

Mapeamento de QTL e interação QTL por Ambiente para produção de grãos e seus componentes em milho

Sueme Ueno⁽¹⁾; Cláudio Lopes de Souza Junior⁽²⁾

⁽¹⁾ Doutoranda em Genética e Melhoramento de Plantas; Universidade de São Paulo/Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"; Piracicaba, SP; Bolsista CNPq; sueme@usp.br; ⁽²⁾ Professor titular; USP/ESALQ; clsouza@usp.br.

RESUMO: A produção de grãos na cultura do milho, principal característica de interesse tanto de melhoristas quanto de produtores, é controlada por muitos locos, denominados locos de caracteres quantitativos (QTL). Caracteres quantitativos costumam apresentar intensa interação com o ambiente, dificultando a seleção de genótipos estáveis e de alto desempenho. Considerando a importância do entendimento da herança desses caracteres e de suas relações com os ambientes, os objetivos desse trabalho foram o mapeamento de QTL e o efeito da interação QTL x ambientes para produção de grãos e seus componentes, em uma população de milho utilizando o delineamento III. Quinhentas progênies de retrocruzamento foram avaliadas em seis ambientes. Foram realizadas análises de variância e estimação dos componentes de variância e análises de mapeamento de QTL por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes ou caracteres (mCIM). Os resultados evidenciam elevada variabilidade e influência da condição ambiental na expressão fenotípica de todos os caracteres avaliados. As estimativas de correlação indicam a possibilidade de seleção indireta para produção de grãos por meio de seleção pelo diâmetro da espiga e pela prolificidade. O mapeamento identificou que grande parte dos QTL apresentou interação significativa com o ambiente. Contudo, a presença de QTL estáveis dos componentes de produção pode contribuir para aumentar a eficiência da seleção para produção de grãos via seleção assistida por marcadores moleculares.

Termos de indexação: Delineamento III, mCIM, Interação QTL x ambientes.

INTRODUÇÃO

A produção de grãos é considerada o caráter de maior importância nos programas de melhoramento de milho. Por ser um caráter quantitativo, ou seja,

um caráter controlado por muitos locos, denominados locos de caracteres quantitativos (QTL), a produção de grãos costuma apresentar elevada interação com o ambiente, o que dificulta a seleção de genótipos estáveis e de alto desempenho. A fim de aumentar a eficiência da seleção de genótipos mais produtivos por meio de seleção indireta, diversos estudos foram conduzidos com o objetivo de determinar caracteres que apresentassem maior nível herdabilidade e, portanto, menor interação com o ambiente, e que fossem altamente correlacionados à produtividade de grãos (Falconer & Mackay, 1996). Esses caracteres foram denominados como componentes da produção de grãos e compreendem caracteres como número de espigas por planta ou prolificidade, comprimento e diâmetro da espiga, número de fileiras de grãos na espiga, número de grãos por fileira e peso médio do grão (Jugenheimer, 1976). Nesse contexto, o mapeamento de QTL por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes ou caracteres (mCIM) proposto por Jiang & Zeng (1995) representa uma poderosa metodologia para o estudo da produção de grãos e seus componentes no âmbito do esclarecimento da herança desses caracteres e de suas relações com o ambiente. Tais informações permitem a escolha de estratégias de melhoramento mais eficientes, que maximizem os ganhos de seleção e facilitem a seleção de genótipos mais estáveis.

Diante do exposto, os objetivos desse trabalho foram o mapeamento de QTL para produção de grãos (PG), comprimento de espiga (CE), diâmetro de espiga (DE) e prolificidade (PRO), avaliando o efeito da interação QTL x ambientes nesses caracteres em uma população de milho utilizando o delineamento III.

MATERIAL E MÉTODOS

Material genético e condução dos experimentos

As progênies utilizadas neste estudo foram

obtidas do cruzamento das linhagens endogâmicas L-14-04B e L-08-05F, ambas desenvolvidas pelo Programa de Melhoramento de Milho do Departamento de Genética ESALQ/USP utilizando germoplasma tropical. A partir da autofecundação das plantas F_1 , oriundas do cruzamento L-08-05F X L-14-04B, foi obtida a população F_2 . Com a finalidade de obter um maior número de sementes que possibilitasse a avaliação em diversos ambientes, as plantas F_2 foram autofecundadas originando progênies $F_{2:3}$. Um conjunto de 250 plantas $F_{2:3}$ foi então retrocruzado com cada genitor, gerando as 500 progênies utilizadas para obtenção de dados fenotípicos.

Para avaliação, as 500 progênies foram distribuídas em cinco experimentos do tipo látice simples 10x10 com duas repetições. Cada látice foi composto por 50 progênies $F_{2:3}$ retrocruzadas com cada linhagem genitora, totalizando 100 progênies por látice. Cada conjunto dos cinco experimentos foi avaliado em seis ambientes, considerando ambiente como a combinação de local, época de plantio e ano.

Mapa genético

O mapa genético da população adotado no presente estudo foi obtido por Sibov et al. (2003) utilizando o programa Mapmaker v.30 (Lander et al., 1987; Lincoln et al., 1992). Dos 179 pares de iniciadores microssatélites previamente selecionados por apresentarem polimorfismo e marcas robustas, 140 foram utilizados para a construção do mapa.

Análises estatístico-genéticas

Foram realizadas análises de variância individuais para cada experimento, agrupadas considerando todos os experimentos em cada ambiente e a análise de variância conjunta agrupada, reunindo-se todos os ambientes avaliados, para cada caráter estudado. Todas as análises foram realizadas utilizando o procedimento estatístico PROC GLM do programa SAS versão 9.2 (SAS institute, 2009), considerando todas as fontes de variação aleatórias, exceto linhagens genitoras que foi considerada como efeito fixo.

As estimativas dos componentes de variância foram obtidas pelo método dos momentos utilizando as esperanças matemáticas dos quadrados médios da análise de variância conjunta. As estimativas dos componentes da variância genética, suas interações como ambiente e do grau médio de dominância foram obtidas no modelo genético-estatístico do delineamento III (Comstock & Robinson, 1952). A partir dos coeficientes de variância obtidos, foi estimado também o coeficiente de herdabilidade

entre médias de progênies de meios-irmãos (h_x^2).

Para verificar possíveis associações entre os caracteres analisados, coeficientes de correlação genética aditiva, genética total e fenotípica foram estimados entre produção de grãos e os demais caracteres avaliados.

O mapeamento de QTL foi realizado utilizando-se o programa QTL *Cartographer* versão 1.17 (BASTEN; WEIR; ZENG, 2003), módulo *Jzmapqtl*, a partir das médias ajustadas dos caracteres em cada ambiente de avaliação, para cada retrocruzamento. Foi empregado o método de mapeamento por intervalo composto (CIM) expandido para múltiplos caracteres (mCIM), proposto por Jiang & Zeng (1995). O método da máxima verossimilhança foi utilizado para estimação dos efeitos dos QTL para cada caráter e existência de interação QTL x ambientes. Testes da razão de verossimilhança (TRVs) foram utilizados para verificar a significância desses efeitos. Os intervalos de confiança para as localizações dos QTL mapeados para os RCL08-05F e RCL14-04B foram obtidos de acordo com o critério denominado “one LOD support interval” (Lander & Botstein, 1989).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Foram observadas diferenças altamente significativas entre progênies para todos os caracteres avaliados, indicando que as linhagens genitoras são contrastantes para esses caracteres e que seu cruzamento produziu elevada variabilidade nas progênies. Todas as fontes de variação de interação com ambientes foram significativas exceto a interação entre progênies genitores e ambientes (Progênies x G x A/E) e progênies com ambiente (Progênies x A/E) para o caráter prolificidade, indicando que a maior parte dos caracteres avaliados é intensamente influenciada pela condição ambiental na expressão fenotípica dos caracteres avaliados. Ademais, interação de progênies por linhagens genitoras significativa para todos os caracteres indica que as linhagens genitoras contribuíram de maneira diferenciada para as progênies.

As estimativas da variância e do coeficiente de herdabilidade são importantes na escolha adequada da estratégia de melhoramento, além de possibilitar estimar de ganho de seleção. Nesse sentido, as estimativas do coeficiente de herdabilidade entre médias de progênies de meios-irmãos (h_x^2) foram consideradas altas (**Tabela 1**), variando de 0,59, para prolificidade, até 0,84, para diâmetro de espiga, indicando que grande parte variância fenotípica observada foi devida à variância genética

e que a seleção dos genótipos superiores a partir da seleção fenotípica é eficiente. Quanto às estimativas de variância, estas indicaram que para produção de grãos, apesar da estimativa de variância de dominância ter sido superior à estimativa da variância aditiva, os intervalos de confiança se sobrepueram, indicando que estas não diferiram entre si. Já para os demais caracteres verificou-se superioridade das estimativas de variância aditiva, ratificada pela não ocorrência de sobreposição do intervalo de confiança das mesmas.

As estimativas do grau médio de dominância indicaram presença de efeitos de sobredominância no controle do caráter produção de grãos. Contudo, o desequilíbrio de ligação presente em populações F_2 pode estar causando vieses nas estimativas da variância aditiva e de dominância e, conseqüentemente, na estimativa do grau médio de dominância populações, causando o efeito de pseudo-sobredominância (Comstock & Robinson, 1952). Considerando os outros caracteres, as estimativas do grau médio de dominância indicam dominância parcial para diâmetro de espiga e prolificidade, evidenciando maior importância dos efeitos aditivos no controle dos caracteres. Já a estimativa para comprimento de espiga englobou o valor 1,00, indicando que no seu controle genético os efeitos de dominância foram tão importantes quanto os efeitos aditivos.

Robinson et al. (1955) ressaltaram que a associação entre caracteres apresenta um grande valor prático, visto que a seleção em um caráter, inevitavelmente, poderá provocar modificações em diversos outros caracteres de valor econômico. Nesse sentido, foram constatadas estimativas significativas do coeficiente de correlação genética aditiva (\hat{r}_A) entre produção de grãos e os caracteres, comprimento (0,07) e diâmetro de espigas (0,38), prolificidade (0,36). No melhoramento de plantas de espécies de reprodução sexuada, a seleção é realizada com base no efeito médio dos alelos, isto é, efeito aditivo. Desse modo, os resultados obtidos neste trabalho mostram que é possível seleção indireta para produção de grãos por meio de seleção pelo diâmetro da espiga e pela prolificidade. A seleção indireta por prolificidade é justificada pela facilidade de avaliação, feita visualmente no campo antes do florescimento, possibilitando a seleção de plantas para ambos os sexos.

O mapeamento identificou 26, 20, 17 e 19 QTL para produtividade de grãos, comprimento de espiga, diâmetro de espiga e prolificidade respectivamente. Enquanto a maior parte (20) dos QTL envolvidos com a produção de grãos apresentarem interação significativa com ambiente, os demais caracteres apresentaram 10 (CE), 7 (DE) e 9 (PROL) QTL que interagiram de forma

significativa com ambiente, ou seja, aproximadamente metade dos QTL identificados não foram consistentes em todos os ambientes avaliados. Esses resultados corroboram com os resultados obtidos pela análise de variância que indicou que os caracteres são substancialmente influenciados pelo ambiente. Ademais, a alta proporção de QTL com efeito significativo para a interação com os ambientes dificulta o trabalho de melhoramento, pois indica a falta de estabilidade na expressão dos QTL em diferentes ambientes e a necessidade de direcionar o melhoramento para ambientes específicos, dependendo da expressão diferencial constatada para os QTL.

Tabela 1 - Estimativas das variâncias de progênies ($\hat{\sigma}_p^2$), interação progênies x ambientes ($\hat{\sigma}_{pa}^2$), interação progênies x linhagens genitoras ($\hat{\sigma}_{pg}^2$), interação progênies x linhagens genitoras x ambientes ($\hat{\sigma}_{pga}^2$), erro experimental (σ^2), coeficiente de herdabilidade para médias de progênies de meios irmãos (\hat{h}_x^2), grau médio de dominância (\hat{d}) e intervalos de confiança (IC) correspondentes, relativos a todos os caracteres avaliados.

	PG	DE	CE	PROL
σ_p^2	0,13	0,51	0,10	0,0016
IC	0,10-0,16	0,48-0,52	0,08-0,12	0,001 -0,002
σ_{pa}^2	0,030	0,07	0,011	0,0002
IC	0,02-0,04	0,06-0,10	0,009-0,014	0,0001-0,0003
σ_{pg}^2	0,55	0,37	0,14	0,0019
IC	0,45 - 0,69	0,29-0,49	0,11-0,18	0,0014 -0,0029
σ_{pga}^2	0,029	0,17	0,03	0,0007
IC	0,02-0,03	0,15-0,18	0,02-0,033	0,00067-0,0008
σ_a^2	0,50	2,0231	0,37	0,0064
IC	0,44-0,57	1,83 - 1,25	0,35-0,44	0,005-0,007
σ_d^2	0,55	0,37	0,14	0,0019
IC	0,45-0,69	0,29-0,48	0,11-0,18	0,0014-0,0028
σ^2	1,15	0,019	0,48	0,0251
IC	1,09-1,22	0,018-0,02	0,45-0,51	0,0237-0,0265
\hat{d}	1,48	0,60	0,85	0,77
IC	1,26-1,74	0,51-0,72	0,73-1,00	0,61-0,98
\hat{h}^2	0,70	0,84	0,82	0,60
IC	0,64-0,76	0,81-0,87	0,81-0,85	0,51-0,67

Contudo, o mapeamento também identificou QTL estáveis para todos os caracteres (**Tabela 2**), com proporções das variâncias genéticas e fenotípicas explicadas por cada QTL variando de 0,15% a 13,6%, indicando possibilidade da sua utilização na seleção assistida por marcadores. A maior parte dos QTL estáveis mapeados apresentou

sobredominância, porém esse efeito pode ser explicado pelo modelo utilizado no mapeamento por intervalo composto, que considera apenas um QTL por intervalo. Desse modo, se dois ou mais QTL estiverem presentes no intervalo e estes apresentarem dominância parcial ou completa, o grau médio de dominância determinado pelo método de mapeamento será o de sobredominância.

Apesar do efeito de sobredominância ter sido o mais observado nos QTL estáveis, houve maior concentração de QTL de efeitos aditivos e de dominância parcial nos caracteres diâmetro de espiga e prolificidade, corroborando com os resultados obtidos na análise de variância. Considerando que esses caracteres são altamente correlacionados com produção de grãos, esses QTL poderiam ser utilizados para aumentar a estabilidade da produção de grãos entre os ambientes.

Tabela 2 - Mapeamento de QTL estáveis para produção de grãos (qprod), comprimento da espiga (qce), diâmetro da espiga (qde) e prolificidade (qprol).

QTL ^a	cM	Marca	GD	R _F ² %	R _G ² %
qprod1	73,2	umc1021	DP	0,75	1,07
qprod2	97,5	bnlg0381	SD	1,43	2,04
qprod5a	103,8	bnlg1892	SD	0,72	1,03
qprod5b	115	dupssr10	SD	0,69	0,98
qprod8	33,4	bnlg1352	SD	0,88	1,26
qprod10	144,7	umc1569	SD	1,91	2,72
qce1a	291,5	phi0120	SD	0,17	0,21
qce1b	214,7	bnlg0615	SD	0,12	0,15
qce2	97,5	bnlg0381	SD	2,10	2,57
qce3a	104,2	bnlg1798	A	1,91	2,34
qce3b	174,9	bnlg1754	SD	0,88	1,07
qce4	94,6	dupssr34	SD	1,06	1,30
qce5	55,3	phi0113	SD	0,69	0,85
qce6	128	nc0013	SD	0,93	1,13
qce7	146,3	dupssr13	SD	0,37	0,45
qce10	131	umc1506	D	5,46	6,69
qde3	104,2	bnlg1798	D	1,07	1,27
qde5a	115	dupssr10	A	2,90	3,43
qde5b	138,1	mmc0081	DP	5,18	6,14
qde5c	178,6	umc1524	DP	0,86	1,02
qde8a	33,4	bnlg1352	A	4,07	4,82
qde8b	74,6	bnlg1863	A	5,75	6,81
qde9	43,8	umc1893	A	1,38	1,63

qde10a	107,3	umc2250	A	6,37	7,54
qde10b	123,4	umc1930	DP	4,85	5,74
qde10c	131	umc1506	DP	6,86	8,12
qprol1	160,4	bnlg1598	SD	0,09	0,15
qprol2a	67,8	dupssr27	DP	6,43	10,75
qprol2b	97,5	bnlg0381	A	7,81	13,06
qprol4	94,6	dupssr34	SD	0,52	0,88
qprol5	188,1	umc2216	SD	0,57	0,96
qprol6a	92,5	umc1887	D	1,96	3,28
qprol6b	153,4	umc1520	SD	3,89	6,50
qprol7a	50,2	umc1409	SD	2,56	4,29
qprol7b	127,3	umc1936	DP	3,19	5,33
qprol10	63,3	umc2069	D	1,91	3,20

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

CONCLUSÕES

As estimativas de correlação corroboram com a possibilidade de seleção indireta para produção de grãos por meio de seleção pelo diâmetro da espiga e pela prolificidade.

A substancial interação QTL x ambiente identificada no mapeamento para produção de grãos indica a necessidade de programas de melhoramento direcionados a ambientes específicos.

O maior número de QTL estáveis para os componentes da produção que para produção de grãos, pode contribuir para aumentar a eficiência da seleção de genótipos com maior estabilidade.

REFERÊNCIAS

- Falconer, D.S.; Mackay, T.F.C. **Introduction to quantitative genetics**. 4 ed. Edinburgh : Longman Group Limited, 1996. 464p.
- 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.
- Lander, E. S.; Green, P.; Abrahamson, J.; Barlow, A.; Daly, M.; Lincoln, S.; Newburg, L. Mapmaker: an interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural

populations. **Genomics**, San Diego, v.1, n.2, p. 174-181, 1987.

LINCOLN, S. E.; DALY, M.; LANDER, E. S. **Constructing genetic maps with MAPMAKER/EXP 3.0**, 3rd ed. Cambridge, Whitehead Institute for Biometrical Research, 1992. 230p.

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

Sibov, T. S.; 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**, v. 139, p. 96- 106, 2003.



XXXI CONGRESSO NACIONAL DE MILHO E SORGO

"Milho e Sorgo: inovações,
mercados e segurança alimentar"
