 QTL em cada uma dos conjuntos de progênes retrocruzamento, sendo que quatro desses QTL foram mapeados na mesma posição genômica nos dois conjuntos de progênes de retrocruzamento, totalizando assim 30 QTL diferentes (Tabela 9). A porcentagem da variação fenotípica explicada por cada QTL variou de 0,12% a 8,20%. O grau médio de dominância do conjunto de QTL mapeados foi de dominância parcial (0,72), concordando com o resultado obtido pela análise dos dados

fenotípicos. Para P500 24 alelos favoráveis originaram-se do parental L-14-04 B e seis alelos favoráveis originaram-se do parental L-08-05 F. Novamente os efeitos de dominância exibiram tendência unidirecional com 28 QTL (93%) apresentando sinal positivo dos efeitos de dominância.

Os resultados apresentados mostram boa consistência entre as informações obtidas pelas análises de genética clássica e de mapeamento de QTL. Resultados de heterose apresentados por Frascaroli et al., (2007) corroboram com essa afirmação. Esses autores verificaram que os caracteres produção de grãos e número de grãos que exibem elevados níveis de heterose, também exibem altos graus de dominância tanto pela análise clássica como pelo conjunto de QTL mapeados. Por outro lado, o caráter peso médio de grãos, ou P500, exibiu baixa heterose e também baixo valor do grau médio de dominância pelas análises clássicas e de QTL. O presente trabalho também apresentou graus elevados de dominância para os caracteres PG e NGF, baixo grau de dominância para o caráter P500.

Tabela 5 – Localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), ação gênica, grau médio de dominância e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) explicadas pelos QTL mapeados para o caráter comprimento de espiga

QTL ^a	Localização			Ambientes ^c						TRV ^d		Efeito genético		Ação gênica		Direção ^e	R_F^2 %	R_G^2 %
	RC ^b	cM	Marca	A	B	C	D	E	F	Conj.	Int.	a	d	GD	Tipo			
qel1a	RCL14-04	147,27	bnlg2057	A	P	P	A	A	A	25,96	23,87	-0,702	0,379	0,53	DP	L14-04	0,49	0,53
qel1b	RCL08-05	157,98	umc1508	A	P	A	A	A	P	51,75	46,79	0,466	1,020	2,18	SD	L08-05	0,63	0,70
qel1c	RCL08-05	163,57	bnlg1598	A	P	A	A	P	P	52,01	45,42	0,617	1,202	1,94	SD	L08-05	0,95	1,04
qel1d	RCL08-05	213,37	bnlg0615	-	-	-	-	-	-	28,64	20,29	1,036	1,025	0,98	DC	L08-05	1,37	1,51
qel1e	RCL08-05	215,92	umc1278	-	-	-	-	-	-	28,69	19,85	1,097	0,997	0,90	DC	L08-05	1,46	1,61
qel1f	RCL14-04	285,75	phi0120	-	-	-	-	-	-	43,63	6,33	-3,433	1,393	0,40	DP	L14-04	10,96	12,05
qel1g	RCL14-04	297,78	umc1630	-	-	-	-	-	-	41,48	9,49	-3,134	1,543	0,49	DP	L14-04	9,46	10,40
qel2a	RCL08-05	38,81	bnlg0125	A	A	A	P	A	A	32,09	31,76	1,434	-1,468	1,02	DC	L08-05	2,69	2,96
qel2b	RCL08-05	53,80	bnlg2248	A	A	A	A	P	A	27,98	25,43	1,149	-1,643	1,43	SD	L08-05	2,29	2,52
qel2c	RCL08-05	108,65	dupssr21	-	-	-	-	-	-	25,59	12,43	-2,512	0,061	0,02	AD	L14-04	5,42	5,96
qel3a	RCL08-05	23,63	bnlg1144	A	A	P	A	A	A	26,24	21,60	0,101	0,009	0,09	AD	L08-05	0,01	0,01
qel3b	RCL08-05	52,58	bnlg1452	A	P	P	A	A	A	33,44	29,55	0,945	0,644	0,68	DP	L08-05	0,94	1,04
qel3c	RCL08-05	59,52	bnlg0602	A	P	P	P	A	A	36,72	31,68	0,983	0,815	0,83	DC	L08-05	1,12	1,23
qel3d	RCL08-05	200,97	bnlg1754	-	-	-	-	-	-	31,93	18,77	-1,468	-0,480	0,33	DP	L14-04	1,95	2,14
qel4	RCL14-04	94,48	dupssr34	-	-	-	-	-	-	27,28	16,83	-0,996	1,561	1,57	SD	L14-04	1,90	2,09
qel5a	RCL08-05	166,93	umc1019	A	P	A	A	A	A	35,14	31,46	0,902	0,312	0,34	DP	L08-05	0,74	0,81
qel5b	RCL08-05	173,86	bnlg0278	P	P	A	A	A	A	38,31	34,91	1,008	0,204	0,20	AD	L08-05	0,89	0,98
qel5c	RCL14-04	185,53	umc1524	P	P	A	A	A	A	38,75	37,55	0,951	0,592	0,62	DP	L08-05	0,93	1,02
qel5d	RCL08-05	180,53	umc2216	A	A	P	A	A	P	33,94	29,05	1,370	1,034	0,75	DP	L08-05	2,07	2,28
qel5e	RCL14-04	197,04	umc2216	A	A	A	A	A	P	46,06	45,46	1,010	0,870	0,86	DC	L08-05	1,20	1,32
qel6a	RCL08-05	69,87	phi0077	A	A	A	P	A	P	28,31	22,28	0,390	1,530	3,92	SD	L08-05	1,14	1,25
qel6b	RCL08-05	84,35	umc1257	A	A	A	P	A	P	31,76	27,02	0,464	1,371	2,96	SD	L08-05	0,99	1,09
qel6c	RCL14-04	146,03	nc0013	-	-	-	-	-	-	30,51	13,79	-2,336	1,383	0,59	DP	L14-04	5,51	6,05
qel7a	RCL08-05	0,01	umc1426	-	-	-	-	-	-	25,85	20,50	-0,149	-0,167	1,123	DC	L14-04	0,03	0,03
qel7b	RCL08-05	50,26	umc1409	-	-	-	-	-	-	26,38	9,49	1,818	1,268	0,698	DP	L08-05	3,53	3,88
qel7c	RCL14-04	164,33	dupssr13	A	A	A	A	A	P	29,86	13,58	-2,141	1,797	0,839	DC	L14-04	5,32	5,85
qel7d	RCL08-05	146,33	umc1404	-	-	-	-	-	-	30,50	30,04	-2,464	-0,218	0,089	AD	L14-04	5,23	5,75
qel7d	RCL08-05	189,84	umc1404	-	-	-	-	-	-	31,67	20,93	-2,464	-0,218	0,089	AD	L14-04	5,23	5,75

(continua)

Tabela 5 – Localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), ação gênica, grau médio de dominância e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) explicadas pelos QTL mapeados para o caráter comprimento de espiga

QTL ^a	RC ^b	Localização		Ambientes ^c						TRV ^d		Efeito genético		Ação gênica		Direção ^e	R_F^2 %	R_G^2 %
		cM	Marca	A	B	C	D	E	F	Conj.	Int.	a	d	GD	Tipo			
qel8a	RCL08-05	87,61	bnlg1863	A	P	P	P	A	P	<i>31,72</i>	<i>23,59</i>	1,359	1,253	0,92	DC	L08-05	2,26	2,48
qel8b	RCL08-05	92,11	phi0115	A	P	P	P	A	P	<i>32,11</i>	<i>23,17</i>	1,461	1,315	0,90	DC	L08-05	2,58	2,83
qel8c	RCL08-05	165,69	bnlg1823	A	P	P	A	A	A	<i>29,20</i>	<i>24,08</i>	0,130	1,245	9,57	SD	L08-05	0,68	0,75
qel10a	RCL08-05	37,82	bnlg1451	P	A	A	P	A	A	<i>26,22</i>	<i>25,35</i>	-0,115	0,408	3,56	SD	L14-04	0,08	0,09
qel10b	RCL08-05	139,97	umc1506	-	-	-	-	-	-	<i>34,12</i>	<i>10,05</i>	1,493	3,366	2,25	SD	L08-05	6,78	7,45
qel10c	RCL08-05	145,64	umc1569	-	-	-	-	-	-	<i>32,08</i>	<i>9,06</i>	1,183	3,070	2,60	SD	L08-05	5,25	5,77

^a Nomes dos QTL são indicados por um índice (qel- comprimento de espiga) seguido do número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e de letra discriminando os vários QTL mapeados em um mesmo cromossomo

^b Retrocruzamento onde o QTL foi identificado

^c Ambientes onde os QTL foram identificados quando da interação significativa, sendo ambientes A, B, C, D, E e F, EE Esalq 99/2000, EE Esalq 2000/01 semeado em outubro, EE Esalq 2000/01 semeado em novembro, EE Areão 2000/01, EE Caterpillar 2000/01 e EE Esalq 2000/01 semeado em janeiro, respectivamente. A e P indicam ausência e presença do QTL

^d Valores significativos de TRV indicados em itálico

^e Direção indica a linhagem parental que contribuiu para o aumento do valor genético do caráter

Tabela 6 – Localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), ação gênica, grau médio de dominância e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) explicadas pelos QTL mapeados para o caráter diâmetro de espiga

QTL ^a	Localização			Ambientes ^c						TRV ^d		Efeito genético		Ação gênica		Direção ^e	R_F^2 %	R_G^2 %
	RC ^b	cM	Marca	A	B	C	D	E	F	Conj.	Int.	a	d	GD	Tipo			
qed1a	RCL08-05	145,27	bnlg2057	A	A	A	A	P	A	29,60	27,68	0,034	0,148	4,37	SD	L08-05	0,23	0,25
qed1b	RCL14-04	187,83	umc1035	-	-	-	-	-	-	27,32	16,36	-0,125	0,358	2,86	SD	L14-04	1,52	1,67
qed1c	RCL14-04	207,37	bnlg0615	A	P	A	P	P	A	25,41	17,22	-0,348	0,084	0,24	DP	L14-04	2,38	2,61
qed1d	RCL08-05	205,37	bnlg0615	A	P	A	P	P	A	28,22	24,24	-0,348	0,084	0,24	DP	L14-04	2,38	2,61
qed1d	RCL14-04	281,75	phi0120	P	P	P	A	A	A	27,82	25,86	0,194	0,027	0,14	AD	L08-05	0,72	0,80
qed2a	RCL14-04	45,06	umc1845	-	-	-	-	-	-	26,07	19,11	-0,437	-0,029	0,07	AD	L14-04	3,65	4,01
qed2b	RCL08-05	130,27	bnlg1036	P	A	A	A	P	A	30,14	24,54	0,294	0,108	0,37	DP	L08-05	1,75	1,92
qed2c	RCL08-05	155,17	umc2023	-	-	-	-	-	-	25,84	21,11	0,095	0,247	2,59	SD	L08-05	0,75	0,83
qed3a	RCL14-04	36,63	bnlg1144	-	-	-	-	-	-	29,20	14,59	-0,312	0,327	1,05	DC	L14-04	2,87	3,16
qed3b	RCL08-05	118,34	bnlg1798	-	-	-	-	-	-	27,89	18,07	0,390	0,240	0,61	DP	L08-05	3,45	3,79
qed3c	RCL08-05	140,40	umc1659	A	P	A	P	A	A	29,59	23,51	0,268	0,082	0,31	DP	L08-05	1,43	1,58
qed5a	RCL08-05	74,86	bnlg1879	A	P	A	A	A	A	33,26	30,89	-0,222	-0,025	0,11	AD	L14-04	0,94	1,04
qed5b	RCL08-05	79,52	umc1056	A	P	A	A	P	A	30,08	28,15	-0,208	-0,017	0,08	AD	L14-04	0,82	0,90
qed5c	RCL08-05	148,03	mmc0081	-	-	-	-	-	-	30,55	9,99	-0,444	0,336	0,76	DP	L14-04	4,83	5,31
qed5d	RCL08-05	184,53	umc1524	-	-	-	-	-	-	28,51	17,93	-0,373	0,165	0,44	DP	L14-04	2,91	3,19
qed6a	RCL08-05	98,53	umc1887	-	-	-	-	-	-	26,98	9,75	0,339	0,273	0,81	DC	L08-05	2,89	3,18
qed6b	RCL08-05	106,75	umc1614	-	-	-	-	-	-	29,44	12,82	0,348	0,265	0,76	DP	L08-05	2,97	3,26
qed6c	RCL14-04	141,03	nc0013	A	A	P	A	A	A	28,15	25,85	0,265	0,144	0,54	DP	L08-05	1,53	1,68
qed7	RCL14-04	192,84	umc1407	P	A	A	A	P	A	27,05	24,84	0,073	-0,140	1,92	SD	L08-05	0,29	0,32
qed7	RCL08-05	194,84	umc1407	P	A	A	A	P	A	37,28	36,22	0,073	-0,140	1,92	SD	L08-05	0,29	0,32

(continua)

Tabela 6 – Localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), ação gênica, grau médio de dominância e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) explicadas pelos QTL mapeados para o caráter diâmetro de espiga

QTL ^a	RC ^b	Localização		Ambientes ^c						TRV ^d		Efeito genético		Ação gênica		Direção ^e	R_F^2 %	R_G^2 %
		cM	Marca	A	B	C	D	E	F	Conj.	Int.	a	d	GD	Tipo			
qed8a	RCL14-04	39,46	bnlg1352	-	-	-	-	-	-	<i>40,89</i>	14,24	-0,629	0,302	0,48	DP	L14-04	8,39	9,22
qed8b	RCL14-04	52,06	umc1034	-	-	-	-	-	-	<i>36,56</i>	10,97	-0,639	0,327	0,51	DP	L14-04	8,77	9,64
qed8c	RCL14-04	89,11	phi0115	-	-	-	-	-	-	<i>40,19</i>	15,10	-0,681	0,240	0,35	DP	L14-04	9,36	10,29
qed9a	RCL08-05	55,77	umc1893	-	-	-	-	-	-	<i>27,42</i>	14,61	0,406	0,164	0,41	DP	L08-05	3,39	3,72
qed9b	RCL14-04	59,66	bnlg0430	A	A	A	A	A	P	<i>29,51</i>	<i>27,84</i>	0,399	0,189	0,47	DP	L08-05	3,37	3,71
qed9c	RCL08-05	63,66	bnlg0619	A	P	A	A	A	P	<i>26,75</i>	<i>14,47</i>	0,002	0,049	24,99	SD	L08-05	0,02	0,02
qed10a	RCL14-04	116,33	umc2250	-	-	-	-	-	-	<i>28,40</i>	8,28	-0,698	0,332	0,47	DP	L14-04	10,31	11,34
qed10b	RCL14-04	129,40	umc1930	-	-	-	-	-	-	<i>31,30</i>	13,27	-0,765	0,368	0,48	DP	L14-04	12,41	13,64
qed10c	RCL08-05	140,97	umc1506	-	-	-	-	-	-	<i>44,92</i>	15,82	0,710	0,424	0,60	DP	L08-05	11,29	12,41
qed10d	RCL08-05	145,64	umc1569	-	-	-	-	-	-	<i>44,13</i>	12,62	0,722	0,344	0,48	DP	L08-05	11,02	12,12

^a Nomes dos QTL são indicados por um índice (qed – diâmetro de espiga) seguido do número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e de letra discriminando os vários QTL mapeados em um mesmo cromossomo

^b Retrocruzamento onde o QTL foi identificado

^c Ambientes onde os QTL foram identificados quando da interação significativa, sendo ambientes A, B, C, D, E e F, EE Esalq 99/2000, EE Esalq 2000/01 semeado em outubro, EE Esalq 2000/01 semeado em novembro, EE Areão 2000/01, EE Caterpillar 2000/01 e EE Esalq 2000/01 semeado em janeiro, respectivamente. A e P indicam ausência e presença do QTL

^d Valores significativos de TRV indicados em itálico

^e Direção indica a linhagem parental que contribuiu para o aumento do valor genético do caráter

Tabela 7 – Localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), ação gênica, grau médio de dominância e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) explicadas pelos QTL mapeados para o caráter número de fileiras

QTL ^a	Localização			Ambientes ^c						TRV ^d		Efeito genético		Ação gênica		Direção ^e	R_F^2 %	R_G^2 %
	RC ^b	cM	Marca	A	B	C	D	E	F	Conj.	Int.	a	d	GD	Tipo			
qrm1a	RCL14-04	64,12	umc1021	-	-	-	-	-	-	39,57	13,35	-0,363	-0,020	0,05	AD	L14-04	9,47	10,16
	RCL08-05	65,12								29,51	11,46							
qrm1b	RCL14-04	77,26	bnlg2238	-	-	-	-	-	-	36,98	9,06	-0,405	-0,019	0,05	AD	L14-04	11,80	12,66
qrm1c	RCL14-04	107,59	umc2025	-	-	-	-	-	-	29,88	16,93	-0,290	-0,073	0,25	DP	L14-04	6,24	6,70
	RCL08-05	103,59								32,73	14,79							
qrm1d	RCL14-04	113,63	umc1601	-	-	-	-	-	-	29,86	18,61	-0,277	-0,059	0,21	DP	L14-04	5,66	6,07
qrm1e	RCL08-05	135,27	bnlg2057	P	A	A	A	A	A	29,01	27,86	-0,098	0,011	0,11	AD	L14-04	0,70	0,75
qrm1f	RCL14-04	184,83	umc1035	-	-	-	-	-	-	30,36	14,21	-0,283	-0,008	0,03	AD	L14-04	5,78	6,20
qrm1g	RCL14-04	208,37	bnlg0615	A	A	P	P	A	A	26,56	21,58	-0,137	0,014	0,10	AD	L14-04	1,36	1,46
qrm1h	RCL08-05	278,75	phi0120	P	A	A	A	A	A	28,44	25,11	-0,031	-0,015	0,50	DP	L14-04	0,08	0,08
qrm2a	RCL14-04	24,82	umc1265	P	P	A	A	A	A	31,16	29,23	0,129	0,026	0,20	AD	L08-05	1,21	1,30
qrm2b	RCL14-04	29,65	umc1934	P	A	A	A	A	A	31,36	29,06	0,051	0,167	3,30	SD	L08-05	1,19	1,28
qrm2c	RCL08-05	48,12	umc1776	-	-	-	-	-	-	37,39	18,75	-0,323	-0,085	0,26	DP	L14-04	7,76	8,33
qrm2d	RCL14-04	81,71	bnlg0381	-	-	-	-	-	-	28,59	20,45	-0,219	0,019	0,09	AD	L14-04	3,46	3,72
qrm2e	RCL14-04	159,17	umc2023	-	-	-	-	-	-	29,04	12,62	-0,173	0,116	0,67	DP	L14-04	2,63	2,82
qrm3a	RCL08-05	45,58	bnlg1452	-	-	-	-	-	-	29,44	19,01	-0,124	-0,018	0,15	AD	L14-04	1,11	1,19
qrm3b	RCL08-05	63,52	bnlg0602	A	A	A	P	P	A	31,78	26,54	-0,060	-0,038	0,63	DP	L14-04	0,31	0,33
qrm3c	RCL14-04	89,95	mmc0022	P	A	A	A	A	A	28,37	26,20	-0,071	-0,089	1,26	SD	L14-04	0,64	0,69
qrm3d	RCL14-04	140,40	umc1659	-	-	-	-	-	-	25,90	17,64	0,164	-0,057	0,35	DP	L08-05	2,04	2,19
qrm3e	RCL14-04	200,97	bnlg1754	P	A	A	P	A	P	35,06	23,00	0,194	0,008	0,04	AD	L08-05	2,69	2,89

(continua)

Tabela 7 – Localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), ação gênica, grau médio de dominância e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) explicadas pelos QTL mapeados para o caráter número de fileiras

QTL ^a	RC ^b	Localização cM	Marca	Ambientes ^c						TRV ^d		Efeito genético		Ação gênica		Direção ^e	(conclusão)	
				A	B	C	D	E	F	Conj.	Int.	a	d	GD	Tipo		R_F^2 %	R_G^2 %
qrn4a	RCL14-04	38,32	umc2082	P	A	A	A	A	P	<i>26,30</i>	<i>26,02</i>	-0,022	0,007	0,31	DP	L14-04	0,04	0,04
qrn4b	RCL08-05	47,46	phi0026	A	A	A	P	A	A	<i>31,22</i>	<i>31,13</i>	0,031	-0,008	0,26	DP	L08-05	0,07	0,08
qrn4c	RCL08-05	51,08	umc1088	A	A	A	P	A	A	<i>30,71</i>	<i>30,70</i>	0,017	-0,018	1,05	DC	L08-05	0,03	0,03
qrn4d	RCL08-05	62,35	bnlg0252	A	A	A	A	P	A	<i>32,51</i>	<i>32,36</i>	0,011	-0,027	2,42	SD	L08-05	0,03	0,04
qrn4e	RCL14-04	106,48	dupssr34	A	A	A	A	A	A	<i>27,96</i>	<i>17,84</i>	-0,125	0,105	0,85	DP	L14-04	1,52	1,63
qrn4f	RCL08-05	167,21	bnlg0589	A	P	A	A	A	A	<i>30,13</i>	<i>26,11</i>	0,173	0,083	0,48	DP	L08-05	2,40	2,58
qrn7	RCL14-04	193,84	umc1407	P	A	A	A	A	A	<i>26,67</i>	<i>24,58</i>	0,023	-0,067	2,86	SD	L08-05	0,20	0,21
qrn8a	RCL14-04	37,46	bnlg1352	-	-	-	-	-	-	<i>32,83</i>	<i>15,89</i>	-0,258	0,078	0,30	DP	L14-04	5,02	5,38
qrn8b	RCL14-04	94,11	phi0115	-	-	-	-	-	-	<i>33,64</i>	<i>15,25</i>	-0,344	0,033	0,10	AD	L14-04	8,55	9,18
qrn8c	RCL14-04	104,55	bnlg1176	-	-	-	-	-	-	<i>33,01</i>	<i>18,23</i>	-0,217	0,032	0,15	AD	L14-04	3,41	3,66
qrn10a	RCL14-04	84,72	bnlg0640	-	-	-	-	-	-	<i>28,14</i>	<i>14,67</i>	-0,313	0,003	0,01			7,04	7,55
qrn10b	RCL14-04	99,96	bnlg1526	P	P	P	A	P	P	<i>37,26</i>	<i>7,33</i>	-0,481	0,012	0,02			16,66	17,89
	RCL08-05	103,97								<i>53,86</i>	<i>33,62</i>							

^a Nomes dos QTL são indicados por um índice (qnr – número de fileiras) seguido do número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e de letra discriminando os vários QTL mapeados em um mesmo cromossomo

^b Retrocruzamento onde o QTL foi identificado

^c Ambientes onde os QTL foram identificados quando da interação significativa, sendo ambientes A, B, C, D, E, e F, EE Esalq 99/2000, EE Esalq 2000/01 semeado em outubro, EE Esalq 2000/01 semeado em novembro, EE Areão 2000/01, EE Caterpillar 2000/01 e EE Esalq 2000/01 semeado em janeiro, respectivamente. A e P indicam ausência e presença do QTL

^d Valores significativos de TRV indicados em itálico

^e Direção indica a linhagem parental que contribuiu para o aumento do valor genético do caráter

Tabela 8 – Localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), ação gênica, grau médio de dominância e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) explicadas pelos QTL mapeados para o caráter número de grãos por fileiras

(continua)

QTL ^a	RC ^b	Localização		Ambientes ^c						TRV ^d		Efeito genético		Ação gênica		Direção ^e	R_F^2 %	R_G^2 %
		cM	Marca	A	B	C	D	E	F	Conj.	Int.	a	d	GD	Tipo			
krm1a	RCL14-04	14,71	umc1106	-	-	-	-	-	-	28,35	19,77	-0,202	0,256	1,27	SD	L14-04	1,01	1,17
krm1b	RCL08-05	52,05	bnlg1083	-	-	-	-	-	-	25,80	20,44	-0,475	0,151	0,32	DP	L14-04	3,25	3,79
krm1c	RCL14-04	152,98	umc1508	P	P	P	P	P	P	27,32	25,34	0,651	0,553	0,85	DC	L08-05	7,91	9,20
	RCL08-05	157,98								70,65	34,81							
krm1d	RCL14-04	270,11	umc1431	-	-	-	-	-	-	36,19	20,51	-0,526	0,149	0,28	DP	L14-04	3,95	4,60
krm1e	RCL14-04	278,75	phi0120	-	-	-	-	-	-	36,22	12,98	-0,634	0,214	0,34	DP	L14-04	5,82	6,78
krm2a	RCL08-05	56,20	dupssr27	-	-	-	-	-	-	31,69	16,60	0,522	0,331	0,63	DP	L08-05	4,49	5,23
krm2b	RCL08-05	73,71	bnlg0381	-	-	-	-	-	-	26,90	17,77	0,393	0,396	1,01	DC	L08-05	3,20	3,72
krm2c	RCL08-05	110,65	dupssr21	A	A	P	A	P	P	41,30	27,99	-0,484	-0,196	0,40	DP	L14-04	3,48	4,05
krm2d	RCL08-05	135,71	bnlg1396	-	-	-	-	-	-	32,76	12,75	-0,439	-0,419	0,95	DC	L14-04	3,85	4,48
krm3a	RCL08-05	61,52	bnlg0602	A	A	A	P	A	A	25,33	24,09	-0,179	0,423	2,36	SD	L14-04	1,67	1,94
krm3b	RCL14-04	142,40	umc1659	-	-	-	-	-	-	31,39	12,04	0,108	0,081	0,75	DP	L08-05	0,21	0,24
krm4	RCL08-05	115,66	bnlg2162	-	-	-	-	-	-	26,37	21,31	0,288	0,174	0,60	DP	L08-05	1,35	1,57
krm5a	RCL08-05	57,40	phi0113	-	-	-	-	-	-	25,48	13,52	0,468	0,233	0,50	DP	L08-05	3,37	3,92
krm5b	RCL08-05	82,52	umc1056	-	-	-	-	-	-	34,10	13,27	0,509	0,528	1,04	DC	L08-05	5,47	6,37
krm5c	RCL08-05	100,01	bnlg1902	-	-	-	-	-	-	35,52	19,69	0,373	0,553	1,48	SD	L08-05	4,01	4,67
krm5d	RCL08-05	106,78	bnlg1892	-	-	-	-	-	-	33,42	19,73	0,340	0,511	1,50	SD	L08-05	3,38	3,93
krm5e	RCL08-05	120,94	dupssr10	-	-	-	-	-	-	29,84	13,31	0,248	0,644	2,60	SD	L08-05	3,69	4,29
krm5f	RCL14-04	188,04	umc2216	-	-	-	-	-	-	25,61	17,59	0,261	0,163	0,62	DP	L14-04	1,12	1,30
krm6a	RCL08-05	75,87	phi0077	-	-	-	-	-	-	29,74	12,12	0,064	0,333	5,21	SD	L08-05	0,82	0,95
krm6b	RCL08-05	79,35	umc1257	-	-	-	-	-	-	31,71	13,94	0,075	0,297	3,95	SD	L08-05	0,68	0,79

Tabela 8 – Localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), ação gênica, grau médio de dominância e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) explicadas pelos QTL mapeados para o caráter número de grãos por fileiras

QTL ^a	RC ^b	Localização cM	Marca	Ambientes ^c						TRV ^d		Efeito genético		Ação gênica		Direção ^e	(conclusão)	
				A	B	C	D	E	F	Conj.	Int.	a	d	GD	Tipo		R_F^2 %	R_G^2 %
krn7a	RCL14-04	50,26	umc1409	A	A	A	A	P	A	<i>27,52</i>	<i>26,74</i>	0,403	0,578	1,43	SD	L08-05	4,52	5,26
	RCL08-05	66,26								<i>27,89</i>	<i>11,45</i>							
krn7b	RCL08-05	84,13	bnlg0434	-	-	-	-	-	-	<i>28,71</i>	<i>17,84</i>	0,411	0,285	0,69	DP	L08-05	2,87	3,34
krn8	RCL14-04	131,86	umc2378	-	-	-	-	-	-	<i>26,43</i>	<i>15,80</i>	-0,702	0,080	0,11	AD	L14-04	6,81	7,92
krn9	RCL08-05	3,01	umc2393	A	P	P	P	A	A	<i>32,81</i>	<i>30,31</i>	0,276	0,046	0,17	AD	L08-05	1,06	1,23
krn10a	RCL14-04	81,35	umc2069	-	-	-	-	-	-	<i>25,39</i>	<i>19,40</i>	0,408	0,082	0,20	AD	L08-05	2,33	2,71
krn10b	RCL14-04	85,72	bnlg0640	-	-	-	-	-	-	<i>25,33</i>	<i>20,00</i>	0,388	0,033	0,09	AD	L08-05	2,07	2,41
krn10c	RCL08-05	117,33	umc2250	A	A	A	A	A	A	<i>26,07</i>	<i>24,93</i>	-0,054	0,348	6,39	SD	L14-04	0,87	1,01
krn10d	RCL08-05	141,97	umc1506	-	-	-	-	-	-	<i>42,36</i>	<i>7,96</i>	0,644	1,019	1,58	SD	L08-05	12,81	14,91
krn10e	RCL08-05	143,87	umc1038	-	-	-	-	-	-	<i>42,57</i>	<i>7,11</i>	0,654	0,981	1,50	SD	L08-05	12,47	14,51
krn10f	RCL08-05	145,64	umc1569	-	-	-	-	-	-	<i>40,84</i>	<i>8,51</i>	0,572	0,943	1,65	SD	L08-05	10,59	12,32

^a Nomes dos QTL são indicados por um índice (krn – número de grãos por fileira) seguido do número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e de letra discriminando os vários QTL mapeados em um mesmo cromossomo

^b Retrocruzamento onde o QTL foi identificado

^c Ambientes onde os QTL foram identificados quando da interação significativa, sendo ambientes A, B, C, D, E e F, EE Esalq 99/2000, EE Esalq 2000/01 semeado em outubro, EE Esalq 2000/01 semeado em novembro, EE Areão 2000/01, EE Caterpillar 2000/01 e EE Esalq 2000/01 semeado em janeiro, respectivamente. A e P indicam ausência e presença do QTL

^d Valores significativos de TRV indicados em *itálico*

^e Direção indica a linhagem parental que contribuiu para o aumento do valor genético do caráter

Tabela 9 – Localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), ação gênica, grau médio de dominância e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) explicadas pelos QTL mapeados para o caráter peso de 500 grãos

QTL ^a	RC ^b	Localização		Ambientes ^c					TRV ^d		Efeito genético		Ação gênica		Direção ^e	R_F^2 %	R_G^2 %
		cM	Marca	A	B	C	D	E	Conj.	Int.	a	d	GD	Tipo			
w5001a	RCL08-05	36,27	bnlg1627	-	-	-	-	-	35,50	11,29	4,045	1,322	0,33	DP	L08-05	6,36	7,15
w5001b	RCL08-05	64,07	umc1073	-	-	-	-	-	27,70	13,30	3,236	0,826	0,26	DP	L08-05	3,99	4,49
w5001c	RCL14-04	122,63	umc1601	A	A	P	A	A	25,09	24,90	0,631	0,797	1,26	SD	L08-05	0,26	0,30
w5001d	RCL08-05	142,27	bnlg2057	-	-	-	-	-	25,82	14,89	-0,006	0,816	147,54	SD	L14-04	0,12	0,14
w5001e	RCL08-05	152,98	umc1508	-	-	-	-	-	44,11	10,57	3,745	1,754	0,47	DP	L08-05	5,74	6,46
w5001f	RCL08-05	167,57	bnlg1598	A	P	P	P	P	47,91	20,40	4,470	1,872	0,42	DP	L08-05	8,02	9,02
w5001g	RCL08-05	212,37	bnlg0615	-	-	-	-	-	32,27	16,68	2,960	1,775	0,60	DP	L08-05	3,81	4,29
w5001h	RCL08-05	215,92	umc1278	-	-	-	-	-	32,13	17,77	2,554	1,772	0,69	DP	L08-05	2,99	3,36
w5001i	RCL08-05	228,28	umc1128	A	A	P	P	P	36,76	21,65	2,004	2,462	1,23	SD	L08-05	2,60	2,93
w5001j	RCL14-04	262,11	umc1431	-	-	-	-	-	24,32	9,02	4,276	-0,329	0,08	AD	L08-05	6,76	7,61
	RCL08-05	267,12							26,78	16,11							
w5002a	RCL08-05	42,81	bnlg0125	-	-	-	-	-	26,45	19,03	2,931	0,414	0,14	AD	L08-05	3,20	3,60
w5002b	RCL08-05	67,71	bnlg0381	A	P	A	P	P	28,17	21,44	2,446	0,576	0,24	DP	L08-05	2,27	2,55
w5002c	RCL14-04	167,96	umc2129	-	-	-	-	-	25,00	13,25	2,739	-0,989	0,36	DP	L08-05	2,95	3,32
w5003a	RCL14-04	8,01	umc1394	A	A	A	A	P	25,27	23,99	0,823	0,305	0,37	DP	L08-05	0,27	0,30
w5003b	RCL14-04	30,63	bnlg1144	A	P	A	A	P	29,66	26,39	3,081	2,177	0,71	DP	L08-05	4,38	4,92
w5003c	RCL14-04	87,95	mmc0022	P	P	A	P	P	27,19	26,55	3,155	2,709	0,86	DC	L08-05	5,03	5,65
	RCL08-05	94,95							48,03	24,12							
w5003d	RCL14-04	143,40	umc1659	-	-	-	-	-	24,74	12,88	-2,982	1,366	0,46	DP	L14-04	3,62	4,08
w5003e	RCL14-04	156,67	umc1320	P	A	P	P	P	38,82	19,34	-3,486	1,370	0,39	DP	L14-04	4,83	5,43
	RCL08-05	170,68							25,58	15,29							
w5004a	RCL14-04	17,07	umc1757	A	A	P	P	A	25,22	20,72	0,466	1,342	2,88	SD	L08-05	0,41	0,46
w5004b	RCL14-04	31,32	umc2082	A	A	P	P	A	23,76	21,71	0,508	0,843	1,66	SD	L08-05	0,23	0,25
w5004c	RCL14-04	115,65	bnlg2162	A	A	P	A	A	23,58	22,81	1,669	1,663	1,00	DC	L08-05	1,54	1,73

(continua)

Tabela 9 – Localização, valores dos testes da razão de verossimilhança (TRV), ação gênica, grau médio de dominância e proporção da variância fenotípica (R_F^2) e genética (R_G^2) explicadas pelos QTL mapeados para o caráter peso de 500 grãos

QTL ^a	RC ^b	Localização cM	Marca	Ambientes ^c					TRV ^d		Efeito genético		Ação gênica		Direção ^e	(conclusão)	
				A	B	C	D	E	Conj.	Int.	a	d	GD	Tipo		R_F^2 %	R_G^2 %
w5005	RCL14-04	85,52	umc1056	-	-	-	-	-	<i>34,21</i>	<i>4,04</i>	-4,008	2,820	0,70	DP	L14-04	7,39	8,31
w5006	RCL14-04	52,52	bnlg1600	P	A	A	A	A	<i>25,03</i>	<i>23,41</i>	-0,621	0,767	1,23	SD	L14-04	0,25	0,28
w5008a	RCL14-04	12,23	phi42070	P	P	P	A	A	<i>40,45</i>	<i>37,34</i>	2,670	0,825	0,31	DP	L08-05	2,75	3,10
w5008b	RCL14-04	30,17	phi0119	A	A	P	P	A	<i>24,72</i>	<i>23,13</i>	1,584	1,732	1,09	DC	L08-05	1,48	1,66
	RCL08-05	32,18		A	A	P	P	A	<i>25,30</i>	<i>18,89</i>							
w5008c	RCL08-05	37,46	bnlg1352	P	P	A	A	P	<i>25,87</i>	<i>19,71</i>	1,487	1,901	1,28	SD	L08-05	1,48	1,67
w5008d	RCL14-04	138,86	umc2378	A	A	P	P	A	<i>25,65</i>	<i>19,58</i>	-0,389	0,716	1,84	SD	L14-04	0,15	0,17
w5009a	RCL08-05	33,95	dupssr06	-	-	-	-	-	<i>25,78</i>	<i>15,40</i>	3,084	1,344	0,44	DP	L08-05	3,84	4,32
w5009b	RCL14-04	101,24	bnlg1012	A	A	A	P	A	<i>23,80</i>	<i>22,81</i>	2,214	0,690	0,31	DP	L08-05	1,90	2,13
w50010	RCL08-05	145,64	umc1569	P	P	A	A	P	<i>25,29</i>	<i>20,65</i>	2,088	1,121	0,54	DP	L08-05	1,84	2,07

^a Nomes dos QTL são indicados por um índice (w500 – peso de 500 grãos) seguido do número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e de letra discriminando os vários QTL mapeados em um mesmo cromossomo

^b Retrocruzamento onde o QTL foi identificado

^c Ambientes onde os QTL foram identificados quando da interação significativa, sendo ambientes A, B, C, D e E, EE Esalq 99/2000, EE Esalq 2000/01 semeado em outubro, EE Esalq 2000/01 semeado em novembro, EE Areão 2000/01, EE Caterpillar 2000/01 e EE Esalq 2000/01 semeado em janeiro, respectivamente. A e P indicam ausência e presença do QTL

^d Valores significativos de TRV indicados em *itálico*

^e Direção indica a linhagem parental que contribuiu para o aumento do valor genético do caráter

3.2.2.4 Interação QTL x ambiente

Mais da metade de todos os QTL mapeados nesse estudo (53%) apresentaram interação significativa com o ambiente para todos os caracteres avaliados, ou seja, apresentaram expressão diferenciada nos ambientes nos quais eles foram submetidos. A elevada interação QTL x ambiente era esperada conforme observação da significância da interação progênie por ambiente na análise de variância para todos os caracteres avaliados. Dos 49 QTL mapeados para o caráter PG, 34 ou 69% apresentaram interação significativa com ambiente. Dentre os QTL que foram estáveis nos seis ambientes avaliados, ou seja, que não apresentaram interação significativa com ambientes estão os dois QTL de maiores efeitos para PG, *qgy10c* e *qgy10d* responsáveis por 10,84% e 11,22% da variância fenotípica, respectivamente. QTL de grande efeito e estáveis nos vários ambientes são bons candidatos para programas de seleção assistida por marcadores moleculares. Para os componentes da produção, a porcentagem de QTL que interagiram com o ambiente foi de 61%, 39%, 53%, 20% e 60% para CE, DE, NFi, NGF e P500, respectivamente. Os QTL de maior efeito para os caracteres CE (*qellf*), DE (*qed10b*) e NGF (*krrn10d*), responsáveis, respectivamente, por 10,96%, 12,41% e 12,81% da variância fenotípica, foram estáveis nos seis ambientes. Os QTL de maior efeito para os caracteres NFi (*qrrn10b*) e P500 (*w5001f*), responsáveis por explicar 16,66% e 8,02% da variância fenotípica, respectivamente, apresentaram interação significativa com o ambiente, entretanto, eles estavam presentes em cinco dos seis ambientes avaliados. Além dos QTL citados acima, outros 29 explicaram mais de 5% da variância fenotípica e foram estáveis através dos ambientes (Tabelas 4 a 9), sendo assim, bons candidatos para seleção assistida por marcadores moleculares.

Os componentes da produção apresentaram maior quantidade de QTL estáveis nos ambientes do que o caráter produção de grãos corroborando com a maior complexidade do caráter PG, sendo que para os caracteres DE e NGF, 61% e 80% dos QTL mapeados foram estáveis nos diversos ambientes, respectivamente. Essa maior proporção de QTL que não interagiram com os ambientes sugere que os caracteres DE e NGF possuem maior estabilidade e seus QTL poderiam ser utilizados para proporcionar uma produção de grãos menos variável através dos ambientes.

3.2.2.5 Coincidência de QTL mapeados para os diferentes caracteres

A ocorrência de regiões genômicas responsáveis pela expressão de mais de um caráter pode estar relacionado à pleiotropia ou a dois ou mais QTL fortemente ligados. O estudo de caracteres controlados por essas regiões tem grande importância para o melhoramento, pois a seleção para um desses caracteres implica em alteração no outro. Nesse estudo, foram identificadas 58 regiões genômicas que apresentaram coincidência entre as posições dos QTL mapeados para os diferentes caracteres avaliados. Essas regiões coincidentes estão distribuídas em todos os dez cromossomos do milho sendo mais freqüente nos cromossomos 1, 2 e 3, provavelmente por serem esses os cromossomos com maior número de QTL mapeados, 41, 24 e 24, respectivamente, e foi menos freqüente no cromossomo 9 onde somente sete QTL foram mapeados. Coincidência entre dois caracteres, ocorreu em 36 regiões genômicas e coincidência entre cinco caracteres ocorreu em três regiões genômicas. Não foi observada coincidência entre todos os seis caracteres estudados. Dos 49 QTL mapeados para o caráter PG, 36 (73%) estão co-localizados com pelo menos um QTL mapeado para algum dos componentes de produção avaliados nesse estudo. Os resultados de correlação genética entre PG e os caracteres de componentes de produção obtidos com os dados fenotípicos foram pouco consistentes com o número de QTL mapeados para PG co-localizados com os QTL mapeados para os componentes de produção. As maiores correlações genéticas envolvendo o caráter PG foram observadas com DE e NGF e a menor correlação genética foi com NFi. Entretanto, PG teve 14 QTL co-localizados com cada um dos caracteres CE e P500, 13 com DE, 11 com NGF e 9 com NFi.

Em algumas regiões cromossômicas foram mapeados QTL para diversos caracteres. Duas dessas regiões são os intervalos localizados a direita das marcas *umc1506* e *umc1569*, ambos no cromossomo 10, e que possuem 13,8 cM e 0,8 cM, respectivamente. No primeiro intervalo foram mapeados QTL para PG, CE, DE e NGF (*qgy10c*, *qel10b*, *qed10c* e *krn10d*), sendo esses responsáveis por explicar 10,84%, 6,78%, 11,29% e 12,81% da variância fenotípica desses caracteres, respectivamente, além de serem estáveis através dos seis ambientes avaliados. No segundo intervalo foram mapeados QTL para PG, CE, DE, NGF e P500 (*qgy10d*, *qel10c*, *qed10d*, *krn10f* e *w50010*), sendo esses responsáveis por explicar 11,22%, 5,25%, 11,02%, 10,59% e 1,84% da variância fenotípica desses caracteres, respectivamente. Exceto para o caráter P500, também não ocorreu interação significativa desses QTL com o ambiente. Para essas

características, nos dois intervalos considerados os efeitos aditivos foram positivos, ou seja, os QTL estão atuando no sentido de aumentar a expressão dos caracteres. Esses dois intervalos são exemplos de regiões genômicas responsáveis por controlar diversos caracteres com valores relativamente altos da variância fenotípica e expressão estável em vários ambientes, características fundamentais para seleção assistida por marcadores moleculares.

3.2.3 Implicações para o melhoramento

No presente estudo foram mapeados 200 QTL para os seis caracteres avaliados nas progênes de retrocruzamento RC L14-04 e RC L08-05. Dessa forma, existem QTL cobrindo praticamente todos os bins dos cromossomos do milho. Somente para PG foram mapeados 49 QTL cobrindo quase a metade dos bins do genoma do milho. O grande número de QTL mapeados se deve principalmente ao poder do método de mapeamento (mCIM) e ao delineamento utilizado nesse estudo (delineamento III). O mapeamento seguindo o delineamento III permite identificar QTL que, em condição de dominância completa, ficariam mascarados em determinada população de retrocruzamento, mas seriam detectados na outra população de retrocruzamento (LU; ROMERO-SEVERSON; BERNARDO, 2003), conferindo assim maior poder de detecção de QTL. O método de mapeamento utilizado (mCIM) também aumenta o poder de detecção uma vez que foram mapeados QTL em seis ambientes distintos, possibilitando a localização de QTL específicos para esses ambientes. Caso fosse utilizada a média dos seis ambientes para cada um dos caracteres avaliados, provavelmente o número de QTL mapeados reduziria para menos da metade, pois 53% dos QTL mapeados apresentaram interação com o ambiente. Segundo Veldboom e Lee (1996) e Austin e Lee (1998), a utilização de médias de diversos ambientes tem como vantagem identificar apenas os QTL estáveis através dos ambientes, que são os de maior valor para o melhoramento genético. Entretanto, o método de mapeamento composto expandido para múltiplos ambientes, utilizado no presente trabalho, também nos dá a possibilidade de detectar os QTL estáveis através dos ambientes, além de fornecer uma visão mais completa da herança do caráter através dos ambientes.

Segundo Bernardo (2008), o mapeamento de QTL em plantas tem dois principais objetivos: Identificar marcadores que possam ser usados na seleção assistida de caracteres quantitativos e/ou, aumentar nosso conhecimento biológico da herança e da arquitetura genética

desses caracteres dentro de uma espécie ou através de espécies correlatas. Esse último também foi o objetivo principal do presente estudo. Os métodos aqui utilizados na detecção de QTL se mostraram muito eficientes resultando na grande quantidade de QTL mapeados. Para o caráter PG foram identificados 49 diferentes QTL o que representa o maior número de QTL já reportados na literatura para esse caráter, tanto em milho tropical como temperado. Esse resultado, juntamente com a grande interação que esses QTL apresentaram com o ambiente (69%), enfatiza a complexidade desse caráter. Porém, os resultados aqui apresentados podem ser utilizados no melhoramento do milho através de estratégias de seleção fenotípica e de seleção assistida por marcadores moleculares.

Quase que a totalidade dos cultivares de milho lançados comercialmente são híbridos de linhagens e no processo de obtenção dessas linhagens exploram-se os efeitos aditivos. Contudo, o caráter produção de grãos apresenta elevado grau médio de dominância e a correlação entre linhagens e híbridos é baixa (HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988). Entretanto, para os componentes de produção essa correlação é mais alta, pois o grau médio de dominância destes caracteres é mais baixo do que para produção de grãos. Assim, uma estratégia de melhoramento seria realizar seleção para os componentes de produção, que apresentem maior correlação com a produção de grãos, nas linhagens para se ter ganhos na produção de grãos nos híbridos. Dentre os caracteres aqui estudados DE e NGF apresentaram maior correlação com a produção de grãos e poderiam ser selecionados no processo de obtenção de linhagens. Além disso, esses caracteres apresentaram alta porcentagem de QTL estáveis nos diversos ambientes avaliados sugerindo que, além de aumentar a produção de grãos os QTL mapeados para esses caracteres podem proporcionar maior estabilidade de produção sofrendo menos influencia ambiental.

Diversas estratégias sobre seleção assistida têm sido discutidas em recentes revisões sobre o assunto (BERNARDO, 2008; COLLARD; MACKILL, 2008; HOSPITAL, 2008). Dentre essas estratégias, duas principais poderiam ser aplicadas com os resultados do presente trabalho. Uma é aquela que envolve somente poucas marcas associadas a genes de grande efeito e estáveis nos ambientes, como é o caso das marcas umc1506 e umc1569, que além das características acima citadas, estão também relacionadas a diversos caracteres. A estratégia de melhoramento para esse caso seria introgridir ou piramidar os QTL ligados a essas marcas via retrocruzamento assistido por marcadores moleculares. A seleção das progênies de retrocruzamento contendo as marcas de interesse pode ser realizada na fase inicial do desenvolvimento da população, antes do

florescimento. Dessa forma, pode-se avaliar um número maior de progênies, descartando aquelas que não contem a marca de interesse e levando para avaliação experimental somente as progênies que possuem os alelos favoráveis para posterior avaliação fenotípica. Assim, os alelos favoráveis conhecidos tem presença garantida nas progênies avaliadas e os alelos favoráveis não conhecidos são selecionados fenotipicamente, aumentando a possibilidade de ocorrência de progênies transgressivas. Exemplos de sucesso utilizando essa estratégia estão disponíveis para resistência a *Fusarium graminearum* Schwabe em trigo (ANDERSON; CHAO; LIU, 2008) e para resistência ao nematóide do cisto em soja (CONCIBIDO; DIERS; ARELLI, 2004).

Outra abordagem envolveria um maior número de QTL e tem como proposta aumentar a frequência de alelos favoráveis numa população, através do enriquecimento de F₂ ou de MARS (*marked-assisted recurrent selection*). Nessas duas técnicas, é feita uma seleção no início do desenvolvimento de populações com o uso dos marcadores ligados aos QTL de interesse. As progênies que contem essas marcas são utilizadas para o avanço de gerações (enriquecimento de F₂) ou sofrem novo ciclo de seleção por marcadores (MARS). Exemplos do uso dessas estratégias estão disponíveis para trigo (KUCHEL et al., 2007) e para milho doce (EDWARDS; JOHNSON, 1994). Essas abordagens devem ser utilizadas em conjunto com a seleção fenotípica para aumentar a eficiência dos programas de melhoramento que objetivam o aumento da produção de grãos em milho.

Referências

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

ALLARD, R.W. **Principles of plant breeding**. New York: John Wiley, 1960. 485 p.

ANDERSON, J. A.; CHAO, S.; LIU, S. Molecular breeding using a major QTL for Fusarium head blight resistance in wheat. **Crop Science**, Madison, v. 47, p. 112-119, 2008.

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

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

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, 2003.

BEAVIS, W.D.; SMITH, O.S.; GRANT, D.; FINCHER, R. Identification of quantitative trait loci using a small sample of topcrossed and F₄ progeny from maize. **Crop science**, Madison, v. 34, p. 882-896, 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, 2003.

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

BOHN, M.; KHAIRALLAH, M.M.; GONZALEZ-DE-LEON, 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 region affecting leaf feeding resistance to sugarcane borer and other traits. **Crop science**, Madison, v. 36, n. 5, p. 1352-1361, 1996.

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

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

COCKERHAM, C.C.; ZENG, Z-B. Design III with marker loci. **Genetics**, Baltimore, v. 143, p. 1437-1456, 1996.

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

COMSTOCK, R.E.; ROBINSON, H.F. Estimation of average dominance genes. In: GOWEN, J.W. (Ed.). **Heterosis**. Ames: Iowa State College Press, 1952. chap.30, p. 494-516.

COMSTOCK, R.E.; ROBINSON, H.F. The components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. **Biometrics**, Washington, v. 4, p.254-266, 1948.

CONCIBIDO, V.C.; DIERS, B.W.; ARELLI, P.R. A decade of qtl mapping for cyst nematode resistance in soybean. **Crop science**, Madison, v. 44, p. 1121-1131, 2004.

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

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

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

EDWARDS, M.; JOHNSON, L. 1994. RFLPs for rapid recurrent selection. p. 33-40. In: **Proc. Joint Plant Breeding Symposium Series of CSSA and ASHA**, Corvallis, OR. 5-6 Aug. 1994. Am. Soc. of Hort. Sci., Alexandria, VA.

FALCONER, D.S.; MACKAY, T.F.C. **Introduction to quantitative genetics**. Harlow: Addison Wesley Longman, 1996. 464 p.

FRASCAROLI, E.; CANÈ, M.A.; LANDI, P.; PEA, G.; GIANFRANCESCHI, L.; VILLA, M.; MORGANTE, M. PÈ, M.E. Classical genetic and quantitative trait loci analyses of heterosis in a maize hybrid between two elite inbred lines. **Genetics**, Baltimore, v. 176, p. 625-644, 2007.

GARDNER, C.O.; HARVEY, R.E.; COMSTOCK, R.E.; ROBINSON, H.F. Dominance of genes controlling quantitative characters in maize. **Agronomy Journal**, Madison, v. 45, p. 186-191, 1953.

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

GROMBACHER, A. W. ; RUSSELL, W. A. ; GUTHRIE, W. D. Effects of recurrent selection in two maize synthetics on agronomic traits of S₁ lines. **Maydica**, Bergamo, v. 34, p. 343-352, 1989.

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

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

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

HOSPITAL, F. Challenges for effective marker-assisted selection in plants. **Genetica**, Dordrecht, DOI 10.1007/s10709-008-9307-1, 2008.

HOULTHAUS, 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, p. 357-370, 1995.

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

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

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

KAO, C.H.; ZENG, Z-B; TEASDALE, R.D. Multiple Interval Mapping for Quantitative Trait Loci. **Genetics**, Baltimore, v. 152, p. 1203-1216, 1999.

KHANDAY, B. A.; THAKUR, R. C. Correlation of yield components in rainfed maize (*Zea mays*). **Indian Journal of Agricultural Science**, New Delhi, v. 60, p. 830-831, 1990.

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

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

KUCHEL, H. R.; FOX, R.; REINHEIMER, J.; MOSIONEK, L.; WILLEY, N.; BARIANA, H.; JEFFERIES, S. The successful application of a marker-assisted wheat breeding strategy. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 20, p. 295-308, 2007.

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

LANZA, L. L. B.; SOUZA JR, C. L.; OTTOBONI, L. M. M.; VIEIRA, M. L. C.; SOUZA, A. P. Genetic distance of inbred lines and prediction of maize single-cross performance using RAPD markers. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 94, n. 8, p. 1023-1030, 1997.

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, 2002.

LIMA, M.D.A.; SOUZA JÚNIOR, C.L.; BENTO, D.A.V.; SOUZA, A.P.; CARLINI-GARCIA, L.A Mapping QTL for grain yield and plant traits in a tropical maize population. **Molecular breeding** : new strategies in plant improvement, Dordrecht, v. 17, p. 227-239. 2006.

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. 230p.

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, 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, p. 494-502, 2003.

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

MACKAY, T. F. C. The genetic architecture of quantitative traits. **Annual Reviews Genetic**, Palo Alto, v. 35, p. 303-339, 2001.

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, p. 1527-1532, 1996.

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, p. 114-122, 2005.

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

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

OBILANA, A. T.; HALLAUER, A. R.; SMITH, O. S. Estimates genetic variability in a maize interpopulation. **The Journal of Heredity**, Baltimore, v. 70. p. 127-132, 1979.

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, p. 926-929, 1997.

QTL cartographer. **QTL cartographer 1.17**. North Carolina, 2008. Disponível em: <<http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/>>. Acesso em: 22 nov. 2008.

QTL Cartographer. **Windows QTL Cartographer 2.5**. North Carolina, 2007. Disponível em <<http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/WQTLCart.htm>>. Acesso em: 22 nov. 2008.

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

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

ROBINSON, H. F.; COMSTOCK, R. E.; HARVEY, P. H. Genotypic and phenotypic correlation in corn and their implications in selection. **Agronomy Journal**, Madison, v. 43, n. 6, p. 282-287, 1951.

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

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

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

SANTOS, M.F.; MORO, G.V.; AGUIAR, A.M.; SOUZA JÚNIOR, C.L. Responses to reciprocal recurrent selection and changes in genetic variability in IG-1 and IG-2 maize populations. **Genetics and molecular biology**, Ribeirão Preto, v. 28, p. 781-788, 2005.

SEARLE, R.S.; CASELLA, G.; MCCULLOCH, C.E. **Variance components.** New York: John Wiley & Sons, 1992. 501p.

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**, Oxford, v. 139, p. 96-106, 2003.

STEEL, R.G.D.; TORRIE, J.H. **Principles and procedures of statistics.** New York: McGraw-Hill Book Company, 1980. Cap. 5, p. 86-121.

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

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

TYAGI, A. P.; POKHARIYAL, G. P.; ODONGO, O. M. Correlation and path coefficient analysis for yield components and maturity traits in maize (*Zea mays* L.) **Maydica**, Bergamo, v. 33, n. 2, p. 109-119, 1988.

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, p. 1310-1319, 1996.

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

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

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

ZENG, Z-B. Precision mapping of quantitative trait loci. **Genetics**, Baltimore, v. 136, p. 1457-1468, 1994.

ZHU, J.; KAEPPPLER, S. M.; LYNCH, J. P. Mapping of QTLs for lateral root branching and length in maize (*Zea mays* L.) under differential phosphorus supply. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 111, n. 4, p. 688-695, 2005.