

**AVALIAÇÃO DE LINHAGENS RECOMBINADAS DE MAMOEIRO VIA
FENOTIPAGEM DIGITAL E IDENTIFICAÇÃO DE QTL PARA AS
PRINCIPAIS CARACTERÍSTICAS AGRONÔMICAS**

ALINNE OLIVEIRA NUNES AZEVEDO

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE
DARCY RIBEIRO – UENF**

**CAMPOS DOS GOYTACAZES - RJ
MARÇO – 2019**

**AVALIAÇÃO DE LINHAGENS RECOMBINADAS DE MAMOEIRO VIA
FENOTIPAGEM DIGITAL E IDENTIFICAÇÃO DE QTL PARA AS
PRINCIPAIS CARACTERÍSTICAS AGRONÔMICAS**

ALINNE OLIVEIRA NUNES AZEVEDO

“Tese apresentada ao Centro de Ciências e
Tecnologias Agropecuárias da Universidade
Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro,
como parte das exigências para obtenção do
título de Doutora em Genética e Melhoramento
de Plantas.”

Orientador: Prof. Messias Gonzaga Pereira

**CAMPOS DOS GOYTACAZES - RJ
MARÇO - 2019**

FICHA CATALOGRÁFICA

UENF - Bibliotecas

Elaborada com os dados fornecidos pela autora.

A994

Azevedo, Alinne Oliveira Nunes.

AVALIAÇÃO DE LINHAGENS RECOMBINADAS DE MAMOEIRO VIA FENOTIPAGEM DIGITAL E IDENTIFICAÇÃO DE QTL PARA AS PRINCIPAIS CARACTERÍSTICAS AGRONÔMICAS / Alinne Oliveira Nunes Azevedo. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2019.

121 f. : il.

Bibliografia: 74 - 89.

Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias, 2019.

Orientador: Messias Gonzaga Pereira.

1. Carica papaya. 2. Índice de seleção. 3. Correlações simples. 4. Identificação de QTLs. I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD - 631.5233


AVALIAÇÃO DE LINHAGENS RECOMBINADAS DE MAMOEIRO VIA
FENOTIPAGEM DIGITAL E IDENTIFICAÇÃO DE QTL PARA AS
PRINCIPAIS CARACTERÍSTICAS AGRONÔMICAS

ALINNE OLIVEIRA NUNES AZEVEDO

Tese apresentada ao Centro de Ciências e
Tecnologias Agropecuárias da Universidade
Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro,
como parte das exigências para obtenção do
título de Doutora em Genética e Melhoramento
de Plantas.

Aprovada em 21 de março de 2019

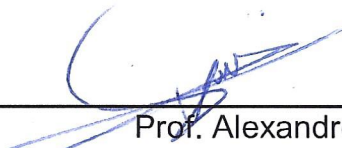
Comissão Examinadora:




Prof. Pedro Corrêa Damasceno Junior (D.Sc., Genética e Melhoramento de
Plantas) - UFRRJ



Prof.ª. Helaine Christine Cancela Ramos (D.Sc. Genética e Melhoramento de
Plantas) - UENF



Prof. Alexandre Pio Viana (D.Sc., Produção Vegetal) - UENF



Prof. Messias Gonzaga Pereira (Ph. D. Plant Breeding) - UENF
(Orientador)

DEDICATÓRIA

A Deus.

Aos meus pais, meus pilares, meus exemplos, amo vocês.

Ao meu marido Carlos Diego, por toda ajuda, incentivo, força e amor.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, que esteve sempre ao meu lado, me guiando e ajudando em todos os momentos, me sustentando quando faltaram forças para continuar, e colocando em meu caminho anjos que tornaram a caminhada mais suave e alegre;

À Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro e ao programa de Genética e melhoramento de plantas da UENF, pela oportunidade de realizar o curso de doutorado, bem como minha pesquisa, com todo o apoio possível;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa e apoio financeiro ao projeto de Pesquisa – Código de Financiamento 001;

Ao meu orientador, Messias Gonzaga Pereira, por acreditar e confiar em mim, encorajando-me em todos os momentos, por estar sempre disponível e pela troca de experiência e aprendizado;

Ao meu marido Carlos Diego, que sempre me apoiou e incentivou que esteve ao meu lado em todos os momentos, com seu amor incondicional, carinho, atenção e, até mesmo, com seus ouvidos para me escutar reclamar quando as coisas não saíam como eu gostaria;

Aos meus pais, Angela e Edson, por acreditarem nos meus sonhos e me ajudarem a trilhar esse caminho, por me darem força e incentivo sempre, por todos os ensinamentos de vida, meus exemplos de determinação;

À professora Helaine Christine Cancela Ramos, pela ajuda, atenção e ensinamentos durante o desenvolvimento dessa pesquisa;

À Caliman Agrícola S. A, pelo suporte dado à realização dessa pesquisa, em especial ao engenheiro agrônomo, Geraldo Antônio Ferreguetti e ao funcionário Ailton Benfica Sincora, pela atenção e disponibilidade;

À Dr^a Tathianne por dividir comigo seus conhecimentos, por estar sempre ao meu lado me ajudando em todas as etapas do trabalho, me incentivando sempre com seu jeito doce e otimista de ser e por se tornar uma grande amiga;

Às minhas queridas amigas Fernanda, Marcela, Andréa, Eileen e Daniele, por todo apoio, incentivo e companheirismo de sempre. Aos amigos Júlio, Renato, Diego, Nádia e Tathi por toda ajuda nos experimentos, por todo apoio, por todos os nossos momentos de descontração, risadas, e por tornarem nossas cansativas viagens de trabalho sempre muito divertidas;

A todos da minha família, que sempre me apoiaram e, de algum modo, contribuíram para minha formação;

Às minhas amigas da igreja que sempre oraram e torceram por mim;

E a todos que acreditaram, comigo, que esse sonho se tornaria realidade.

SUMÁRIO

RESUMO	xii
ABSTRACT	xiv
1. INTRODUÇÃO	1
2. OBJETIVOS	4
3. CAPÍTULOS	6
3.1. AVALIAÇÃO E SELEÇÃO DE LINHAGENS F ₄ DE MAMOEIRO VIA MODELOS MISTOS	6
3.1.1. INTRODUÇÃO	6
3.1.2. REVISÃO	7
3.1.2.1. Aspectos gerais da cultura do mamoeiro.....	7
3.1.2.2. Melhoramento Genético do mamoeiro no Brasil.....	10
3.1.2.3. Cultivares e Híbridos Comerciais.....	12
3.1.2.4. Seleção de genótipos superiores.....	13
3.1.2.5. Modelos mistos.....	14
3.1.3. MATERIAL E MÉTODOS.....	16
3.1.3.1. Material Vegetal.....	16
3.1.3.2. Área experimental.....	19
3.1.3.3. Delineamento e condições experimentais	19
3.1.3.4. Características avaliadas.....	19
3.1.3.5. Análises estatísticas	20
3.1.3.5.1. Componentes de variância (REML individual).....	21

3.1.3.5.2.	Índice de seleção.....	21
3.1.3.5.3.	Coeficiente de Coincidência.....	22
3.1.3.5.4.	Análise de Divergência Genética e Agrupamento.....	23
3.1.4.	RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	23
3.1.4.1.	Componentes de variância (REML individual).....	23
3.1.4.2.	Seleção de genótipos superiores.....	27
3.1.4.3.	Divergência Genética.....	36
3.1.5.	CONCLUSÃO.....	39
3.2.	MAPEAMENTO GENÉTICO DE QTL PARA CARACTERÍSTICAS DE INTERESSE AGRONÔMICO EM MAMOEIRO.....	40
3.2.1.	INTRODUÇÃO.....	40
3.2.2.	REVISÃO.....	41
3.2.2.1.	Mapeamento Genético.....	41
3.2.2.2.	Identificação de QTL.....	43
3.2.2.3.	Mapeamento genético e identificação de QTL em mamoeiro.....	45
3.2.2.4.	Correlações entre as características.....	46
3.2.3.	MATERIAL E MÉTODOS.....	48
3.2.3.1.	Obtenção de linhagens.....	48
3.2.3.2.	Condução do experimento.....	48
3.2.3.3.	Obtenção dos dados fenotípicos.....	51
3.2.3.4.	Correlações genotípicas simples.....	51
3.2.3.5.	Mapeamento de QTL.....	51
3.2.4.	RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	53
3.2.4.1.	Dados fenotípicos.....	53
3.2.4.2.	Correlações Genotípicas Simples.....	57
3.2.4.3.	Identificação de QTL para todas as características avaliadas.....	60
3.2.4.4.	Identificação de QTL para as características de maior interesse agrônomo na cultura do mamoeiro.....	65
3.2.5.	CONCLUSÃO.....	73
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	74
	APÊNDICE.....	90

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1 - AVALIAÇÃO E SELEÇÃO DE LINHAGENS F4 DE MAMOEIRO VIA MODELOS MISTOS

Tabela 1 - Estimativa dos parâmetros genéticos para 16 características agronômicas e de qualidade de fruto em mamoeiro, avaliadas em plantas individuais via modelos mistos, em Linhares - ES, 2016.....	25
Tabela 2 - Estimativas dos ganhos preditos percentuais, para os índices de seleção Mulamba e Mock, Smith e Hazel, Pesek e Beker, Willians e o índice proposto por Silva et al (2008), para as características agronômicas e de qualidade de fruto das linhagens padrão Solo.....	28
Tabela 3 - Coeficientes de coincidência de 15 linhagens selecionadas do grupo solo com base em diferentes índices de seleção utilizando peso atribuído, para seleção simultânea de 16 características.....	29
Tabela 4 - Estimativas dos ganhos preditos percentuais, para os índices de seleção Mulamba e Mock, Smith e Hazel, Pesek e Beker, Willians, IFP e IGP para as características agronômicas e de qualidade de fruto das linhagens padrão Formosa.....	31
Tabela 5 - Coeficientes de coincidência de 15 linhagens selecionadas do grupo formosa com base em diferentes índices de seleção utilizando peso atribuído, para seleção simultânea de 16 características.....	32

Tabela 6 - Média geral (Xo) média das linhagens selecionadas dos grupos solo e formosa (Xs) e ganho percentual (G%) para cada característica avaliada, ranqueadas pelo índice IGP utilizando peso atribuído.....	34
Tabela 7 - Médias das linhagens selecionadas pelo índice IG2 para as principais características agronômicas do mamoeiro.....	35
Tabela 8 - Média das características principais para cada grupo.....	38
 CAPÍTULO 2 - MAPEAMENTO GENÉTICO DE QTL PARA CARACTERÍSTICAS DE INTERESSE AGRONÔMICO EM MAMOEIRO 	
Tabela 1 - Médias de plantas F4 (População de Sekati X JS12), parentais e F1.....	54
Tabela 2 - Coeficientes de correlação genotípica entre as características agronômicas e de qualidade de fruto avaliadas em 130 linhagens F4 em Linhares - ES.....	59
Tabela 3 - Número de QTLs encontrados para cada característica avaliada, porcentagem total da variação explicada, ação gênica predominante parental que mais contribuiu para o aumento da média.....	62

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1 - AVALIAÇÃO E SELEÇÃO DE LINHAGENS F4 DE MAMOEIRO VIA MODELOS MISTOS

- Figura 1-** Fluxograma das etapas do programa de melhoramento genético de mamoeiro da UENF e obtenção das progênies F₄ (Poltronieri, 2018)..... 18
- Figura 2** - Aspecto visual de frutos de Maradol em cada estágio de maturação. G – fruto verde sem nenhuma faixa amarela, 1: fruto verde com faixa amarela clara; 2: fruto verde com faixa amarela bem definida; 3: uma ou mais listras cor de laranja no fruto; 4: fruto claramente de cor laranja com algumas áreas verdes claras; 5: fruto de cor laranja; 6: cor do fruto semelhante ao estágio 5, porém mais intensa..... 20
- Figura 3-** Dendograma de dissimilaridade genética entre 130 genótipos de uma população F4 de mamoeiro obtido pelo método UPGMA utilizando a distância euclidiana média para análise de 16 características morfoagronômicas (CCC=0.70)..... 36

CAPÍTULO 2 - MAPEAMENTO GENÉTICO DE QTL PARA CARACTERÍSTICAS DE INTERESSE AGRONÔMICO EM MAMOEIRO

- Figura 1** - Fluxograma das etapas do programa de melhoramento genético de mamoeiro da UENF e obtenção das progênies F₄ (Poltronieri, 2018)..... 50

Figura 2 -.Histogramas de 8 características morfoagronômicas avaliadas em uma população F ₄ com 97 genótipos obtidos pelo cruzamento entre Sekati e JS-12. Os dados apresentados indicam as médias fenotípicas dos respectivos genótipos.....	55
Figura 3 - Histogramas de 8 características de qualidade de fruto avaliadas em uma população F ₄ com 97 genótipos obtidos pelo cruzamento entre Sekati e JS-12. Os dados apresentados indicam as médias fenotípicas dos respectivos genótipos.....	56
Figura 4 - Mapa de ligação contendo os marcadores associados aos 176 QTL ao longo dos 10 grupos de ligação em uma população F ₄ com 97 genótipos obtidos pelo cruzamento entre Sekati e JS-12.....	61
Figura 5 - Análise dos picos nos grupos de ligação de mapa genético do mamoeiro (cruzamento Sekati x JS-12), indicando quinze QTLs para firmeza do fruto (FF). O eixo vertical representa o valor de LOD score. A linha pontilhada horizontal marca o limiar (T), acima da qual (LOD score superior a 2.0) define QTL. Os números no eixo horizontal representam o grupo de ligação em que cada QTL foi identificado.....	65
Figura 6 - Localização no mapa genético de mamoeiro das regiões onde se encontrou: quinze QTLs para firmeza do fruto (FF). A linha vermelha indica a posição do QTL ligado. A linha horizontal indica a localização em centiMorgans (cM) do referido QTL. A linha vertical indica a que grupo de ligação o QTL pertence.	66
Figura 7 – Análise dos picos nos grupos de ligação de mapa genético do mamoeiro (cruzamento Sekati x JS-12), indicando seis QTLs para firmeza da polpa (FP). O eixo vertical representa o valor de LOD score. A linha pontilhada horizontal marca o limiar (T), acima da qual (LOD score superior a 2.0) define QTL. Os números no eixo horizontal representam o grupo de ligação em que cada QTL foi identificado	67
Figura 8 - Localização no mapa genético de mamoeiro das regiões onde se encontrou: seis QTLs para firmeza da polpa (FP). A linha vermelha indica a posição do QTL ligado. A linha horizontal indica a localização em centiMorgans (cM) do referido QTL. A linha vertical indica a que grupo de ligação o QTL pertence.....	67

Figura 9 – Análise dos picos nos grupos de ligação de mapa genético do mamoeiro (cruzamento Sekati x JS-12), indicando catorze QTLs para teor de sólidos solúveis (TSS). O eixo vertical representa o valor de LOD score. A linha pontilhada horizontal marca o limiar (T), acima da qual (LOD score superior a 2.0) define QTL. Os números no eixo horizontal representam o grupo de ligação em que cada QTL foi identificado.....	68
Figura 10 - Localização no mapa genético de mamoeiro das regiões onde se encontrou: catorze QTLs para teor de sólidos solúveis (TSS). A linha vermelha indica a posição do QTL ligado. A linha horizontal indica a localização em centiMorgans (cM) do referido QTL. A linha vertical indica a que grupo de ligação o QTL pertence.....	69
Figura 11 – Análise dos picos nos grupos de ligação de mapa genético do mamoeiro (cruzamento Sekati x JS-12), indicando oito QTLs para produção (PROD). O eixo vertical representa o valor de LOD score. A linha pontilhada horizontal marca o limiar (T), acima da qual (LOD score superior a 2.0) define QTL. Os números no eixo horizontal representam o grupo de ligação em que cada QTL foi identificado.....	70
Figura 12 - Localização no mapa genético de mamoeiro das regiões onde se encontrou: oito QTLs para produção (PROD). A linha vermelha indica a posição do QTL ligado. A linha horizontal indica a localização em centiMorgans (cM) do referido QTL. A linha vertical indica a que grupo de ligação o QTL pertence.....	70
Figura 13 - Mapa de ligação contendo os marcadores associados aos 43 QTL associados às características FF, FP, TSS e PROD ao longo dos 10 grupos de ligação em uma população F ₄ com 97 genótipos obtidos do cruzamento entre Sekati e JS-12.....	72

RESUMO

AZEVEDO, Alinne Oliveira Nunes; DSc.; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro; Março, 2019; Avaliação de linhagens recombinadas de mamoeiro via fenotipagem digital e identificação de QTL para as principais características agrônômicas; Orientador: Messias Gonzaga Pereira; Conselheiros: Helaine Christine Cancela Ramos e Alexandre Pio Viana

No Brasil, apesar do vasto cultivo do mamoeiro (*Carica papaya*) e da sua importância econômica, existe a necessidade de se desenvolver mais cultivares que atendam melhor as exigências do mercado interno e externo. Esta tese é parte do programa de melhoramento genético do mamoeiro liderado pela UENF em parceria com a empresa Caliman Agrícola S/A. Os objetivos deste estudo foram: identificar linhagens de mamoeiro com desempenho superior às cultivares disponíveis no mercado e identificar QTLs associados a características de interesse agrônômico. Para tanto, foram avaliadas linhagens de população F₄, derivada do cruzamento entre os genótipos Sekati e JS-12. O primeiro capítulo contempla a identificação de genótipos com características agrônômicas e de qualidade de fruto superiores, bem como, estudo de diversidade genética entre as linhagens e estudo de correlações entre as características avaliadas. Os resultados da análise dos parâmetros genéticos indicaram que as linhagens avaliadas dispõem de variabilidade genética para as características consideradas. A seleção de plantas deve ser realizada, prioritariamente, com base na média das famílias e no índice genotípico padronizado (IGP). A análise de dissimilaridade genética resultou em 15

grupos que subdividiram os genótipos pelo peso médio do fruto no grupo do tipo solo ou formosa. O grupo 10 formado pelo genótipo 2 se destacou para as principais características de interesse da cultura, sendo um potencial genitor para cultivares ou híbridos do tipo solo. Para o grupo formosa destacaram-se os genótipos 26 e 39. No segundo capítulo objetivou-se identificar locos relacionados às características quantitativas (QTL) para as características agronômicas e de qualidade de fruto, por meio de marcadores SNP's (single nucleotide polymorphisms). A análise de QTL foi realizada pela associação dos dados do mapa de ligação com os conjuntos de dados fenotípicos obtidos a partir da avaliação de 97 linhagens F₄. Foram identificados ao todo 176 QTL, sendo a característica número de frutos deformados a detentora de mais QTL, com 16 QTL nos grupos de ligação 1, 4, 5, 6, 7, 8 e 9. A característica diâmetro do fruto foi a detentora de menos QTL, com apenas 5 QTL, presentes no grupo de ligação 1, 6, 8, 9 e 10. A variação fenotípica total explicada pelos QTL foi de 95,39% para altura da planta, 91,20% para altura de inserção do primeiro fruto, 87,53% para diâmetro do caule, 87,14% para número de frutos comerciais, 77,66% para número de frutos deformados, 95,93% para número de nós sem fruto, 93,52% para peso médio do fruto, 71,01% para estágio de maturação do fruto, 84,32% para estágio de maturação da polpa, 94,10% para firmeza do fruto, 51,62% para firmeza da polpa, 97,02% para espessura da polpa, 44,41% para diâmetro do fruto, 87,18% para comprimento do fruto e 71,55% para produção por planta. Considerando a variação explicada por cada QTL foi possível perceber uma variação de 1,01% a 36,68%, ou seja, foram identificados QTL de grande, médio e pequeno efeito. Os QTL de maior efeito são candidatos para o desenvolvimento de ferramentas de seleção assistida em programas de melhoramento do mamoeiro.

Palavras-chave: *Carica papaya*; índice de seleção; correlações simples; identificação de QTLs

ABSTRACT

AZEVEDO, Alinne Oliveira Nunes; DSc.; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro; March, 2019 Evaluation of papaya recombinant imbreed lines via digital phenotyping and identification of QTL for the main agronomic characteristics. Advisor: Messias Gonzaga Pereira; Counselors: Helaine Christine Cancela Ramos e Alexandre Pio Viana.

In Brazil, despite the extensive cultivation of papaya (*Carica papaya*) and its economic importance, there is still a need to develop more cultivars that better meet the requirements of domestic and foreign markets. This Thesis is part of Papaya Breeding Program led by UENF in association with Caliman Agrícola S/A. The goals of this thesis were the development and the identification of papaya lineages with superior performance than cultivars available on market and the identification of QTLs associated to characteristics of agronomic interest. Thus, lineages from a population in F₄, derived from the crossing of genotypes Sekati and JS-12, were evaluated. The first chapter contemplates the identification of genotypes with superior agronomic and fruit quality characteristics, as well as a study of genetic diversity among the lineages and a study of correlations among the evaluated characteristics. The results of the analysis of genetic parameters indicated that the lineages evaluated have genetic variability for the characteristics under consideration. The selection of plants should be performed primarily based on the average of the families and the Genotypic Standardized Index (GSI). The analysis of genetic dissimilarity resulted in 15 groups that subdivided the genotypes by the

average weight of the fruit in groups of the Solo or Formosa type. The group 10 formed by genotype 2 stood out for the main characteristics of agronomic interest, therefore is a potential genitor for cultivars or hybrids of the soil type. For the formosa group the genotypes 26 and 39 were highlighted. The second chapter aimed to identify quantitative trait loci (QTL) for the agronomic and fruit quality characteristics, through single nucleotide polymorphisms (SNPs). The QTL analysis was performed by associating the linkage map with the phenotypic datasets obtained from the evaluation of 97 lines in F4. A total of 176 QTLs were identified, wherein the characteristic of number of deformed fruits held more QTLs, with 16 QTLs in the linkage groups 1, 4, 5, 6, 7, 8 and 9. The characteristic diameter of the fruit was the holder of fewer QTLs, with only 5 QTLs present in the linkage group 1, 6, 8, 9 and 10. The total phenotypic variation explained by QTLs was 95.39% for AP, 91.20% for AIPF, 87.53% for DC, 87.14% for NFC, 77.66% for NFD, 95.93% for NNSF, 93.52% for FF, 71.01% for FME, 84.32% for EMP, 94.10% for FF, 51.62% for FP, 97.02% for EP, 44.41% for DF, 87.18% for CF and 71.55% for PROD. Considering the variation explained by each QTL, it was possible to perceive a variation of 1.01% to 36.68%, in other words, QTLs of large, medium and small effects were identified. The most successful QTLs are candidates for the development of assisted selection tools in papaya breeding programs.

Keywords: *Carica papaya*; selection index; simple correlation; QTLs identification.

1. INTRODUÇÃO

O mamoeiro (*Carica papaya* L.) é a única espécie do gênero *Carica*, que pertence à família Caricaceae, que por sua vez é composta por 35 espécies distribuídas em seis gêneros. Entretanto *Carica papaya* L vem a ser a única espécie do gênero a ter importância comercial (Badillo, 1971) por apresentar frutos de polpa macia, rica em açúcares solúveis e sabor agradável.

Uma das razões do sucesso do cultivo do mamoeiro no Brasil é o uso de variedades melhoradas. Em programas de melhoramento genético, várias características são avaliadas em várias regiões, a fim de indicar novos genótipos para determinada região. Isso torna o melhoramento da espécie bastante oneroso, pois a avaliação de muitas características exige tempo, mão de obra e recursos financeiros (Cargnelutti Filho et al., 2010).

A firmeza da polpa e o teor de sólidos solúveis são as principais características na avaliação dos frutos por serem indicadores de qualidade, sendo os altos valores de firmeza fundamentais para aumentar a vida útil dos frutos e facilitar o transporte, pois proporciona maior resistência física, mantendo a qualidade dos frutos. Já a incidência de deformações no fruto e reversão floral é indesejável por culminar na redução da produtividade da lavoura. Estudos têm evidenciado a existência de um grande número de genes envolvidos na expressão de tais características, o que indica herança complexa ou quantitativa, e com grande influência dos fatores ambientais (Cattaneo, 2001; Damasceno Júnior, 2008).

Com o advento dos marcadores moleculares, surgiu a possibilidade da realização de estudos genéticos minimizando os efeitos ambientais. No melhoramento, eles podem ser aplicados em programas de seleção assistida e desenvolvimento de mapas genéticos, que por sua vez é uma das aplicações de maior impacto dessa tecnologia (Carneiro e Vieira, 2002).

O avanço das pesquisas nos últimos anos possibilitou a obtenção de mapas genéticos saturados e, por conseguinte, a sua utilização no mapeamento de regiões genômicas associadas a características de herança quantitativa, ou QTL (Quantitative Trait Loci), constituindo assim, em uma importante aplicação dos mapas genéticos construídos com base em marcadores moleculares (Oliveira, 2006).

O mapeamento de QTL consiste na estimativa do número, posição no genoma, efeitos genéticos, interações QTL x ambientes e epistáticas (QTL x QTL) dos locos que controlam caracteres quantitativos (Doerge, 2002). As informações geradas pelo mapeamento podem ser utilizadas tanto para aumentar o conhecimento sobre a herança genética dos caracteres, quanto para identificar marcadores moleculares que possam ser utilizados em programas de seleção assistida. Essa talvez seja uma das grandes aplicações do mapeamento de QTL, aumentando substancialmente a eficiência da resposta à seleção em programas de melhoramento.

Existem muitos trabalhos recentes relatando o sucesso na utilização de informações de mapas genéticos para identificação de QTL, e sua aplicação em programas de melhoramento genético em algumas culturas como feijão (Torga et al., 2010), arroz (Wang et al., 2013), trigo (Cui et al., 2014), milho (Zhao et al., 2016; Giraud et al., 2017), tomate (Illa-Berenguer et al., 2015) e maracujá (Pereira et al., 2017). Porém ainda são poucos os estudos de mapeamento de QTL, especificamente com a cultura do mamão.

Visando incrementar as informações sobre genótipos, o presente trabalho foi dividido em dois capítulos. O primeiro teve por objetivo avaliar 130 indivíduos de uma população F_4 , proveniente do cruzamento entre os genitores Sekati e JS-12 quanto às características agronômicas e de qualidade de fruto, a fim de selecionar indivíduos como potenciais genitores. O segundo capítulo teve como objetivo identificar QTLs no mapa genético do mamoeiro associados às características avaliadas na população F_4 , visando o desenvolvimento de ferramentas que

possibilitem, no futuro, a aplicação da seleção assistida por marcadores (SAM) nos programas de melhoramento genético do mamoeiro.

2. OBJETIVOS

1.1. Objetivo geral

Avaliar 130 indivíduos de uma população F_4 , proveniente do cruzamento entre os genitores Sekati e JS-12 quanto às características agronômicas e de qualidade de fruto, a fim de selecionar indivíduos como potenciais genitores, e identificar QTLs no mapa genético do mamoeiro associados às características avaliadas na população F_4 .

1.2. Objetivos Específicos

- Avaliar linhagens F_4 em um ensaio de competição com auxílio da fenotipagem digital;
- Estimar parâmetros genéticos e obter valores genéticos para as características agronômicas em progênies F_4 por meio do procedimento REML/BLUP;
- Selecionar indivíduos superiores quanto às principais características de interesse agrônômico em uma população F_4 , utilizando modelagem mista;
- Estimar a correlação entre as variáveis de importância agrônômica e qualidade do fruto;

- Identificar regiões genômicas que controlam as características de importância agrônômica e qualidade do fruto na população F_4 , por meio de dados fenotípicos e de mapeamento genético;
- Identificar a ação gênica presente em cada QTL, bem como determinar a contribuição dos parentais sobre cada característica avaliada.

3. CAPÍTULOS

3.1. AVALIAÇÃO E SELEÇÃO DE LINHAGENS F₄ DE MAMOEIRO VIA MODELOS MISTOS

3.1.1. INTRODUÇÃO

O Brasil é o segundo maior produtor e exportador de mamão no mundo, com uma produção anual de aproximadamente 1 milhão de toneladas de frutos, o que corresponde a 8,12% da produção mundial (FAOSTAT, 2017). O Estado do Espírito Santo é o principal produtor e exportador de mamão do Brasil, com uma área plantada de 6.118 hectares e produção de 311.150 toneladas em 2017 (IBGE, 2017), concentrando a produção na Região Norte do Estado.

Em 2017, o Brasil exportou 26,48 mil toneladas de mamão entre janeiro e julho, volume 21% maior em comparação com o mesmo período do ano de 2016, gerando uma receita de US\$ 27,25 milhões conforme a Secretaria de Comércio Exterior (Secex) (Barbieri, 2017).

Desde o lançamento dos primeiros híbridos nacionais de mamão, o programa de melhoramento do mamoeiro da UENF/CALIMAN vem desenvolvendo cada vez mais cultivares e disponibilizando aos agricultores, aumentando a variabilidade genética da cultura. Atualmente estão disponíveis 54 registros de

cultivares de mamão junto ao Registro Nacional de Cultivares – RNC, dos quais 21 híbridos foram desenvolvidos pelo programa de melhoramento da UENF (Pereira et al., 2018).

A variabilidade genética é crucial para obtenção de genótipos superiores, os quais apresentam um bom desempenho para diversas características de importância agrônômica. Uma boa estratégia para identificar esses genótipos é o uso da metodologia do índice de seleção proposta por Smith (1936) e Hazel (1943), que tem como finalidade a melhoria de várias características simultaneamente.

Geralmente, os índices de seleção são construídos a partir de estimativas de parâmetros genéticos e médias fenotípicas obtidas pelo método de análise de variância (Pedrozo et al., 2009). No entanto, uma alternativa a ser empregada na construção de índices e, que pode resultar em um processo de seleção mais acurado, é o emprego de componentes de variância estimados por máxima verossimilhança restrita (REML) e valores genéticos ou genotípicos preditos pelo melhor preditor linear não VIESADO (BLUP) (Resende, 2002).

Nesse contexto, o presente trabalho teve como objetivos: estimar os parâmetros genéticos via modelos mistos para uma população segregante de mamoeiro na geração F_4 ; identificar o índice de seleção mais eficiente para selecionar as melhores linhagens, estimar a diversidade genética entre os genótipos de uma população segregante de mamoeiro na geração F_4 , através da avaliação de características agrônômicas e de qualidade de frutos.

3.1.2. REVISÃO

3.1.2.1. Aspectos gerais da cultura do mamoeiro

O mamoeiro (*Carica papaya* L.) é uma das fruteiras mais comuns e importantes dos países da América Tropical. O Brasil está em segundo lugar no ranking dos maiores produtores mundiais de mamão, ficando atrás somente da Índia (FAOSTAT, 2017). Quanto ao rendimento médio da produção nacional de frutos, os principais produtores são os estados do Espírito Santo (50.858 kg/ha),

Rio Grande do Norte (46.747 kg/ha), Ceará (44.381 kg/ha), São Paulo (42.460 kg/ha) e Bahia (40.809 kg/ha) em 2017 (IBGE, 2017).

O Estado do Espírito Santo no ano de 2017 foi o maior exportador de frutos de mamão do Brasil (Barbieri, 2017). Neste estado estão localizadas as maiores empresas produtoras e exportadoras de mamão, que exportam tanto para os Estados Unidos, quanto para a Europa (Ruggiero et al., 2003; Prates, 2005), uma delas é a CALIMAN AGRICOLA, que tem parceria com a UENF para desenvolver trabalhos de melhoramento desta cultura. Os principais municípios produtores do estado são Linhares, Sooretama e Pinheiros, que apresentam um elevado nível em infraestrutura comercial e qualidade do produto (Serrano e Cattaneo, 2010).

Em 2017, o mamão foi a segunda fruta mais vendida no Brasil, ficando atrás somente da laranja (Bosqueiro, 2018). Isso é consequência do grande aproveitamento dos frutos, que são consumidos maduros, ao natural ou com açúcar, e verdes, em doces ou para extração de papaína e pectina. Na indústria, utiliza-se o fruto maduro para a conservação da polpa. Outros produtos são feitos à base de mamão, como o purê de mamão, mamão cristalizado, saladas de frutas tropicais, geleias, confeitados, gelatina, coquetéis e aperitivos (Manica, 1982). Além disso, o mamão tem diversas características nutricionais, sendo fonte de vitamina A, cálcio e energia, auxiliando no processo digestivo (Souza et al., 2005).

O centro de origem de *Carica papaya* L. é discutido há muitos anos, pois a maioria dos membros do gênero *Carica* (reabilitados dentro do gênero *Vasconcella*) ocorre ao longo da cordilheira dos Andes, desde o Sul da Bolívia e Peru até a Venezuela, em uma área que forma o centro primário de diversidade do gênero (Aradhya et al., 1999).

De acordo com a hipótese de Candolle (1908), a mais antiga, o mamoeiro teria se originado de um ancestral de frutos pequenos na América Central, sendo este, então, seu centro de origem e domesticação. Embora haja opiniões divergentes quanto à origem de *C. papaya* na América Tropical, é mais provável que esta espécie tenha se originado nas terras baixas da América Central Oriental, do México ao Panamá (NAKASONE e PAULL, 1998).

O mamoeiro (*Carica papaya* L.) é uma planta herbácea, nativa da América tropical pertence à classe Dicotiledônea, subclasse Archiclamydeae, ordem Violales, família Caricaceae (Badillo, 1971). No tocante as suas características botânicas, o mamoeiro apresenta um sistema radicular pivotante, com a raiz

principal bastante desenvolvida, caule cilíndrico, variando entre 10 cm a 30 cm de diâmetro, herbáceo e ereto. Suas folhas são grandes, com longos pecíolos fistulosos (Dantas e Neto, 2000).

As flores do mamoeiro podem ser divididas, basicamente, em três tipos bem diferenciados: flor hermafrodita, que caracteriza as plantas hermafroditas; flor estaminada, que caracteriza plantas masculinas; e flor pistilada, que caracteriza uma planta feminina típica (Medina et al., 1994). Além dos diferentes tipos florais apresentados pelo mamoeiro, outro fato importante é a reversão sexual das flores. As flores hermafroditas destacam-se como o tipo floral mais vulnerável à reversão (Damasceno Junior, 2008).

O fruto do mamoeiro é uma baga de forma variável de acordo com o tipo de flor, podendo ser arredondado, oblongo, alongado, cilíndrico e piriforme. A polpa pode ter de 2,5 a 5,0 cm de espessura e a coloração dela pode variar de amarela a vermelha, pode atingir 50 cm de comprimento e pesar até mais de 1 quilo. As sementes são pequenas, arredondadas, rugosas e recobertas por uma camada mucilaginosa, apresentando coloração de acordo com a variedade (Dantas et al., 2002).

As cultivares de mamoeiro em muitas partes do mundo são do tipo dióico (Arkle Junior e Nakasone, 1984), sendo os frutos femininos aproveitados para o consumo da fruta fresca ou para extração da enzima papaína. No Brasil, os frutos piriformes produzidos pelas plantas hermafroditas são preferidos sobre os frutos esféricos produzidos pelas plantas femininas, destinando-se aos mercados interno e externo. Contudo, deve ser ressaltada a limitação de alternativas para a escolha de variedades e/ou híbridos comerciais para o plantio que atendam tanto às exigências do mercado nacional quanto internacional (Marin et al., 2003).

Os primeiros trabalhos relativos à herança do sexo no mamoeiro relatam que é uma característica genética de herança simples, ou seja, monogênico, com três formas alélicas. As plantas femininas são geneticamente homozigotas para o alelo m e as plantas masculinas e hermafroditas são heterozigotas para os alelos M_1 e M_2 , respectivamente, formando as combinações: mm (plantas femininas), M_1m (plantas masculinas), M_2m (plantas hermafroditas). As combinações M_1M_1 e M_2M_2 não existem porque são letais zigóticos (Storey, 1953).

Trabalhos mais recentes como o de Wang et al (2012) indicam que a C determinação do sexo no mamão é controlado por um par de cromossomos XY que

evoluiu recentemente, com dois cromossomos Y ligeiramente diferentes, Y controlando o desenvolvimento de plantas masculinas e Y^h controlando o desenvolvimento de plantas hermafroditas.

3.1.2.2. Melhoramento Genético do mamoeiro no Brasil

No Brasil, as pesquisas de maior expressão na área de melhoramento genético do mamoeiro se concentram em três principais instituições, a citar, a Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF), no Estado do Rio de Janeiro, pelo Instituto Capixaba de Pesquisa e Extensão Rural, no Estado do Espírito Santo, e pela Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA Mandioca e Fruticultura), no estado da Bahia (Ramos, 2010). Atualmente o Programa de Melhoramento Genético do Mamoeiro na Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro tem ganhado destaque no cenário nacional com seus resultados já obtidos.

A Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF) estabeleceu, a partir de 1996, um programa de melhoramento genético do mamoeiro que tem como principal objetivo o desenvolvimento de genótipos superiores capazes de contribuir substancialmente com o agronegócio do mamão no Brasil. Este programa vem crescendo a cada ano, e é sustentado em alguns pilares básicos, destacando: o melhoramento clássico, as ferramentas de citogenética, a genética molecular, a fisiologia pós-colheita, a resistência a doenças e a bioinformática (Pereira et al., 2015).

Resultados satisfatórios já foram alcançados ao longo desses 20 anos destacando-se o desenvolvimento do híbrido 'UENF/CALIMAN 01', conhecido comercialmente como 'Calimosa', que foi recomendado aos agricultores em 2003 e vem sendo cultivado nas diferentes regiões produtoras do Brasil, nos Estados do Rio Grande do Norte, Bahia e Espírito Santo, ultrapassando também as fronteiras nacionais, demonstrando boa aceitação pelo mercado internacional. Outros 20 híbridos também já foram desenvolvidos e registrados junto ao ministério da agricultura, os quais com certeza agregarão ao mercado produtor e consumidor novas opções em termos de tamanho, qualidade e rendimento de frutos (Pereira et al., 2018).

Para alcançar esses resultados, o programa de melhoramento genético do mamoeiro da UENF tem realizado ainda ações nas áreas de citogenética, genômica, fenômica, aplicando em suas pesquisas a fenotipagem com auxílio de imagens digitais para estimar as características de interesse da cultura, e na área genômica (Pereira et al., 2015).

O desenvolvimento e condução de populações segregantes tem sido um dos destaques do programa. Entre os trabalhos desenvolvidos, temos a conversão sexual do genótipo dióico Cariflora no qual as linhagens resultantes das diferentes populações de retrocruzamentos hoje são genitoras elites dos novos híbridos registrados no RNC (Silva, 2006; Ramos, 2010; Barros, 2015; Barros et al., 2017; Santa-Catarina et al., 2014; Santa-Catarina, 2016).

Além desse trabalho, outros estudos com uma população derivada do cruzamento Sekati x JS-12 apresentaram potencial para identificar novas linhagens de mamoeiro que podem ser utilizadas como genitoras de novas combinações híbridas. É o caso do trabalho de Cortes (2017) que avaliou 30 famílias F2:3, derivadas desse cruzamento, e selecionou as seis famílias superiores, as quais apresentam altos valores genéticos e consideráveis ganhos genéticos, bem como médias satisfatórias para firmeza do fruto, firmeza da polpa, frutos comerciais, e frutos deformados. Dentro dessas famílias foram selecionadas também as seis melhores plantas.

A equipe de melhoramento do mamoeiro também tem direcionado esforços para o desenvolvimento de um banco de dados (Atlas) de marcadores microssatélites baseados em sequências expressas. O trabalho desenvolvido em parceria com a equipe de bioinformática da UENF permitiu a identificação de 160.318 SSRs com uma densidade de 656 SSR/Mb utilizando a versão mais recente do genoma do mamão (Vidal et.al, 2014). Também foi desenvolvido um trabalho utilizando a técnica de RADseq, onde foi possível identificar 30.433 polimorfismos, dos quais 1.983 foram INDELS e 28.450 SNPs. Do total de polimorfismos, 71,28% tiveram a sua posição determinada em nove grupos de ligação, enquanto 28,72% não foram mapeados, e o número de polimorfismos por grupo de ligação variou de 1.861 (LG1) a 3.635 (LG2) (Pereira et al., 2015).

3.1.2.3. Cultivares e Híbridos Comerciais

As cultivares de mamoeiro mais exploradas no Brasil são classificadas em dois grupos: "Solo" e "Formosa". O grupo "Solo" é caracterizado por plantas melhores trabalhadas geneticamente, com diversas variedades sendo exploradas em várias regiões do mundo, conhecidos como "papaia" ou mamão havaiano, que produzem frutos de tamanho pequeno, de 300 a 650 gramas, de polpa avermelhada. O grupo "Formosa", constituído principalmente por alguns híbridos que se caracterizam pela produção de frutos de polpa avermelhada e de tamanho médio, entre 1 e 1,3 quilo (OLIVEIRA et al., 2004).

Genótipos do grupo Solo são formados, basicamente, por cultivares e as mais exploradas Sunrise Solo e Improved Sunrise Solo cv. 72/12, Sunrise Golden, Kapoho Solo, Waimanalo, Higgins e Baixinho de Santa Amália (Costa e Pacova, 2003). Já os do grupo Formosa são em sua maioria híbridos comerciais importados, elevando consideravelmente o custo de produção. Dentre os híbridos do grupo Formosa, o mais cultivado no Brasil é o Tainung nº 1, que é importado da Estação Experimental de Fengshan, em Kaohsiung (Taiwan) (Marin et al., 2006).

Os municípios de Pinheiros-ES, Prado-BA e Porto Seguro-BA são os maiores produtores de mamão do grupo 'Formosa' (principalmente o híbrido importado 'Tainung 01'), e Linhares-ES e Sooretama-ES são os maiores produtores de mamão do grupo 'Solo' (principalmente 'Golden' e 'Golden THB' para exportação e 'Sunrise Solo' para o mercado nacional) (Serrano e Cattaneo, 2010).

Em 1998, o INCAPER iniciou trabalhos com genótipos do grupo "Formosa" visando selecionar variedades de polinização aberta. Este trabalho resultou na obtenção da cultivar Rubi INCAPER 511, lançada em 2010, a qual possibilita o agricultor o reaproveitamento de sementes da própria lavoura para os próximos plantios, desde que faça o isolamento de outros pomares de mamoeiro e criteriosa seleção das melhores plantas no pomar (Cattaneo et al., 2010).

Em 2001 houve o lançamento dos nove primeiros híbridos nacionais de mamão, desenvolvidos pela UENF, em parceria com a empresa CALIMAN Agrícola S/A, e registrados junto ao Ministério da Agricultura. O primeiro deles 'UENF/CALIMAN01', nome comercial 'Calimosa', vem sendo cultivado nas diferentes regiões produtoras do Brasil e exportado para países da Europa. Este híbrido foi obtido a partir do cruzamento entre um progenitor do grupo Formosa e

um progenitor do grupo Solo, apresentando características fenotípicas peculiares do grupo Formosa podendo futuramente substituir a produção do Tainung nº 1, diminuindo os gastos dos produtores com importação de sementes (Pereira, 2003).

Em 2014 quatro outros híbridos foram registrados (Luz et al., 2015) denominados como 'UC10', 'UC12', 'UC14' e 'UC16'. Recentemente em 2018, o programa de melhoramento genético do mamoeiro UENF/CALIMAN registrou no RNC mais oito híbridos, 'UC 20', 'UC 21', 'UC 22', 'UC 23', 'UC 24', 'UC 25', 'UC 27' e 'UC 28'. Estes híbridos têm como principal característica o peso médio de fruto, sendo estes os primeiros híbridos nacionais de fruto pequeno padrão Solo (Pereira et al., 2018).

3.1.2.4. Seleção de genótipos superiores

Diversas são as estratégias para obtenção de genótipos superiores. Uma delas é a seleção direta, alternativa em que o melhorista visa como incremento em apenas uma característica. Outra estratégia é a seleção indireta sobre uma característica, em que a seleção é realizada em um carácter a fim de obter ganhos em outras características, no entanto, podem ocorrer respostas favoráveis ou desfavoráveis nos caracteres de importância secundária (Rocha et al., 2012).

Dessa forma, para selecionar genótipos que possuam um conjunto de características favoráveis e obter ganhos genéticos satisfatórios na maioria delas, conferindo um desempenho comparativamente mais elevado e que satisfaça as exigências do mercado (Cruz et al., 2012), uma opção viável é o uso de índices de seleção.

O índice clássico, ou índice de Smith (1936) e Hazel (1943), é um dos mais utilizados. Este índice utiliza apenas um valor para a escolha dos genótipos com as características agronômicas desejáveis, sendo esse valor resultante da associação de diferentes variáveis selecionadas, nas quais se deseja realizar a seleção simultânea. Com esse índice é possível obter pequenos ganhos genéticos com características negativamente correlacionados, que podem surgir de ligações genéticas ou pleiotropia (Santos et al., 2007).

Pesek e Baker (1969) recomendaram o uso de ganhos genéticos desejados de características individuais para suprir os pesos econômicos referido no cálculo dos índices de seleção. Para permitir essa alteração é necessário calcular as

médias dos genótipos, as matrizes de variância, covariância genotípica e fenotípica. Portanto, podem-se calcular os coeficientes dos índices, sem a necessidade de estabelecer os pesos econômicos, resultando em um ganho máximo para cada característica, de acordo com a importância relativa assumida pelo melhorista na especificação do ganho desejado (Cruz, 2006).

Por outro lado, Willians (1962) recomendou ponderar os valores fenotípicos pelos seus respectivos pesos econômicos, evitando a interferência das imprecisões das matrizes de variâncias e covariâncias.

Já o índice de soma de ranks de Mulamba e Mock (1978) é um tipo de índice fenotípico, de fácil aplicabilidade, que consiste em classificar os genótipos a partir da média de cada uma das características, em ordem favorável ao melhoramento. Após a classificação, são somadas as ordens de cada material genético referente a cada característica, resultando em uma medida adicional, tomada como índice de seleção.

Vivas et al. (2013) avaliou 24 progênies de mamoeiro, com a finalidade de selecionar progênies de meios-irmãos derivadas de mamoeiros dióicos, para a efetiva concentração de alelos que condicionam resistência à pinta-preta. Para a seleção testaram-se os índices de seleção de Smith & Hazel, Pesek & Baker, Williams e Mulamba & Mock. Os índices de Mulamba & Mock e Willians proporcionaram ganhos mais adequados para as características avaliadas quando utilizado o coeficiente de variação genético (CVg) como critério de peso econômico, sendo selecionadas as 10 melhores progênies para compor um novo ciclo de seleção.

3.1.2.5. Modelos mistos

Geralmente, os índices de seleção são construídos a partir de estimativas de parâmetros genéticos e médias fenotípicas obtidas pelo método de análise de variância (Pedrozo et al., 2009). Entretanto a cultura do mamoeiro, assim como as espécies perenes em geral, apresentam aspectos que muitas vezes impossibilitam a obtenção das condições exigidas pelo método dos quadrados mínimos (ANOVA). Esses aspectos são expressão dos caracteres ao longo do tempo, desbalanceamento provocado por morte de plantas, necessidade de medições

repetidas em um mesmo indivíduo durante vários anos ou épocas, entre outros (Viana e Resende, 2014).

A modelagem mista é uma alternativa que permite a avaliação de genótipos, mesmo não apresentando as condições exigidas pela ANOVA, caracterizada pela presença de um ou mais efeitos fixos, além da média e um ou mais efeitos aleatórios. Além do erro experimental, esta modelagem possibilita a obtenção de estimativas para os efeitos fixos e predição para os aleatórios de forma conjunta (Resende, 2007).

Resende (2002) afirma que o procedimento BLUP (*Best Linear Unbiased Prediction* - melhor preditor linear não-viesado), ajusta os dados, considerando os efeitos ambientais identificáveis (efeito de bloco, de período de medição, de local, entre outros) e, simultaneamente, prediz os valores genéticos dos indivíduos.

A predição dos valores genéticos pelo BLUP pode ser feita por efeitos aleatórios em concordância aos efeitos fixos, assim como com desajuste de informações nas parcelas. Isso é possível devido ao método ser embasado em modelos lineares compostos por matrizes de incidência, tanto de efeitos fixos como de aleatórios inviabilizando que a inversão da matriz de estimativas apresente infinitas soluções (Resende, 2002).

Além disso, o BLUP minimiza os efeitos de dados desbalanceados, ponderando-os pela quantidade disponível para cada genótipo, permitindo, deste modo, estimativas mais eficientes que as obtidas via método dos mínimos quadrados (Silva et al., 2017). O procedimento BLUP é ótimo para seleção, considerando efeitos aditivos, de dominância e genotípicos. O BLUP permite o uso simultâneo de várias fontes de informações provenientes de vários experimentos ou locais, avaliados em uma ou diversas épocas.

Para a correta aplicação do procedimento BLUP, são necessárias estimativas fidedignas de componentes de variância, que são obtidos por meio da metodologia REML (*Restricted Maximum Likelihood* - máxima verossimilhança restrita), para dados desbalanceados ou não. O método possui vantagens superiores quando comparado ao método dos mínimos quadrados para estimação de dados desbalanceados (Searle et al., 1992).

Além de não gerar estimativas tendenciosas dos parâmetros, esse método leva em conta a covariância genética entre as observações, ponderando os genótipos com número desigual de informações na mesma ou em diferentes

gerações, compara genótipos através do tempo e espaço, permite lidar com estruturas complexas de dados, como medidas repetidas, diferentes épocas, locais e delineamentos, permite a utilização de dados com estrutura desbalanceada, além de permitir a utilização de um grande número de informações que geram estimativas mais concisas e precisas (Resende, 2002).

O procedimento REML/BLUP consiste, portanto, em estimar componentes da variância a partir de um modelo estatístico. Como não é possível, na maioria das vezes, mensurar todos os indivíduos de uma população, a informação inicial ficará restrita a uma amostra representativa. O método busca estimar os componentes a partir de valores iniciais de forma a maximizar a probabilidade de confiança dos dados amostrados, conforme o modelo assumido. Portanto, é baseado em métodos numéricos, álgebra linear, visando à obtenção da solução iterativa das equações de modelo misto (obtenção do BLUP) e no cálculo numérico para maximização/minimização de funções de várias variáveis, visando à obtenção das estimativas REML (Resende, 2004).

Essa metodologia tem auxiliado bastante os programas de melhoramento do mamoeiro. Alguns trabalhos já foram realizados visando estimar os parâmetros genéticos e selecionar genótipos em populações F_2 (Oliveira et al., 2012), em populações segregantes derivadas de gerações de retrocruzamento (Pinto et al., 2013; Ramos et al., 2014) e populações segregantes derivadas de cruzamento biparental utilizando a modelagem mista (Cortes et al., 2018).

3.1.3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1.3.1. Material Vegetal

A população avaliada foi constituída por 130 progênies F_4 obtidas pelo método SSD (*Single Seed Descent*), derivada do cruzamento entre as linhagens Sekati e JS-12, cujos genitores pertencem ao grupo Formosa. Os genitores apresentam características agrônômicas e sensoriais distintas, sendo o genitor Sekati detentor de frutos grandes com ótima firmeza de polpa e teor de sólidos

solúveis baixos (°Brix) (Yamanishi et al., 2006). Por outro lado, o genitor JS-12 apresenta firmeza moderada e frutos grandes, com alto teor de sólidos solúveis (°Brix) (Cardoso et al., 2015).

Os materiais do presente estudo foram obtidos da autofecundação até a quarta geração, via proteção floral, das plantas hermafroditas de cada linhagem, realizadas a partir de 90 dias após o plantio no campo. Do plantio das sementes F₄ obtidas, a partir dos seis meses no campo, efetuou-se a fenotipagem da população de trabalho (Figura 2).

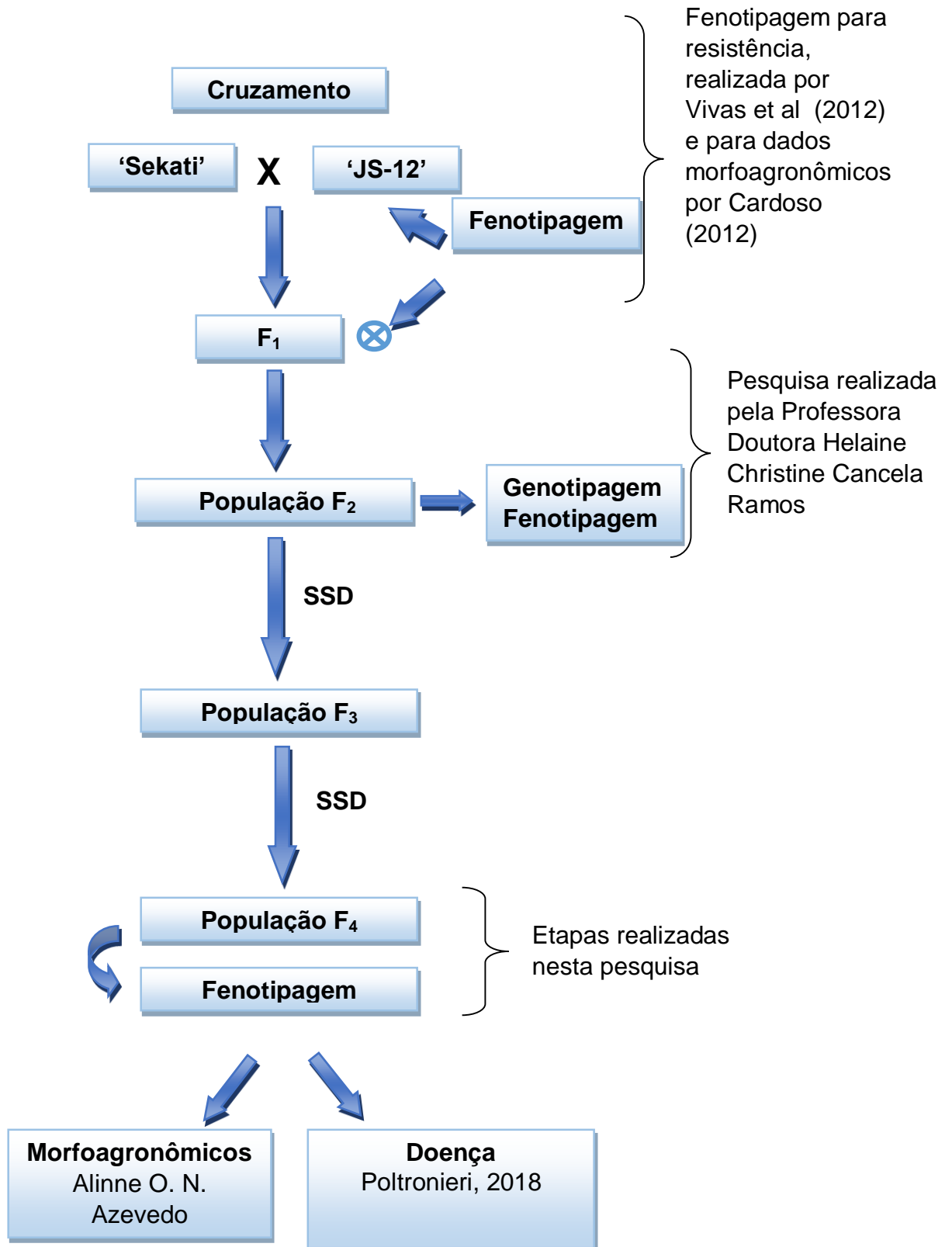


Figura 1- Fluxograma das etapas do programa de melhoramento genético de mamoeiro da UENF e obtenção das progênes F₄.

3.1.3.2. Área experimental

O experimento foi conduzido em área comercial da empresa Caliman Agrícola S.A, localizada no município de Linhares, no estado do Espírito Santo, entre os paralelos geográficos de 19°06' – 19°18' de latitude sul e entre os meridianos 39°45' – 40°19' a oeste, sendo conduzido nos anos de 2015 e 2016. Segundo a classificação climática proposta por Köppen, a região é de clima tropical úmido (Awi), com inverno seco e chuvas máximas no verão (Alvares et al., 2014).

3.1.3.3. Delineamento e condições experimentais

Em março de 2015 foi realizado o semeio das 130 linhagens F₄, sendo estas transplantadas para a área comercial em abril. Visando a obtenção de planta hermafrodita, foram plantadas três mudas por cova. Após a sexagem (três meses após o plantio) foi mantida apenas uma planta hermafrodita.

O delineamento utilizado foi blocos casualizados com seis repetições, tendo uma planta como parcela experimental, totalizando 780 plantas distribuídas em espaçamento de 3,6 m entre fileiras e 1.5 m entre plantas dentro da fileira.

Os tratos culturais foram conforme práticas adotadas em plantios comerciais da empresa Caliman Agrícola S.A, com irrigação por gotejamento na base da planta.

As avaliações foram realizadas em três épocas aos 6, 9 e 12 meses após o transplante das mudas para o campo, entretanto para análise estatística foi considerada a média das três épocas, a fim de minimizar os erros inerentes a perda de parcelas.

3.1.3.4. Características avaliadas

As características altura da planta (AP), diâmetro do caule (DC), altura de inserção do primeiro fruto (AIPF), número de frutos comerciais (NFC), número de frutos deformados (NFD) e número de nós sem fruto (NNSF), foram avaliadas através de imagem digital utilizando o software Image J como proposto por Cortes et al (2017).

A avaliação de qualidade dos frutos foi realizada após os frutos ficarem três dias de repouso para que pudesse ser observado o estágio de maturação do fruto

(EMF) e da polpa (EMP), e assim poder inferir sobre o tempo de prateleira. Para essas características foi utilizada uma escala proposta por Basulto et al (2009) conforme mostra a figura 2.

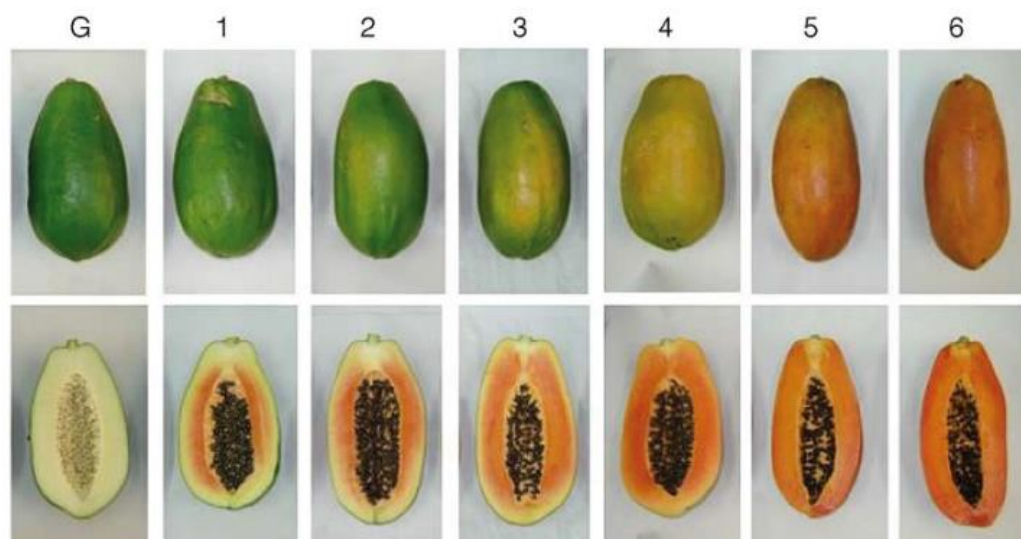


Figura 2- Aspecto visual de frutos de Maradol em cada estágio de maturação. G – fruto verde sem nenhuma faixa amarela, 1: fruto verde com faixa amarela clara; 2: fruto verde com faixa amarela bem definida; 3: uma ou mais listras cor de laranja no fruto; 4: fruto claramente de cor laranja com algumas áreas verdes claras; 5: fruto de cor laranja; 6: cor do fruto semelhante ao estágio 5, porém mais intensa.

Os frutos foram avaliados quanto as características peso médio do fruto (PMF), a firmeza do fruto (FF) e da polpa (FP), o teor de sólidos solúveis (TSS) ainda no laboratório, conforme metodologia descrita por Silva et al (2008). E posteriormente foram digitalizados para que fosse realizada a avaliação por imagem das características comprimento médio de fruto (CF), diâmetro médio de fruto (DF) e espessura da polpa (EP) conforme Cortes et al (2017). Foi calculada também a produtividade estimada (PROD) levando em consideração o NFC e o PMF.

3.1.3.5. Análises estatísticas

Foi utilizada a metodologia dos modelos lineares mistos, devido ao desbalanceamento experimental provocado por perdas causadas por *rouging* para controle de viroses, principalmente. Para a abordagem REML/BLUP, foi utilizado o modelo 21 do programa Selegen-REML/BLUP (Resende, 2016) apropriado para

avaliação de linhagens em delineamento em blocos completos, com uma planta por parcela, em um mesmo local.

A avaliação genética foi realizada empregando um modelo de acordo com a equação descrita abaixo:

$$y = Xr + Zg + e$$

Em que:

y é o vetor de dados;

r é o vetor dos efeitos de repetição (assumidos como fixos) somados à média geral;

g é o vetor dos efeitos genotípicos (assumidos como aleatórios);

e é o vetor de erros ou resíduos (aleatórios);

X e Z representam as matrizes de incidência para os referidos efeitos.

3.1.3.5.1. Componentes de variância (REML individual)

Vg: variância genotípica;

Ve: variância residual;

Vf: variância fenotípica individual;

H²g = h²: herdabilidade de parcelas individuais no sentido amplo, ou seja, dos efeitos genotípicos totais;

h²mg: herdabilidade da média de genótipos;

Ac: acurácia na seleção de genótipos;

CVgi%: coeficiente de variação genotípica;

CVe%: coeficiente de variação residual;

CVr = CVg/CVe = coeficiente de variação relativa;

Média: Média geral do experimento.

3.1.3.5.2. Índice de seleção

Para aplicação dos índices de seleção, a população foi dividida em 58 linhagens padrão solo e 72 linhagens padrão formosa, totalizando 130 linhagens. Essa divisão objetivou otimizar a seleção de linhagens de fruto pequeno (solo), bem como de fruto grande (formosa), visando indicar cultivares que atendam as demandas do mercado interno e externo. Para tanto, foi utilizado o PMF como

referência e o ponto de corte utilizado foi de 800g baseado no trabalho de Luz et al. (2015). Assim, plantas com frutos até 800g eram consideradas como padrão solo e, acima disso, padrão formosa.

Os ganhos preditos para ambos os grupos foram estimados baseados nos índices de seleção de Smith (1936) e Hazel (1943), de Pesek e Baker (1969), de Mulamba e Mock (1978) e de Willians (1962), utilizando o programa Genes (Cruz, 2013). Adicionalmente foi utilizado os índices propostos por Silva et al (2008), adaptado Ramos et al.(2014), Índice Fenotípico Padronizado (IFP) e Índice Genotípico Padronizado (IGP), desenvolvidos para a seleção de genótipos superiores no mamoeiro.

A seleção simultânea das 16 características foi efetuada estabelecendo-se pesos associados aos valores agronômicos, como descritos a seguir: AP (1), AIPF (-10), DC (5), NFC (100), NFD (-20), NNSF (- 20), PMF (1), EMF(-1), EMP(-1), TSS (100), FF (100), FP (100), EP (70), DIAM (1), COMP (1) e PROD (100). Esta relação de pesos foi estabelecida experimentalmente, baseada na importância das características avaliadas a nível agronômico, ou seja, para características de maior interesse agronômico foram atribuídos pesos maiores e para características indesejáveis pesos negativos, assim como sugere Silva et al (2008) e Ramos et al. (2014), com algumas modificações. Também foi utilizado o coeficiente de variação genético de cada característica como peso econômico.

Para que se obtivesse um mesmo número de linhagens selecionadas de cada grupo, a intensidade de seleção aplicada foi diferente para cada um deles. Para o grupo solo foi aplicada a intensidade de seleção de 26% e para o grupo formosa 21%, totalizando 30 linhagens selecionadas, sendo 15 do grupo Solo e 15 do grupo Formosa.

3.1.3.5.3. Coeficiente de Coincidência

Os resultados dos cinco métodos de seleção utilizando as médias fenotípicas foram comparados para avaliar o grau de coincidência entre essas metodologias com a metodologia de seleção utilizando valores genéticos. O coeficiente de coincidência foi estimado da seguinte forma:

$$CC (\%) = (A / B) \times 100$$

Onde: A = é o número de FIC que coincidentes em dois índices de seleção, sendo um deles o IGP; B = é o número de FIC selecionadas, no caso 15.

3.1.3.5.4. Análise de Divergência Genética e Agrupamento

Para análise de divergência genética foram utilizadas as médias de todas as características avaliadas. Para obter a matriz de distância genética foi utilizada a distância euclidiana média padronizada. O agrupamento foi obtido pelo método UPGMA e o ajuste entre a matriz de distância e a matriz de agrupamento foram calculados pelo Coeficiente de Correlação Cofenética (CCC). Todos os procedimentos foram realizados com o auxílio do programa computacional Genes (Cruz, 2013).

3.1.4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1.4.1. Componentes de variância (REML individual)

Os parâmetros genéticos para as 16 características avaliadas foram estimados utilizando a metodologia de modelos mistos. Como exposto na tabela 1, as estimativas do coeficiente de variação experimental ($CV_e\%$) variaram de 9,17 (CF) a 58,12 (NFD). De acordo com Ferreira et al (2016), no caso do mamoeiro existe a necessidade de utilizar faixa de avaliação específica para classificar o coeficiente de variação experimental de cada caractere. Ferreira et al (2016) recomenda o uso das faixas de classificação para cada característica, obtidas a partir da metodologia de Costa et al (2002), e baseado nisso pode-se inferir que os valores de CV_e nesse experimento podem ser classificados entre medianos em sua maioria e altos para as características NFC, NFD, NNSF, EMF, EMP e PROD.

Coeficientes de variação experimental altos são devidos a grande variação destas características entre as épocas de avaliação e, principalmente, por serem características bastante influenciadas pelo ambiente. Um fator que provavelmente contribuiu para os valores mais elevados de CV_e foi o uso de apenas uma planta por parcela. No mamoeiro, é comum a perda de plantas ao longo da condução do

experimento em decorrência de enfermidades. Conseqüentemente, há um incremento na perda de parcelas, reduzindo a precisão experimental.

Com base nas estimativas do coeficiente de variação genotípica (CV_g), observou-se valores variando de baixo (8,52) para a característica DC a alto(47,22) para NFD (Tabela 1).

Tabela 1 - Estimativa dos parâmetros genéticos para 16 características agrônômicas e de qualidade de fruto em mamoeiro, avaliadas em plantas individuais via modelos mistos, em Linhares - ES, 2016.

Características	Parâmetros Genéticos									
	Vg	Ve	Vf	h2g	h2mf	Ac	CVg%	CVe%	CVr	Média
AP	230,11	321,25	551,36	0,42	0,81	0,90	9,64	11,39	0,85	157,34
AIPF	172,27	169,90	342,18	0,50	0,86	0,93	17,79	17,67	1,01	73,76
DC	0,48	1,34	1,82	0,27	0,68	0,83	8,52	14,15	0,60	8,18
NFC	42,78	76,03	118,82	0,36	0,77	0,88	26,13	34,83	0,75	25,03
NFD	8,27	12,53	20,80	0,40	0,80	0,89	47,22	58,12	0,81	6,09
NNSF	20,52	56,89	77,41	0,27	0,68	0,83	23,18	38,59	0,60	19,54
PMF	60801,47	42721,21	103522,67	0,59	0,90	0,95	28,18	23,62	1,19	874,90
EMF	0,16	0,79	0,95	0,17	0,55	0,74	17,43	38,83	0,45	2,29
EMP	0,13	0,40	0,53	0,25	0,66	0,81	19,36	33,96	0,57	1,87
FF	134,42	280,10	414,52	0,32	0,74	0,86	10,75	15,52	0,69	107,86
FP	84,96	193,53	278,49	0,31	0,72	0,85	11,04	16,66	0,66	83,52
TSS	1,06	1,42	2,49	0,43	0,82	0,90	9,48	10,98	0,86	10,87
EP	0,04	0,05	0,09	0,47	0,84	0,92	8,80	9,33	0,94	2,32
DF	0,97	2,37	3,34	0,29	0,71	0,84	10,25	16,04	0,64	9,61
CF	5,81	3,72	9,53	0,61	0,90	0,95	11,46	9,17	1,25	21,04
PROD	25,24	55,53	80,77	0,31	0,73	0,86	26,09	38,69	0,67	19,26

AP: Altura de planta (cm); AIPF: Altura de inserção do primeiro fruto (cm); DC: Diâmetro do caule (cm); NFC: Número de frutos comerciais; NFD: Número de frutos deformados; NNSF: Número de Nós sem fruto; PMF: Peso médio do fruto (g); EMF: Estádio de maturação do fruto (escala); EMP: Estádio de maturação da polpa (escala); FF: Firmeza do fruto; FP: Firmeza da polpa; TSS: Teor de sólidos solúveis (°brix); EP: Espessura da polpa (cm); DF: Diâmetro do fruto (cm); CF: Comprimento do fruto (cm); PROD: Produtividade por planta (kg/pl); Vg: variância genotípica; Ve: variância residual; Vf: variância fenotípica individual; h2g: herdabilidade de parcelas individuais no sentido amplo, ou seja, dos efeitos genotípicos totais; h2mf: herdabilidade da média de família, assumindo ausência de perda de parcelas; Ac: acurácia da seleção de genótipos, assumindo ausência de perda de parcelas; CVg%: coeficiente de variação genotípica; CVe%: coeficiente de variação residual; CVr = CVg/CVe = coeficiente de variação

As características AP, DC, TSS e EP apresentaram baixos valores de CV_g , e as demais características avaliadas apresentaram valores variando de moderado, para a característica DF (10,25) a alto para NFD (47,22).

A prevalência de valores altos de CV_g para a maioria das características mostra que a população é promissora para o melhoramento genético, pois apresenta uma grande variação genética entre as linhagens. Essa variabilidade genética existente evidencia a possibilidade de selecionar progênies com um bom desempenho para características de interesse como produtividade e com menor expressão de anomalias do fruto, por exemplo.

Nesse experimento, o coeficiente de variação relativa ($CV_r = CV_g/CV_e$) apresentou valores variando de 0,45 (EMF) a 1,25 (CF). O resultado da razão entre o CV_g e CV_e permite inferir sobre a acurácia e a avaliação genotípica.

Nesse estudo, observou-se que para as características AP, AIPF, NFC, NFD, PMF, TSS, EP e CF, os valores de CV_r encontram-se bem próximos a unidade (Tabela 1). Resende e Duarte (2007), afirmam que valores de CV_r em torno da unidade podem propiciar inferências com acurácias e precisões altas. Em concordância, os valores de acurácia variaram de 0,74 (EMF) a 0,95 (PMF), sendo também considerados altos.

Os valores de CV_r e de acurácia altos apontam uma avaliação genotípica de boa qualidade. Resende (2007) afirma que a qualidade da avaliação genotípica deve ser inferida, preferencialmente, com base na acurácia. Esse parâmetro refere-se à correlação entre o valor genotípico verdadeiro do material genético e aquele estimado ou predito a partir das informações dos experimentos de campo, sendo tanto mais alto quanto menores forem os desvios absolutos entre esses valores.

As estimativas da herdabilidade individual no sentido amplo (h^2_g) para cada característica em estudo podem ser consideradas medianas, pois variaram de 0,17 (EMF) a 0,61 (CF). De acordo com Resende (1995), a magnitude da herdabilidade pode ser classificada em baixa (0,01 a 0,15), mediana (0,15 a 0,5) e alta ($>0,5$).

Valores altos de herdabilidade foram observados apenas para as características PMF (0,59) e CF (0,61). Ao considerar a herdabilidade com base na média de famílias (h^2_{mf}), observam-se magnitudes significativamente superiores, ocorrendo em média valores até duas vezes maiores do que a herdabilidade individual (Tabela 1). As maiores estimativas para h^2_{mf} foram observadas para as características AP (0,81), AIPF (0,86), NFD (0,80), PMF (0,90), TSS (0,82), EP

(0,84) e CF (0,90). Os menores valores foram observados para EMF (0,55) e EMP (0,66), entretanto todas estimativas podem ser consideradas altas, pois se mostraram acima de 0,55.

Valores de h^2g medianos são esperados, uma vez que são consideradas as plantas individuais. Isto porque, no caso do mamoeiro, a influência ambiental é preponderante levando inclusive a perdas precoces de unidades experimentais decorrentes de fatores bióticos e abióticos. Fato este, especialmente verdadeiro para o caso presente em que foi utilizada uma única planta por parcela. Já os valores de h^2f foram mais elevados e segundo Costa et al. (2002), nessa situação a seleção pode ser mais efetiva utilizando-se as informações das famílias.

Como a população avaliada encontra-se na quarta geração de autofecundação, é esperado que existisse mais variabilidade entre as linhagens do que dentro delas, o que faz com que a herdabilidade em nível de média de famílias seja mais alta. Nesse caso, a seleção de plantas deve ser realizada, prioritariamente, com base na média das famílias, em razão da herdabilidade desta ser mais precisa quando comparada com herdabilidade individual.

3.1.4.2. Seleção de genótipos superiores

Para a aplicação do índice de seleção, a população foi dividida em grupo solo e grupo formosa de acordo com o tamanho e peso médio do fruto. É interessante observar que apesar do cruzamento inicial ter se dado entre genitores do grupo formosa, existem alguns alelos na população que favorecem o desenvolvimento de frutos menores e atendem outro tipo de demanda, podendo ser classificados no grupo solo. Com isso pode-se selecionar genótipos superiores para os dois grupos principais do mamoeiro: solo e formosa, e assim atender demandas de mercado diferenciadas.

Em relação aos ganhos genéticos percentuais, para o grupo solo observou-se que, considerando os índices baseados nas médias fenotípicas, as melhores estimativas de ganho foram obtidas utilizando o peso atribuído (PA) como valor econômico (Tabela 2).

Tabela 2 - Estimativas dos ganhos preditos percentuais, para os índices de seleção Mulamba e Mock, Smith e Hazel, Pesek e Beker, Willians, Índice Fenotípico Padronizado (IFP) e Índice Genotípico Padronizado (IGP) para as características agrônômicas e de qualidade de fruto das linhagens padrão Solo.

Características	Pesek Baker		Mulamba e Mock		Smith e Hazel		Willians		IFP		IGP	
	PA	CVg	PA	CVg	PA	CVg	PA	CVg	PA	CVg	PA	CVg
AP	-1,31	-3,79	3,85	-2,58	4,66	11,12	4,21	8,74	2,43	7,86	2,07	6,09
AIPF	1,72	-4,75	3,86	-4,65	3,42	11,58	2,16	9,3	1,26	7,25	1,07	4,54
DC	0,30	0,94	-0,91	-2,59	-1,91	1,70	-1,84	1,47	-0,25	2,28	-0,19	2,33
NFC	2,88	2,94	15,17	15,26	13,09	2,58	15,87	2,00	12,24	2,42	9,05	4,37
NFD	6,79	11,83	-2,36	-32,6	-3,29	-4,35	-0,11	-2,63	-4,45	18,57	-3,03	12,46
NNSF	1,58	0,12	-7,88	-9,76	-6,83	7,89	-10,44	6,24	-11,58	6,71	-8,20	3,66
PMF	-0,94	-0,86	1,18	1,53	1,88	4,73	1,03	6,65	1,26	2,78	0,67	1,73
EMF	-5,52	-3,95	-2,06	-4,89	-5,21	-0,49	-3,95	-3,32	1,38	2,87	0,93	0,51
EMP	-0,16	3,33	0,28	5,07	1,59	2,46	1,59	-1,9	7,01	5,86	4,40	3,83
FF	0,72	-1,01	8,84	5,19	10,37	6,04	9,39	6,03	6,84	2,78	5,29	2,84
FP	4,11	2,01	9,00	5,21	9,06	6,03	9,37	5,74	6,84	3,13	5,19	2,31
TSS	-0,02	-0,26	3,45	1,00	1,01	1,23	1,09	-0,37	5,62	2,89	4,74	1,33
EP	3,5	1,94	1,07	0,01	-0,48	1,52	-0,5	1,99	1,52	1,89	1,11	1,21
DF	-0,47	1,11	-0,75	0,04	-0,04	1,12	-0,24	2,05	-0,91	0,92	-0,60	0,64
CF	0,93	1,12	2,78	0,49	3,70	5,07	2,59	6,31	2,25	3,04	1,86	3,50
PROD	3,99	4,43	15,35	16,21	12,2	4,96	13,29	7,08	12,65	6,78	9,41	6,90

AP: Altura de planta (cm); AIPF: Altura de inserção do primeiro fruto (cm); DC: Diâmetro do caule (cm); NFC: Número de frutos comerciais; NFD: Número de frutos deformados; NNSF: Número de Nós sem fruto; PMF: Peso médio do fruto (g); EMF: Estádio de maturação do fruto (escala); EMP: Estádio de maturação da polpa (escala); FF: Firmeza do fruto; FP: Firmeza da polpa; TSS: Teor de sólidos solúveis (°brix); EP: Espessura da polpa (cm); DF: Diâmetro do fruto (cm); CF: Comprimento do fruto (cm); PROD: Produtividade por planta (kg/pl).

O índice que proporcionou melhor distribuição dos ganhos dentro do grupo Solo foi o índice de Mulamba e Mock, considerando maior ganho para produtividade, e ganhos positivos para características de interesse da cultura como NFC, PMF, TSS, FF e FP.

Quando se compara o índice de Mulamba e Mock com o Índice Genotípico Padronizado (IGP) proposto por Ramos (2014), que considera os valores genéticos padronizados, percebe-se que apesar das estimativas de ganho serem um pouco mais baixas no índice IGP, ele também proporcionou situações favoráveis à seleção.

Os coeficientes de coincidência das 15 linhagens do grupo solo, selecionadas pelos índices Pesek e Baker, Smith e Hazel, Mulamba e Mock, Willians, IFP e IGP, estão apresentados na Tabela 3.

Tabela 3. Coeficientes de coincidência de 15 linhagens selecionadas do grupo solo com base em diferentes índices de seleção utilizando peso atribuído, para seleção simultânea de 16 características.

	Pesek e Baker	Mulamba e Mock	Smith e Hazel	Willians	IFP	IGP
Pesek e Baker	-	0,47	0,27	0,33	0,53	0,53
Mulamba e Mock		-	0,8	0,8	0,87	0,87
Smith e Hazel			-	0,93	0,67	0,67
Willians				-	0,73	0,73
IFP					-	1
IGP						-

Os valores encontrados oscilaram entre 0,27 a 1, variando de baixo a alto. Entre os coeficientes, destaca-se a coincidência de 100% entre os índices IFP e IGP. Entretanto, visto a discussão abordada nos parágrafos anteriores, vale destacar a coincidência de 87% entre os índices Mulamba & Mock e IGP, o primeiro considerando as médias fenotípicas e o segundo considerando os valores genéticos padronizados.

Esse resultado sugere que, apesar do índice de Mulamba e Mock ter proporcionado estimativas de ganhos mais altas, o índice IGP pode ser mais bem utilizado para o ranqueamento de linhagens promissoras, em vista da alta coincidência e das vantagens de se trabalhar com as médias genotípicas.

Assim como para o grupo solo, observou-se que para o grupo formosa, considerando os índices baseados nas médias fenotípicas, as melhores estimativas de ganho também foram obtidas utilizando o peso atribuído (PA) como valor econômico (Tabela 4).

O índice de Mulamba e Mock também se destacou para a seleção de linhagens do grupo formosa, proporcionando melhor distribuição dos ganhos percentuais entre as características assim como para o grupo solo. Entretanto, apenas para esse índice, a utilização do CVg como peso econômico proporcionou ganhos maiores para a maioria das características quando comparado com o peso atribuído por tentativa.

Em relação ao índice baseado em valores genéticos, o IGP apresentou uma boa distribuição dos ganhos percentuais, apesar de ganhos um pouco mais baixos quando comparado ao Mulamba e Mock. Quando comparado às progênies selecionadas pelos dois índices, percebe-se que existe uma coincidência de 80% entre eles. Mais uma vez essa alta coincidência sugere que o índice baseado em valores genéticos deve ser prioritariamente adotado.

Tanto para o grupo formosa quanto para o grupo solo, o índice de Mulamba e Mock apresentou ainda ganhos negativos para características não desejáveis como NFD e NNSF, que refletem situações de reversão floral. Além disso, apresentou também ganhos negativos para a característica EMF. Isto é desejável, pois quanto menor o estágio de maturação, maior tempo de prateleira e, conseqüentemente, o processo de exportação é favorecido.

Tabela 4 - Estimativas dos ganhos preditos percentuais, para os índices de seleção Mulamba e Mock, Smith e Hazel, Pesek e Beker, Willians, Índice Fenotípico Padronizado (IFP) e Índice Genotípico Padronizado (IGP) para as características agrônômicas e de qualidade de fruto das linhagens padrão Formosa.

Características avaliadas	Pesek e Baker		Mulamba e Mock		Smith e Hazel		Willians		IFP		IGP	
	PA	CVg	PA	CVg	PA	CVg	PA	CVg	PA	CVg	PA	CVg
AP	-0,8	-1,18	1,68	-1,25	-2,74	3,89	-1,16	4,03	-1,8	2,94	-0,54	1,13
AIPF	1,15	-3,39	0,95	-3,99	-6,57	13,49	-6,53	12,31	-5,78	5,43	-1,15	4,37
DC	0,24	-0,49	-1,57	-1,34	-4,06	4,35	-2,61	4,58	-3,05	0,81	-1,18	0,88
NFC	-5,17	3,93	15,93	18,9	19,87	-22,89	20,17	-10,33	16,67	2,05	13,16	0,33
NFD	10,85	12,83	-12,96	-20,89	-2,43	1,39	-1,97	-1,97	-1,36	19,6	-5,63	12,85
NNSF	2,13	-5,38	-9,53	-10,38	-10,93	8,69	-11,85	4,26	-16,1	-6,39	-7,92	-2,74
PMF	3,24	3,58	4,44	6,43	-5,44	27,39	-1,72	28,42	-5,63	14,7	1,38	13,37
EMF	-0,48	-1,47	-2,46	-2,06	2,28	0,5	-0,29	0,9	0,554	3,93	-0,39	2,05
EMP	7,46	2,95	1,91	1,21	2,95	1,21	-0,17	0,87	2,49	4,92	1,47	2,60
FF	0,71	-2,15	3,62	0,25	4,62	0,93	4,84	0,22	3,575	-0,67	1,80	-0,51
FP	0,3	-0,69	3,5	1,36	3,84	0,55	4,34	0,63	3,509	-0,65	2,02	0,03
TSS	2,37	0,28	4,53	2,86	3,89	1,11	2,36	1,43	4,953	3,02	4,34	2,76
EP	7,46	5,05	1,95	1,92	-2,61	8,22	-0,94	7,84	-2,23	3,39	0,66	3,42
DF	-0,22	1,25	-0,25	1,47	0,11	0,72	0,83	0,88	0,512	3,96	-0,49	1,99
CF	2,09	2,74	1,53	1,99	-0,83	12,03	0,67	11,75	-1,75	4,8	-0,26	5,97
PROD	-5,96	3,56	18,12	22,12	17,5	-5,58	18,29	7,15	14,9	12	11,56	8,03

AP: Altura de planta (cm); AIPF: Altura de inserção do primeiro fruto (cm); DC: Diâmetro do caule (cm); NFC: Número de frutos comerciais; NFD: Número de frutos deformados; NNSF: Número de Nós sem fruto; PMF: Peso médio do fruto (g); EMF: Estádio de maturação do fruto (escala); EMP: Estádio de maturação da polpa (escala); FF: Firmeza do fruto; FP: Firmeza da polpa; TSS: Teor de sólidos solúveis (°brix); EP: Espessura da polpa (cm); DF: Diâmetro do fruto (cm); CF: Comprimento do fruto (cm); PROD: Produtividade por planta (kg/pl).

Os coeficientes de coincidência das 15 linhagens do grupo formosa, selecionadas pelos índices Pesek e Baker, Smith e Hazel, Mulamba e Mock, Willians, IFP e IGP, estão apresentados na Tabela 5.

Tabela 5. Coeficientes de coincidência de 15 linhagens selecionadas do grupo formosa com base em diferentes índices de seleção utilizando peso atribuído, para seleção simultânea de 16 características.

	Pesek e Baker	Mulamba e Mock	Smith e Hazel	Willians	IFP	IGP
Pesek e Baker	-	0,27	0,13	0,20	0,13	0,2
Mulamba e Mock		-	0,6	0,73	0,67	0,8
Smith e Hazel			-	0,80	0,87	0,7
Willians				-	0,80	0,7
IFP					-	0,9
IGP						-

Os valores encontrados oscilaram entre 0,13 a 0,9, variando de baixo a alto. Entre os coeficientes, destaca-se a coincidência de 90% entre os índices IFP e IGP, bem como a coincidência de 80% entre os índices Mulamba & Mock e IGP, mais uma vez considerada alta.

Como houve alta coincidência com o índice IGP, apesar do índice de Mulamba e Mock ter proporcionado estimativas de ganhos mais altas, o índice IGP pode ser mais bem utilizado para o ranqueamento de linhagens promissoras, em vista da alta coincidência e das vantagens de se trabalhar com as médias genotípicas.

Estudos envolvendo a seleção de genótipos em gerações segregantes de mamoeiro têm utilizado com sucesso os índices descritos por Silva et al (2008), como os trabalhos mais recentes de Pinto et al. (2013), Ramos et al. (2014) e Cortes (2017). No entanto, é importante salientar que a eficiência dos índices utilizados na seleção é um caráter inerente da população trabalhada e às condições experimentais estabelecidas no presente estudo.

Apesar dos ganhos utilizando as médias fenotípicas para seleção terem sido maiores do que utilizando os valores genéticos, no processo de seleção, é preferível utilizar as médias genotípicas. Ramos et al. (2014) preconizam que a vantagem de se utilizar o índice baseado nos valores genéticos é que o mesmo provê estimativas livres dos efeitos ambientais.

Em vista disso, foram ranqueadas as 15 linhagens mais promissoras do grupo solo e as 15 linhagens mais promissoras do grupo formosa, através do índice IGP baseado nos valores genéticos padronizados, utilizando o PA como peso econômico. A tabela 6 apresenta a média geral antes e depois da seleção para cada característica e a tabela 7 apresenta a média das linhagens selecionadas para as principais características de interesse agrônomo.

Observou-se com esse ranqueamento que houve um incremento para as características de interesse no melhoramento do mamoeiro como NFC, PMF, TSS, FF, FP e PROD. Esse resultado é considerado satisfatório e sugere a aplicação do índice IGP baseado em valores genéticos no melhoramento da cultura.

Apesar de promissoras, as linhagens selecionadas devem ser submetidas a ensaios de competição, a fim de verificar seu potencial como genitores a partir de estudos de capacidade geral e específica de combinação. A partir dessas informações, procede-se com o lançamento de novas cultivares.

Tabela 6. Média geral (Xo) média das linhagens selecionadas dos grupos solo e formosa (Xs) e ganho percentual (G%) para cada característica avaliada, ranqueadas pelo índice IGP utilizando peso atribuído.

Características	Solo			Formosa		
	Xo	Xs	G%	Xo	Xs	G%
AP	153,48	157,32	2,07	160,45	159,29	-0,54
AIPF	69,00	69,88	1,07	77,60	76,55	-1,15
DC	8,02	8,00	-0,19	8,30	8,14	-1,18
NFC	27,78	31,71	9,05	23,05	27,82	13,16
NFD	7,09	6,84	-3,03	5,79	5,38	-5,63
NNSF	17,71	15,92	-8,20	21,11	18,57	-7,92
PMF	671,69	680,35	0,67	1038,60	1056,37	1,38
EMF	2,35	2,38	0,93	2,24	2,22	-0,39
EMP	1,87	1,99	4,40	1,86	1,91	1,47
FF	105,08	112,97	5,29	110,10	113,03	1,80
FP	80,54	86,61	5,19	85,92	88,66	2,02
TSS	11,22	11,90	4,74	10,58	11,21	4,34
EP	2,18	2,22	1,11	2,42	2,44	0,66
DF	8,88	8,80	-0,60	10,20	10,10	-0,49
CF	19,36	19,81	1,86	22,38	22,31	-0,26
PROD	16,96	19,57	9,41	21,11	25,36	11,56
Linhagens selecionadas	2 127 34 25 33 71 101 107 51 58 128 20 85 121 70			39 36 15 31 4 56 67 23 117 120 14 18 95 24 87		

AP: Altura de planta (cm); AIPF: Altura de inserção do primeiro fruto (cm); DC: Diâmetro do caule (cm); NFC: Número de frutos comerciais; NFD: Número de frutos deformados; NNSF: Número de Nós sem fruto; PMF: Peso médio do fruto (g); EMF: Estádio de maturação do fruto (escala); EMP: Estádio de maturação da polpa (escala); FF: Firmeza do fruto; FP: Firmeza da polpa; TSS: Teor de sólidos solúveis (°brix); EP: Espessura da polpa (cm); DF: Diâmetro do fruto (cm); CF: Comprimento do fruto (cm); PROD: Produtividade por planta (kg/pl).

Tabela 7. Médias das linhagens selecionadas pelo índice IG2 para as principais características agronômicas do mamoeiro.

Linhagens do grupo Solo						Linhagens do grupo Formosa					
	PMF	FF	FP	TSS	PROD		PMF	FF	FP	TSS	PROD
2	736,39	123,17	88,85	13,08	23,46	4	982,28	104,80	86,15	11,49	31,90
20	555,46	95,42	83,20	12,11	21,35	14	820,09	104,22	90,31	12,20	23,00
25	742,34	126,33	103,03	10,92	19,24	15	876,99	121,97	88,56	12,49	23,92
33	583,84	127,41	94,21	13,08	17,71	18	1953,43	111,11	88,55	12,66	23,40
34	779,02	123,21	88,44	12,78	19,51	23	858,04	106,06	85,86	10,57	29,31
51	627,40	116,34	84,34	11,22	19,96	24	966,90	120,73	93,52	10,56	22,25
58	760,06	106,02	93,77	10,42	24,40	31	1095,27	130,32	89,20	9,95	30,93
70	797,07	117,81	93,21	12,13	17,65	36	1209,59	105,27	94,42	9,40	43,10
71	742,15	112,25	89,12	11,41	22,47	39	1156,81	96,65	82,26	13,44	38,65
85	620,93	134,48	77,75	13,21	20,43	56	1001,69	120,74	95,57	10,49	27,13
101	563,46	96,52	86,00	10,88	23,55	67	1380,15	120,98	92,01	10,63	22,36
107	730,07	124,67	92,81	12,05	20,19	87	849,01	116,85	91,15	13,16	20,76
121	793,10	96,82	74,14	13,12	19,75	95	980,01	114,21	90,22	11,71	26,44
127	618,06	128,25	95,09	11,89	21,55	117	920,26	111,65	88,20	11,63	22,81
128	671,07	103,90	87,25	12,17	18,79	120	853,18	129,43	95,80	10,71	23,24

PMF: Peso médio do fruto (g); FF: Firmeza do fruto; FP: Firmeza da polpa; TSS: Teor de sólidos solúveis (°brix); PROD: Produtividade por planta (kg/pl).

3.1.4.3. Divergência Genética

Pela análise de agrupamento das variáveis quantitativas, houve a formação de 15 grupos, com base na média das distâncias da matriz de agrupamento (Figura 3). A distância genética média entre indivíduos foi 0,16, a distância máxima foi verificada entre os indivíduos 1 e 18 ($d=0,34$), e a mínima, entre os indivíduos 110 e 118 ($d=0,07$). A distância genética de 0,23 foi utilizada como ponto de corte para divisão dos grupos.

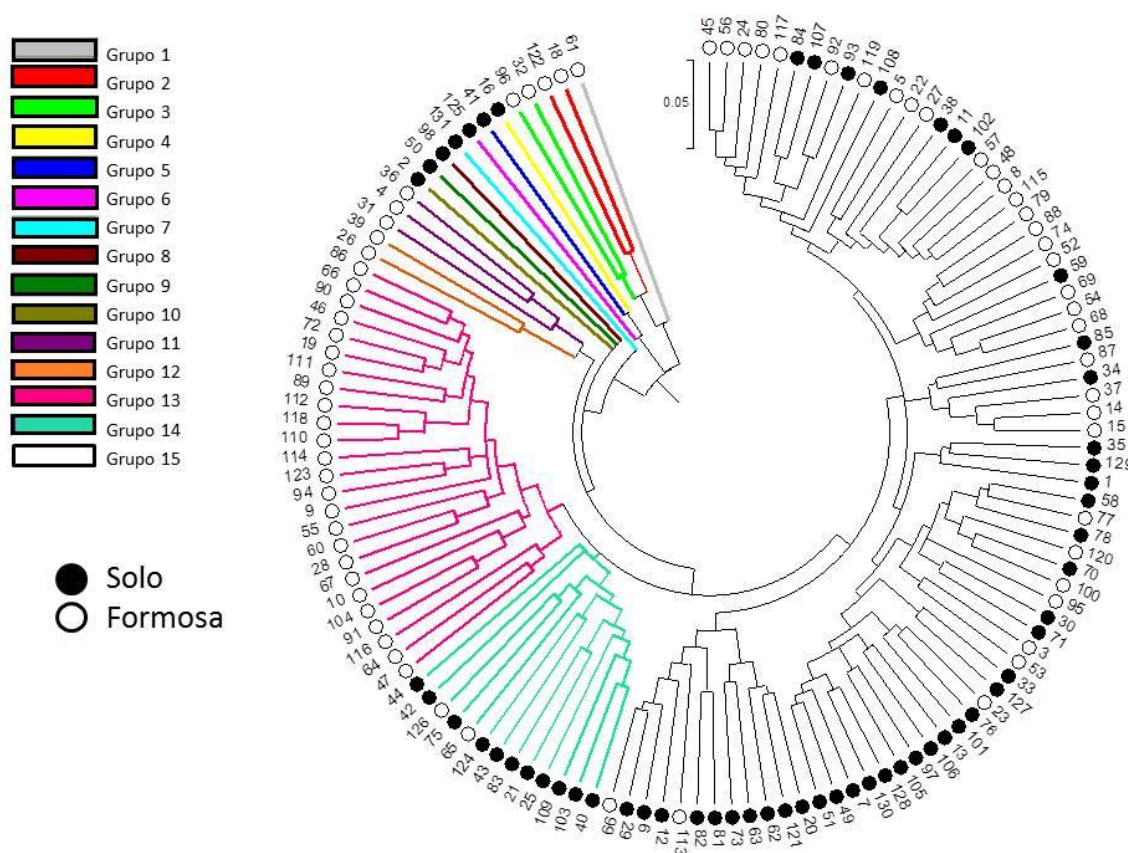


Figura 3- Dendrograma de dissimilaridade genética entre 130 genótipos de uma população F_4 de mamoeiro obtido pelo método UPGMA utilizando a distância euclidiana média para análise de 16 características morfoagronômicas ($CCC=0.70$).

A característica PMF foi a que mais contribuiu para a determinação dos 15 grupos (98%), por isso os genótipos foram subdivididos também em grupo solo e grupo formosa de acordo com essa característica. O ponto de corte utilizado foi de 800g baseado no trabalho de Luz et al. (2015), e genótipos com frutos até 800g eram considerados como solo e, acima disso, formosa.

Os genótipos do grupo Solo ficaram alocados nos grupos 4, 5, 6, 7, 9, 10, 14 e 15, enquanto os representantes do tipo Formosa estiveram presentes nos grupos 1, 2, 3, 8, 11, 12, 13, 14 e 15. No grupo 14 houve predominância dos genótipos solo e o grupo 15 foi classificado como grupo misto por conter genótipos de ambos os tipos. Os grupos 1, 4, 5, 6, 7, 8, 9 e 10 foram representados por apenas um genótipo cada. Os grupos 1 a 12, formados por poucos genótipos foram os mais divergentes do restante dos grupos. Os grupos 1, 2 e 3 concentraram os maiores valores de PMF (1296 a 1806g) e os grupos 4 a 10, os menores valores (variando entre 517 a 736g).

Considerando a média das características para cada grupo (Tabela 8), observou-se que dentro do grupo solo, o grupo 10, formado apenas pelo genótipo 2. Esse genótipo foi ranqueado pelo índice IGP, conforme os dados apresentados no tópico anterior e apresentou maiores valores para número de frutos comerciais (36), produtividade (23,5 kg/pl), teor de sólidos solúveis (13ºbrix) e firmeza do fruto (123). Pode-se dizer que esse genótipo é promissor por aliar bons resultados para características importantes da cultura, e pode ser recomendado como uma cultivar do tipo solo (PMF = 736g).

Ainda dentro do grupo solo, o grupo 4 (genótipo 16) também se destacou para a característica teor de sólidos solúveis (13,9ºbrix). Os grupos 6 (genótipo 50) e 9 (genótipo 125) apresentaram maior número de frutos deformados (16 e 16,8) enquanto que o grupo 5 (genótipo 41) apresentou menor proporção dessa característica (1,17). O grupo 6 apresentou ainda menor número de nós sem fruto (2,67).

Dentro do grupo formosa verificou-se que os grupos 11 e 12 (formado pelos genótipos 4, 31, 36, 26 e 39) se destacaram para as características número de frutos comerciais (35 e 36) e produtividade (35 e 34,6kg/pl), sendo que o grupo 12 (genótipos 26 e 39) apresentou também maiores valores de teor de sólidos solúveis (12,3ºbrix). Vale salientar que os genótipos 4, 31, 36 e 39 também foram ranqueados pelo índice IGP, conforme os dados apresentados no tópico anterior.

Tabela 8 – Média das características principais para cada grupo.

GRUPO	NFC	NFD	NNSF	PMF	FF	FP	TSS	PROD
1	13,18	2,40	20,91	1296,81	120,44	97,43	10,73	15,43
2	10,57	3,54	25,61	1806,45	105,69	86,20	11,79	20,33
3	19,52	5,27	28,62	1668,78	92,27	67,22	9,73	25,52
4	23,17	9,16	21,99	572,88	86,72	50,59	13,89	14,88
5	17,44	1,17	11,76	690,64	67,52	31,15	11,69	17,93
6	29,19	16,78	2,67	554,61	59,23	48,71	11,78	14,06
7	14,00	9,17	32,33	616,17	110,00	87,54	12,43	6,33
8	17,67	9,33	17,33	1038,59	133,12	93,27	11,24	18,47
9	26,98	16,00	12,51	517,86	124,42	94,66	10,62	12,85
10	35,78	7,77	16,15	736,39	123,17	88,85	13,08	23,46
11	35,67	4,15	14,74	1095,72	113,46	89,92	10,28	35,31
12	36,01	4,78	12,32	1105,68	95,33	78,20	12,31	34,63
13	17,95	5,31	23,57	1096,37	113,56	88,15	10,47	17,36
14	19,18	8,09	20,31	717,39	112,40	87,55	10,15	12,77
15	28,55	5,86	18,31	787,47	106,32	82,55	10,96	20,20

NFC: Número de frutos comerciais; NFD: Número de frutos deformados; NNSF: Número de Nós sem fruto; PMF: Peso médio do fruto (g); FF: Firmeza do fruto; FP: Firmeza da polpa; TSS: Teor de sólidos solúveis (%brix); PROD: Produtividade por planta (kg/pl).

O grupo 1 (genótipos 9, 10, 19, 28, 46, 47, 55, 60, 64, 66, 67,72, 86, 89, 90, 91, 94, 104, 110, 111, 112, 114, 116, 118 e 123) apresentou menor número de frutos deformados (2,4) e o grupo 3 maior número de nós sem fruto (28,6). Quanto às características firmeza do fruto (entre 113 e 133) e da polpa (entre 88 e 93), os melhores valores foram observados nos grupos 1, 8, 11 e 13.

O número de frutos comerciais e o peso médio do fruto são características que interferem diretamente na produção, bem como no tipo de cultivar a ser desenvolvido como Solo ou Formosa. A firmeza da polpa e o teor de sólidos solúveis são indicadores de qualidade, sendo os altos valores da primeira característica fundamental para aumentar a vida útil dos frutos e facilitar o transporte por proporcionar maior resistência física, mantendo a qualidade. Já a incidência de deformações e esterilidade feminina (indicada também pela característica número de nós sem fruto) é indesejável por culminar na redução da produtividade da lavoura (Cattaneo, 2001; Damasceno Júnior, 2008). Esse

conjunto de características são as principais para determinar uma boa seleção de linhagens e híbridos superiores, sendo que as demais estão correlacionadas com essas.

3.1.5. CONCLUSÃO

Os parâmetros genéticos da população analisada comprovam a existência de variabilidade genética para dar seguimento ao programa de melhoramento, permitindo que haja seleção para diferentes materiais como frutos tipo solo e tipo formosa, e com características de interesse para comercialização dos frutos.

A utilização de uma única planta por parcela em mamoeiro, embora apresente limitações como a ocorrência de uma perda significativa de parcelas experimentais causadas por pragas e doenças, mostrou-se eficiente. O mesmo permitiu além do avanço de geração, a seleção das melhores progênes com base na média das famílias.

O índice de Mulamba e Mock destacou-se para seleção de linhagens de mamoeiro baseado nas médias fenotípicas, pois promoveu uma melhor distribuição dos ganhos percentuais entre as variáveis, principalmente quando utilizado o PA como peso econômico. Entretanto, considerando a alta coincidência entre os índices Mulamba e Mock e IGP, sugere-se priorizar o uso do índice baseado em valores genéticos por ser livre das interações ambientais.

A análise de dissimilaridade genética mostrou que existe ampla variabilidade genética entre os genótipos avaliados. Houve a formação de 15 grupos que subdividiu os genótipos pelo peso médio do fruto em grupos do tipo solo e grupos do tipo formosa. O grupo 10 formado pelo genótipo 2 se destacou para as principais características de interesse da cultura, sendo um potencial genitor para cultivares ou híbridos do tipo solo. Para o grupo formosa destacaram-se os genótipos 26 e 39 pertencentes ao grupo 12.

3.2. MAPEAMENTO GENÉTICO DE QTL PARA CARACTERÍSTICAS DE INTERESSE AGRONÔMICO EM MAMOEIRO

3.2.1. INTRODUÇÃO

A utilização de marcadores moleculares tem beneficiado cada vez mais as pesquisas em melhoramento genético, principalmente para o desenvolvimento de mapas de ligação saturados (Chutimanitsakun et al., 2011). Na cultura do mamoeiro existem alguns estudos utilizando marcadores RAPD (Silva, 2006), ISSR, microssatélites (Ramos, 2007, 2010; Ramos et al., 2014;), e SSR-ESTs (Mendes, 2017). Entretanto, ainda são poucos os estudos com aplicação desses marcadores para o mapeamento genético da espécie.

O desenvolvimento de um mapa de ligação detalhado para a espécie *Carica papaya L.* pode melhorar a compreensão da arquitetura genética de características de importância para o melhoramento da cultura, bem como aumentar a eficiência dos programas de melhoramento (Sondur et.al., 1996). A construção do mapa genético proporciona desde a associação de marcadores com caracteres quantitativos (QTL) até a identificação de regiões genômicas associadas à característica de maior interesse (Ferreira e Grattapaglia, 1998).

Os recentes avanços das tecnologias de genotipagem de DNA em larga escala têm permitido a incorporação do mapeamento de QTL como ferramenta nos programas de melhoramento genético. O mapeamento de QTL consiste na estimativa do número, posição no genoma, efeitos genéticos, interações QTL x

ambientes e epistáticas (QTL x QTL) dos locos que controlam caracteres quantitativos (Doerge, 2002).

Quando identificados marcadores associados à QTL de grande efeito e que expliquem boa parte da variação fenotípica observada, esses marcadores podem ser utilizados em programas de seleção assistida (SAM), possibilitando uma seleção de genótipos de forma rápida e eficiente (Moretzsohn et al., 2009).

É comum a ocorrência de correlações genéticas para caracteres quantitativos, que podem ser devido aos efeitos de pleiotropia ou ligação gênica. Havendo detalhamento das causas dessas correlações, é possível delinear programas de seleção assistida que combinem as informações dos QTL de forma a maximizar os ganhos com seleção simultânea de vários caracteres, o que é muito importante para o melhoramento genético (Sabadin, 2008).

Ainda existem poucos trabalhos desenvolvidos visando identificação de QTL na cultura do mamão, em vista disso, esse trabalho objetivou identificar e determinar a localização genética e a ação gênica de QTL associadas às características agrônômicas e de qualidade do fruto com base em mapa genético, desenvolvido com marcadores SNP's.

3.2.2. REVISÃO

3.2.2.1. Mapeamento Genético

O mapa de ligação de uma espécie pode ser definido como um arranjo linear de um grupo de genes ou marcadores adjacentes e constitui-se no ordenamento e no estabelecimento da distância genética entre esses marcadores genéticos (Schuster e Cruz, 2004). Um mapa de ligação eficiente deve seguir critérios como simplicidade, robustez, transferência e uma relação de custo-eficácia (Lorieux et al., 2000).

A construção de mapas genéticos baseia-se na existência de desequilíbrio de ligação (DL), que é definido como desvios das frequências haplotípicas observadas, em relação às frequências esperadas sob a hipótese de

independência dos locos considerados (Coelho e Silva, 2002). Com isso, é de fundamental importância que exista máximo de polimorfismo entre os genitores da população de mapeamento, e que sejam produzidas gerações em que os locos estejam em desequilíbrio de ligação (Tanksley, 1993).

Um bom mapa de ligação deve ser “saturado” com um número elevado de marcadores. Os marcadores agrupados dentro de um mesmo “grupo de ligação”, ou seja, que co-segregam acima de um determinado limite definido estatisticamente (permanecem ligados), tendem a estar próximos ou incluir genes de um mesmo cromossomo (Collard et al., 2005).

A frequência de recombinação entre dois locos reflete a distância genética entre eles. Quanto maior à distância, maior a probabilidade de ocorrência de recombinação entre os locos, e quanto menor significa que possivelmente estarão ligados (Carneiro e Vieira, 2002). Uma vez detectados os marcadores ligados a uma determinada característica, é possível realizar a seleção de indivíduos com base apenas no fenótipo marcador, sem a necessidade de avaliação fenotípica da característica per se. A abordagem citada é conhecida como seleção assistida por marcadores (SAM) (Ferreira e Grattapaglia, 1998).

A relação entre distância de mapa e frequência de recombinação entre os pares de marcas pode ser estabelecida através das funções de mapeamento, que convertem as frações de recombinação em unidades de mapa denominado centiMorgans (cM) (Bhering e Cruz, 2008). A função mais simples é a de Haldane, que admite ocorrência de permutas genéticas independentes e totalmente ao acaso. A função de Kosambi admite a existência de interferência parcial nos cálculos da distância em centiMorgans, sendo que essa interferência significa que uma permuta é capaz de afetar a ocorrência de outras regiões adjacentes, ou seja, considera a ocorrência de permutas duplas (Schuster e Cruz, 2004).

O LOD-Score é a medida da fração de recombinação estimada entre dois marcadores e seu valor define a significância de ligação. O LOD-Score é calculado pela razão de máxima verossimilhança convertida para o logaritmo de base 10. Em geral, as ligações dos locos têm maior credibilidade quando os valores de LOD-Score são iguais ou maiores que 3 (Moulin, 2013).

São necessários pacotes computacionais otimizados para realização das análises de ligação e o ordenamento das marcas nos grupos de ligação. Os principais programas utilizados para a elaboração de mapas genéticos são:

Mapmaker/EXP (Lander et al., 1987), Gmendel (Liu e Knapp, 1990), Map Manager QTX (Manly et al., 2001) e JoinMap (Van Ooijen e Voorrips, 2001). Para a construção de mapas de ligação, os princípios básicos são praticamente os mesmos nestes programas estatísticos.

Estudos com a espécie *Carica papaya* L. já resultaram na construção de alguns mapas genéticos (Sondur et al, 1996; Liu et al, 2004; Ma et al., 2004; Chen et al., 2007; Blas et al., 2012; Pereira et al., 2018), fornecendo ferramentas essenciais para a análise genômica comparativa, seleção assistida por marcadores e dissecação genômica de traços complexos.

3.2.2.2. Identificação de QTL

Uma das maiores utilidades dos mapas genéticos nos programas de melhoramento de plantas é possibilitar o mapeamento de locos que controlam características quantitativas, poligênicas ou de herança complexa, os denominados QTL (TANKSLEY, 1993). Tais estudos possibilitam estimar a posição e o número de locos que controlam a característica quantitativa, assim como o modo de ação gênica (aditividade, dominância e epistasia), a decomposição da interação genótipos por ambientes ao nível de cada QTL, além de permitir estudos de sintenia ou mapeamento comparativo (Ferreira e Grattapaglia, 1998).

QTL, sigla derivada do inglês “quantitative traits loci”, são regiões do genoma responsáveis pela variação de um caráter quantitativo, e seu estudo permite a identificação e o mapeamento de características de maior interesse dos melhoristas. As características quantitativas possuem expressão fenotípica de variação contínua, atribuída à segregação simultânea de diversos genes distribuídos pelo genoma (Toledo et al., 2008).

É importante destacar que os QTL não conduzem a identificação de um gene específico, podendo corresponder à identificação de regiões que possuem até dezenas de genes (Ferreira e Grattapaglia, 1998; Toledo et al., 2008).

Em linhas gerais, o mapeamento de QTL em plantas apresenta dois objetivos principais: i) aumentar o conhecimento acerca da herança e arquitetura genética de características quantitativas, tanto dentro como entre espécies relacionadas; e ii) identificar marcadores que possam ser empregados na seleção de características complexas (Bernardo, 2008).

Dentre as metodologias para identificação de QTL, destacam-se o mapeamento por marcas-simples, mapeamento por intervalo, mapeamento por intervalo composto e Múltiplos QTL. O mapeamento por marca simples é baseado na comparação entre as médias das classes genotípicas dos marcadores, feitas por regressão linear, teste t, análise de variância e razão de verossimilhança. No mapeamento por intervalo, a associação entre o marcador e QTL pode ser estimada pelo método da máxima verossimilhança, que é fundamentado nas frequências conjuntas de um par de marcas adjacentes e um QTL pontual. O mapeamento por intervalo composto emprega a combinação de mapeamento de intervalo simples e a regressão linear múltipla, proporcionando maior resolução no mapeamento e permitindo a avaliação dos efeitos da interação QTL x ambientes (Schuster e Cruz, 2004).

O mapeamento por múltiplos intervalos foi proposto por Kao et al. (1999), seu maior desafio é considerar simultaneamente cada posição no genoma, pois cada QTL pode agir de forma independente, pode estar ligado a outro QTL ou interagir epistaticamente com outros QTL. Os QTL, quando em interação, são de grande interesse, pois indicam regiões do genoma não detectadas por outras metodologias (Doerge, 2002).

A abordagem estatística para localização por múltiplos QTL (Multiple QTL Mapping (MQM)) é mais poderosa que a abordagem de QTL-único, pois pode diferenciar entre QTL ligados ou em interação. Quando os alelos de QTL interagem, observa-se grande potencial de alterações no caráter quantitativo, podendo ocorrer a perda da expressão do caráter na presença de certas combinações de múltiplos QTL (Doerge, 2002).

A capacidade de detecção de um QTL é dada pela função da magnitude do seu efeito sobre determinada característica, e para que essa magnitude seja estimada corretamente, é necessário que os mapas genéticos possuam elevado número de marcadores bem distribuídos em todo o genoma. Quanto maior a distância entre dois marcadores, menor será a precisão da estimativa do QTL entre estes (Wu et al., 2007). Além disso, deve-se considerar a repetibilidade da informação da ligação entre os marcadores e os respectivos QTL nas diferentes populações, bem como a interação QTL x ambiente e a seleção simultânea de caracteres diferentes (Ferreira e Grattapaglia, 1998).

3.2.2.3. Mapeamento genético e identificação de QTL em mamoeiro

O primeiro mapa genético do mamoeiro foi construído usando marcadores RAPD e uma população F_2 derivada do cruzamento de uma linhagem desenvolvida pela Universidade do Hawaii e o genitor 'Sunrise'. Foram mapeados 62 marcadores, em 11 grupos de ligação compreendendo 999,3 cM. Nesse estudo foi também mapeado um locus que determina o sexo numa região de 14cM flanqueada por marcadores RAPD (Sondur et al., 1996).

Ma et al. (2004) construiu um mapa de alta densidade com 1.501 marcadores, incluindo 1.498 marcadores polimorfismo de comprimento de fragmentos amplificados (AFLP), 2 marcadores morfológicos e um marcador transgênico. Embora de alta densidade, o mapa não foi adequado para alinhar a sequência do genoma de mamoeiro a grupos de ligação e a integração de mapas genéticos e físicos, devido à natureza desconhecida dos marcadores AFLP.

Para superar essa limitação, foram utilizados marcadores de repetição de sequência simples (SSRs) ou microssatélites, baseados em sequências altamente informativas para construir o segundo mapa genético, com 707 marcadores, incluindo 706 marcadores SSR, baseados em sequência e um marcador morfológico (Chen et al., 2007).

Estudos com marcadores polimorfismo de uma única base (SNPs) vêm crescendo cada vez mais, devido à sua abundância natural ao longo do genoma, por ser a forma mais frequente de polimorfismo de um organismo e pela capacidade de gerar grande número de informações genéticas por ensaio (Chagné et al., 2007).

Os SNP's representam uma abordagem mais interessante para estudos de genotipagem, pois são geneticamente estáveis e passíveis de automatização (Vignal et al., 2002). Devido a isso, a equipe de genética e melhoramento da UENF desenvolveu um mapa genético com alto grau de saturação, utilizando-se para tal marcadores SNPs desenvolvidos a partir de bibliotecas RADseq (Restriction-site Associated DNA Sequencing) para posterior identificação de QTL associados às principais características avaliadas em programas de melhoramento do mamoeiro (Pereira et al., 2018).

O mapa obtido apresenta 1.235 marcadores SNPs de alta qualidade, agrupados em 10 grupos de ligação, estando o cromossomo 1 dividido em dois subgrupos. Apesar de o mapa genético estar saturado, novos marcadores podem

ser adicionados a ele para torná-lo ainda mais preciso e, possivelmente, poder unir os dois subgrupos do cromossomo 1 (Pereira et al., 2018).

Os estudos envolvendo identificação de QTL em mamoeiro ainda são poucos. Podemos destacar trabalhos como o de Blas et al. (2012), que identificaram quatorze QTL capazes de explicar de 5 a 23% da variância fenotípica observada, nos grupos de ligação 2, 3, 7 e 9, para tamanho e forma do fruto.

Mendes (2017) conseguiu identificar três QTL, sendo: um QTL associado à firmeza da polpa, um QTL associado à firmeza do fruto e um QTL associado às duas características. A variação fenotípica explicada pelos QTL variou de 1,49 a 9,66%. Já Poltronieri (2018) identificou 51 QTLs associados à resistência a pinta preta e mancha de phoma, utilizando o mapa genético proposto por Pereira et al. (2018).

Outro trabalho interessante que apresenta grande contribuição para a cultura é o trabalho de Bohry (2018), onde foram identificados 186 SNPs associados a 225 QTLs, utilizando dados de 14 características (teor de sólidos solúveis, firmeza interna ou da polpa, firmeza externa ou do fruto, espessura da polpa, diâmetro do fruto, comprimento do fruto, peso de frutos, altura de planta, diâmetro do caule, número de frutos comerciais, número de frutos totais, produção, número de frutos deformados e número de nós sem fruto). Estes SNPs foram submetidos ao desenho de *primers*, e foi possível desenhar SNAPs para 181 SNPs, totalizando 362 SNAPs desenhados, dos quais 10 foram sintetizados e validados.

3.2.2.4. Correlações entre as características

O uso de correlação se torna importante, pois, através do conhecimento da magnitude do desempenho de uma variável, pode-se avaliar a influência sobre outra, que seja de interesse do melhorista. As correlações entre as características podem ser fenotípicas, genotípicas e ambientais.

A correlação fenotípica é feita com base nos dados coletados, podendo induzir os melhoristas a erros (Chaudhary et al., 1973). As correlações genéticas podem ser causadas por pleiotropismo, fenômeno pelo qual um gene influencia dois ou mais caracteres. As ligações gênicas podem, também, ser a causa da correlação, no entanto, essa correlação é transitória e ocorre principalmente em populações derivadas de cruzamentos entre linhagens divergentes (Falconer e

Mackay, 1996). Para caracteres quantitativos, é comum a ocorrência de correlações genéticas.

Segundo estudos realizados por Cruz et al. (2012), o ambiente é a causa de correlação entre características, quando estas estão influenciadas pelas mesmas condições. Se um ambiente favorece um caráter em detrimento do outro, as correlações serão negativas; serão positivas se as duas variáveis analisadas forem beneficiadas ou prejudicadas juntas pelas mesmas condições ambientais.

As análises de correlação entre as variáveis são essenciais na determinação dos critérios para a seleção, porém, a magnitude e o valor das correlações não são suficientes para esclarecer as relações entre as variáveis (Cruz et al., 2012). Os coeficientes de correlação podem resultar em equívocos de estratégia de seleção, pois a alta magnitude da correlação entre dois caracteres pode ocorrer em virtude do efeito indireto de um terceiro ou de um grupo de caracteres (Santos et al., 2017).

Em mamoeiro já foram realizados alguns estudos com essa abordagem. Silva et al. (2007) sugerem a partir da análise de correlação que a seleção de plantas de mamoeiro com maior diâmetro do caule pode resultar em plantas mais produtivas, em virtude da alta correlação genética entre essas características.

Ferreira et al. (2012) avaliou a relação entre diversas características morfoagronômicas do mamoeiro por meio de estimativas de correlações genéticas, e encontrou resultados semelhantes. Observou-se que o aumento da massa de frutos é conseguido com aumento do diâmetro do caule, bem como com aumento do comprimento dos frutos e da espessura menor da polpa; o aumento do número de frutos pode ser alcançado com aumento do diâmetro da copa das plantas e com a diminuição da altura das plantas, bem como com aumento do diâmetro dos frutos e diminuição do comprimento dos frutos.

Oliveira et al. (2010) verificou como o número de frutos comerciais por planta se relaciona com 16 características morfológicas e agronômicas do mamoeiro (*Carica papaya* L.). O número de frutos comerciais se correlacionou positivamente com número de frutos por axila e negativamente com diâmetro da cavidade do fruto, espessura da polpa, peso, comprimento e diâmetro do fruto.

Souza et al. (2014) avaliou a qualidade pós-colheita e a correlação entre as características físicas e químicas de frutos de mamoeiro. Os resultados dessa pesquisa concluíram que a seleção de frutos com maior diâmetro reflete também

em frutos de maior comprimento, que o maior teor de sólidos solúveis depende de menor pH dos frutos e que a menor acidez permite frutos com melhor “Ratio”.

3.2.3. MATERIAL E MÉTODOS

3.2.3.1. Obtenção de linhagens

O material vegetal utilizado neste estudo foi obtido originalmente do cruzamento dos genitores Sekati e JS-12, provenientes do grupo Formosa, procedentes do banco de germoplasma UENF/Caliman, localizado na Empresa Caliman Agrícola S/A, na cidade de Linhares – ES. O genitor Sekati (linhagem) apresenta frutos com boa firmeza e baixo teor de sólidos solúveis (°Brix) (Yamanishi et al., 2006). O genitor JS-12, segundo estudo realizado por Cardoso et al. (2015), demonstra firmeza moderada de frutos e alto teor de sólidos solúveis (°Brix).

A indicação deste cruzamento, além das características individuais *per se*, foi também proveniente de avaliações de cruzamentos em dialelo parcial (Cardoso, 2012), as quais indicaram destacada capacidade de combinação do mesmo quanto a características morfoagronômicas (Cardoso et al., 2014, 2015, 2017). O cruzamento Sekati x JS-12 deu origem a um indivíduo F_1 , o qual foi autofecundado, originando-se assim a população F_2 que foi utilizada como a população de mapeamento. A população F_2 foi avançada via método SSD (*Single Seed Descent* – descendente de uma única semente), por duas gerações, obtendo-se a população F_4 , a qual foi utilizada para fenotipagem, visando à identificação de QTL (locos de herança quantitativa) (Figura 1).

3.2.3.2. Condução do experimento

O ensaio foi realizado na Empresa Caliman Agrícola S.A localizada no município de Linhares, situado geograficamente entre os paralelos 19° 06' – 19° 18' de latitude sul e entre os meridianos 39° 45' – 40° 19' de longitude oeste. O clima da região é do tipo Awi de Koppen (tropical úmido), com chuvas no verão e inverno seco. O experimento foi composto por uma população de 97 linhagens F_4 . O

delineamento experimental utilizado foi blocos casualizados com seis repetições, sendo uma planta por parcela, totalizando 582 plantas, distribuídas em um espaçamento de 3.6 m entre fileiras e 1.5 m entre plantas na fileira. O semeio dos 97 tratamentos foi realizado em março de 2015 e transplantados para o campo em abril de 2015. O plantio foi realizado com três mudas por cova e, após a sexagem (três meses após o plantio), foi mantida apenas uma planta hermafrodita. Cada planta foi identificada com uma etiqueta fixada ao solo, contendo informações como repetição e tratamento.

Os tratos culturais foram conforme práticas adotadas em plantios comerciais da empresa Caliman Agrícola S.A, com irrigação por gotejamento, na base da planta e controle fitossanitário mediante controle químico de plantas daninhas, pragas e patógenos.

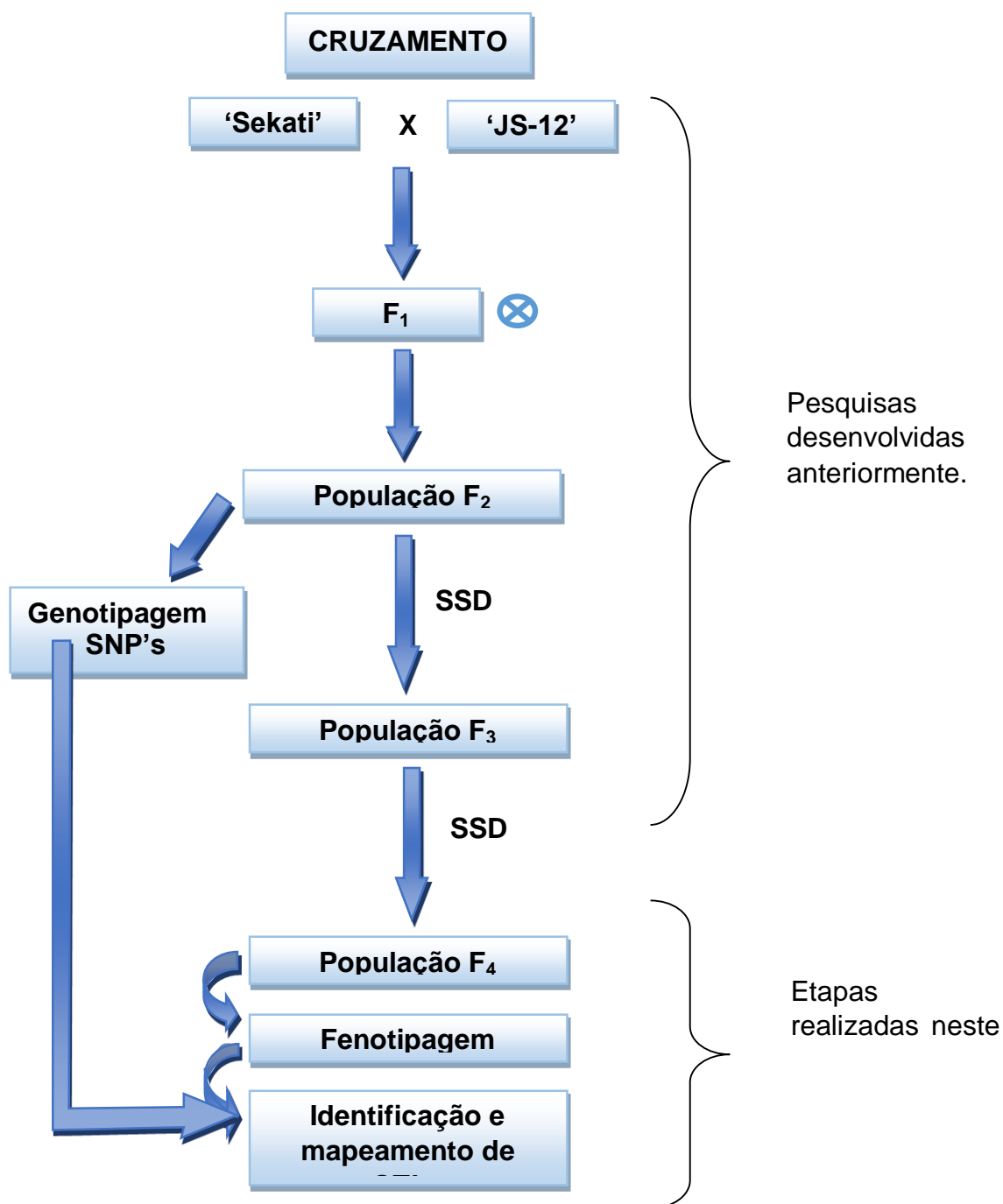


Figura 1- Fluxograma das etapas de melhoramento genético e de cruzamentos para o mapeamento genético do mamoeiro e identificação de QTL (Poltronieri, 2018).

3.2.3.3. Obtenção dos dados fenotípicos

A avaliação morfoagronômica foi realizada em todas as plantas nos seis blocos. Realizaram-se três avaliações de campo, nos meses de novembro de 2015, março e junho de 2016, com o intuito de observar o comportamento das plantas nas diferentes condições ambientais e, deste modo, obter médias mais precisas e confiáveis para cada característica.

As características altura da planta (AP), diâmetro do caule (DC), altura de inserção do primeiro fruto (AIPF), número de frutos comerciais (NFC), número de frutos deformados (NFD) e número de nós sem fruto (NNSF), foram avaliadas através de imagem digital utilizando o software Image J como proposto por Cortes et al (2017).

A avaliação de qualidade dos frutos foi realizada após os frutos ficarem três dias de repouso para que pudesse ser observado o estágio de maturação do fruto (EMF) e da polpa (EMP), e assim poder inferir sobre o tempo de prateleira. Para essas características foi utilizada uma escala proposta por Basulto et al (2009). Os frutos foram avaliados quanto as características peso médio do fruto (PMF), a firmeza do fruto (FF) e da polpa (FP), o teor de sólidos solúveis (TSS) ainda no laboratório, conforme metodologia descrita por Silva et al (2008). E posteriormente foram digitalizados para que fosse realizada a avaliação por imagem das características comprimento médio de fruto (CF), diâmetro médio de fruto (DF) e espessura da polpa (EP) conforme Cortes et al (2017). Foi calculada também a produtividade estimada (PROD) levando em consideração o NFC e o PMF.

3.2.3.4. Correlações genotípicas simples

Como mencionando no capítulo anterior, o conjunto de dados fenotípicos foram submetidos à análise de parâmetros genéticos utilizando o procedimento REML/BLUP. Após a obtenção das médias corrigidas pelo procedimento BLUP, foram estimadas as correlações genéticas a partir dos valores genotípicos (u+g) entre as características avaliadas utilizando o software Selegem (Resende, 2016).

3.2.3.5. Mapeamento de QTL

O conjunto de dados fenotípicos estabelecidos para as dezesseis características quantitativas (AP, AIPF, DC, NFC, NFD, NNSF, PMF, EMF, EMP,

FF, FP, TSS, EP, CF, DF e PROD), juntamente com os marcadores SNP's que compõem o mapa genético do mamoeiro, foi utilizado para análise da associação característica-marcador visando à identificação de QTL.

O mapa genético de mamoeiro utilizado no estudo apresenta 1.235 marcadores SNP's, agrupados em 10 grupos de ligação (GL), sendo o cromossomo 1 dividido em dois subgrupos (GL9 e GL10). Com cobertura total de 3.442,3 cM e densidade de 1 marcador SNP a cada 2,8 cM (Pereira et al., 2015).

Por intermédio da estatística *W* (Shapiro-Wilk), foram avaliados os dados fenotípicos da população F_4 , quanto ao seu ajuste à distribuição normal (Shapiro e Wilk, 1965). Quando não foi observada distribuição normal, utilizou-se a função de mapeamento *Two parts + MQM*, que associa dados não paramétricos ao modelo de múltiplos QTL (MQM).

As análises de QTL foram realizadas com o auxílio do pacote R/qtl do programa R (www.r-project.org). O *LOD threshold* para cada característica foi identificado, considerando o teste de permutação, com erro de 0,05 sobre 1000 permutações por dado. Os QTL foram identificados pelo método de intervalos simples (*Interval Mapping*), a cada 2,5 cM, a fim de encontrar regiões com potenciais QTL. Na região dos potenciais QTL, o marcador com o maior valor de LOD foi tomado como cofator, e os dados foram reanalisados com o uso da função de mapeamento MQM (*Multiple QTL Model*). Adotou-se como critério de evidência de possível QTL os picos de LOD Score com valores superiores a 2,0. Em seguida, estimou-se a porcentagem da variância explicada pelos QTL por meio da função "makeqtl" do pacote R/Qtl.

Os efeitos gênicos (a = efeito aditivo e d = efeito de dominância) e a porcentagem de variação individual fenotípica atribuível a um QTL foram estimados, segundo Broman e Sen (2009), com base na posição de QTL de máxima verossimilhança. Os efeitos gênicos foram obtidos por meio das seguintes funções:

Estimador do efeito aditivo:

$$a = \frac{(\mu_{BB} - \mu_{AA})}{2}$$

Estimador do efeito de dominância:

$$d = \mu_{AB} - \frac{(\mu_{AA} + \mu_{BB})}{2}$$

O grau médio de dominância para um QTL foi calculado como a razão de d/a . A ação gênica foi determinada de acordo com as diretrizes apresentadas por Stuber et al. (1987), que consideram a ação gênica aditiva (A) = 0 a 0,20; dominância parcial (DP) = 0,21 a 0,80; dominância (D) = 0,81 a 1,20; e sobre dominância (SD) = >1,20. O sinal do componente aditivo do efeito do alelo B (de JS-12) definiu o pai contribuinte para cada QTL: se positivo, o alelo que aumenta a média da característica veio do genótipo JS-12; se negativo, o alelo veio do genótipo Sekati.

Para a classificação dos efeitos dos QTL considerou-se a amplitude do R^2 . Classificaram-se os QTL em: pequeno efeito, R^2 inferior a 5%; efeito médio com R^2 entre 5% e 15%; grande efeito com R^2 acima de 15%.

3.2.4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.2.4.1. Dados fenotípicos

Quanto aos dados fenotípicos (Tabela 1, Figura 2 e 3) foi observada variabilidade genética entre as linhagens estudadas, como mencionado no capítulo anterior. Numa visão geral, a maioria dos genótipos na população F_4 apresentou valores próximos da média para todas as características avaliadas.

Ao comparar com dados de Cardoso (2012) que avaliou os parentais e o F_1 que deu origem a população estudada, percebe-se que podemos ainda na população F_4 selecionar indivíduos com características superiores aos parentais. Com isso, surge a possibilidade de indicação de novos genitores para futuros híbridos.

A maioria das dezesseis características avaliadas apresentaram valores que aproximaram-se da distribuição normal ($W = 0.96$; Shapiro e Wilk, 1965), permitindo, desta forma, a utilização do modelo de múltiplos QTL (MQM). Apenas três características (NFD, FP e DF) apresentaram distribuição não-normal. Nesse caso optou-se por utilizar o modelo two parts + múltiplo QTL, que inicialmente realiza as análises de forma não-paramétrica e, posteriormente, trabalha com a análise dos QTL presentes em cada grupo de ligação (Tabela 1).

Tabela 1 - Médias de plantas F₄ (População de Sekati X JS12), valores mínimo e máximo para cada característica e teste de normalidade.

Tratamento	F₄	Mín – Máx (F₄)	Shapiro-Wilk
AP	155.54	105.06 - 193.76	0.99
AIPF	72.27	40.01 - 113.11	0.99
DC	8.13	6.41 - 10.62	0.99
NFC	25.35	9.0 - 46.0	0.98
NFD	5.91	1.0 - 16.0	0.95
NNSF	19.34	5.0 - 32.0	0.99
PMF	735.37	419.3 - 1418	0.96
EMF	1.95	0 - 3	0.97
EMP	1.71	1 - 3	0.96
FF	113.82	73.9 - 150.5	0.98
FP	89.57	45.5 - 111.6	0.90
TSS	10.51	8.0 - 13.9	0.97
EP	2.23	1.6 - 2.8	0.99
DF	9.19	6.40 - 14.32	0.94
CF	20.59	15.91 - 26.76	0.97
PROD	18.12	8.33 - 33.11	0.98

AP: Altura de planta (cm); AIPF: Altura de inserção do primeiro fruto (cm); DC: Diâmetro do caule (cm); NFC: Número de frutos comerciais; NFD: Número de frutos deformados; NNSF: Número de Nós sem fruto; PMF: Peso médio do fruto (g); EMF: Estádio de maturação do fruto (escala); EMP: Estádio de maturação da polpa (escala); FF: Firmeza do fruto; FP: Firmeza da polpa; TSS: Teor de sólidos solúveis (°brix); EP: Espessura da polpa (cm); DF: Diâmetro do fruto (cm); CF: Comprimento do fruto (cm); PROD: Produtividade por planta (kg/pl).

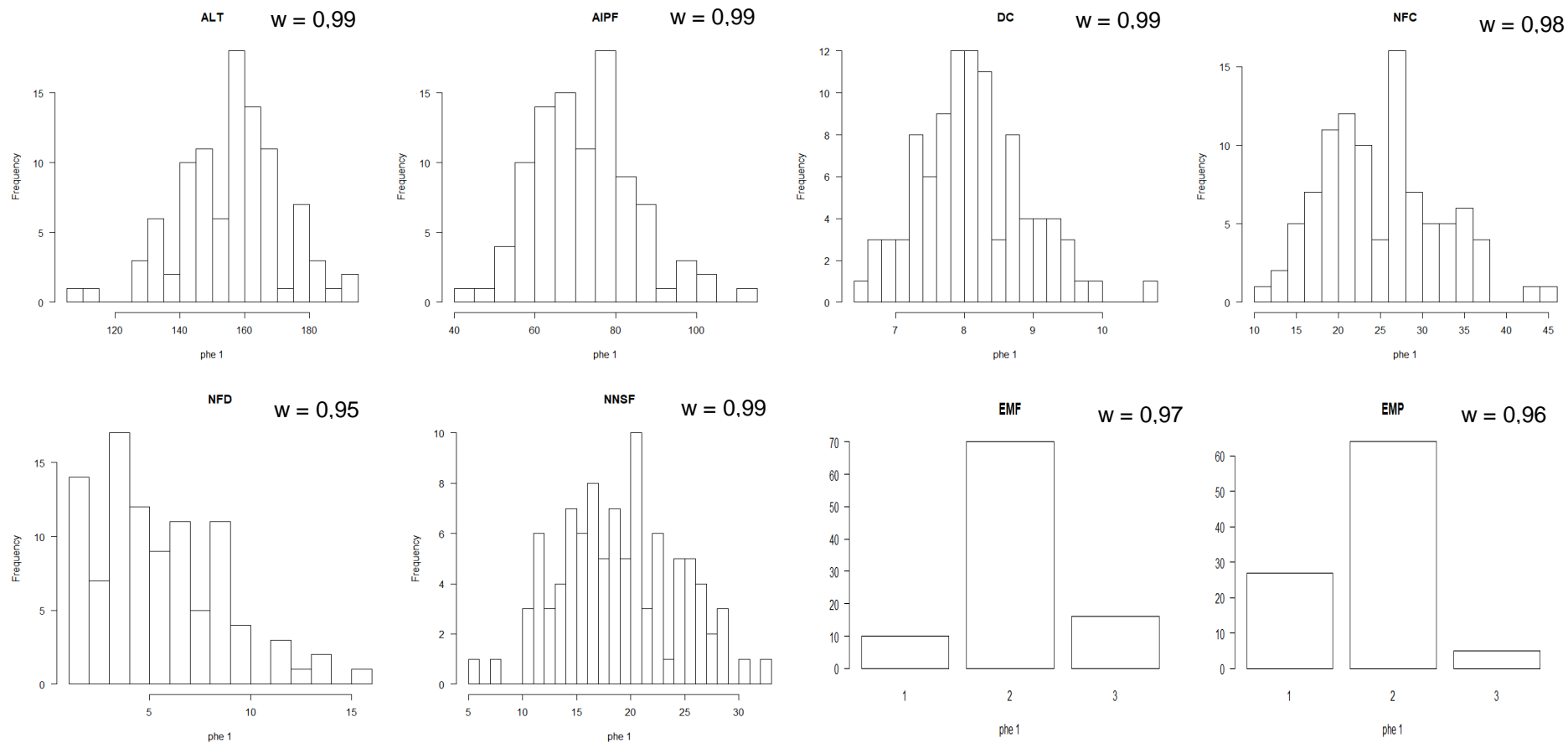


Figura 2 – Histogramas de 8 características morfoagronômicas avaliadas em uma população F_4 com 97 genótipos obtidos pelo cruzamento entre Sekati e JS-12. Os dados apresentados indicam as médias fenotípicas dos respectivos genótipos. AP: Altura de planta (cm); AIPF: Altura de inserção do primeiro fruto (cm); DC: Diâmetro do caule (cm); NFC: Número de frutos comerciais; NFD: Número de frutos deformados; NNSF: Número de Nós sem fruto; EMF: Estádio de maturação do fruto (escala); EMP: Estádio de maturação da polpa (escala).

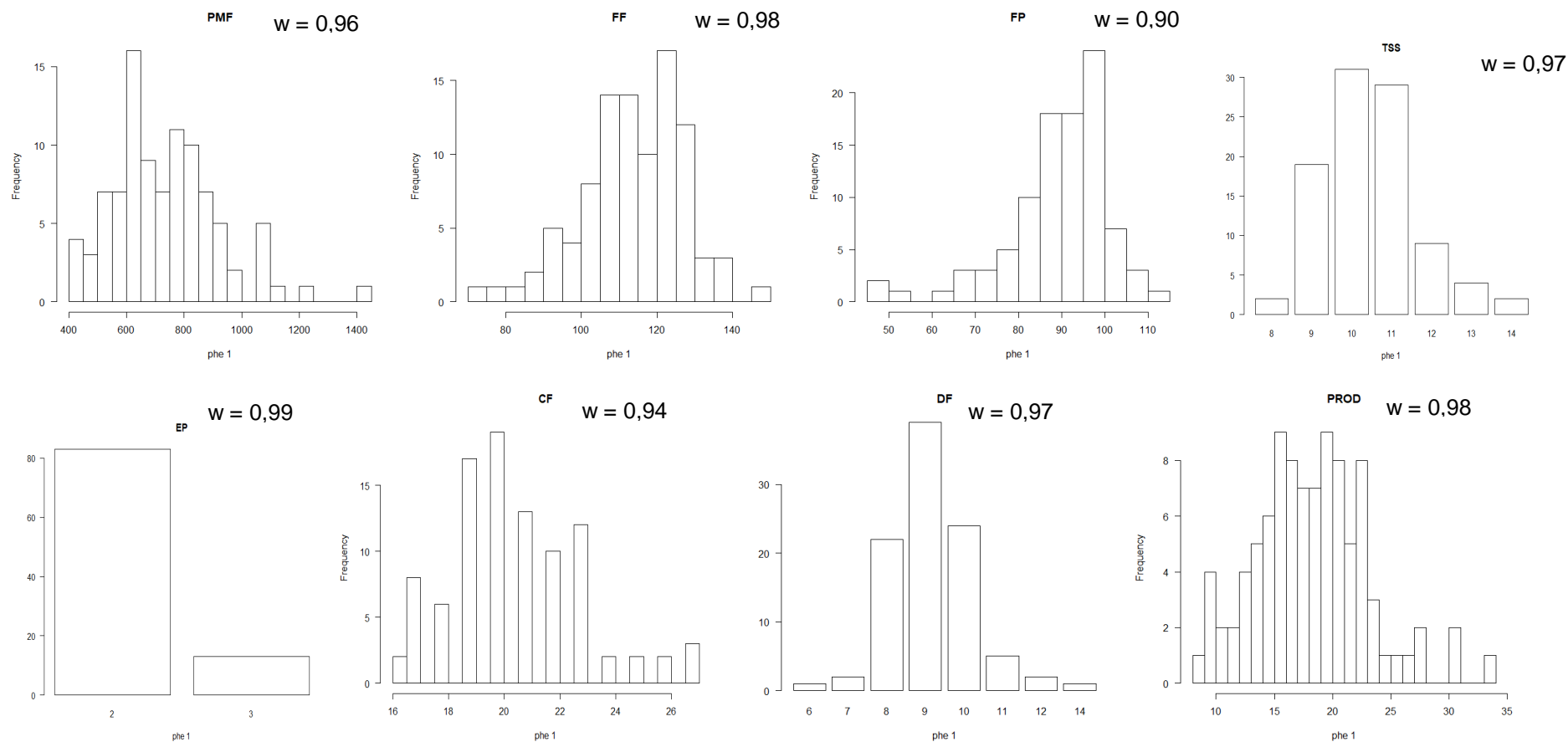


Figura 3 – Histogramas de 8 características de qualidade de fruto avaliadas em uma população F₄ com 97 genótipos obtidos pelo cruzamento entre Sekati e JS-12. Os dados apresentados indicam as médias fenotípicas dos respectivos genótipos. PMF: Peso médio do fruto (g); FF: Firmeza do fruto; FP: Firmeza da polpa; TSS: Teor de sólidos solúveis (%brix); EP: Espessura da polpa (cm); DF: Diâmetro do fruto (cm); CF: Comprimento do fruto (cm); PROD: Produtividade por planta (kg/pl).

3.2.4.2. Correlações Genotípicas Simples

As estimativas dos coeficientes de correlação genotípica (r_g) (Tabela 2), apresentaram valores de correlação menor que 0,5 para a maioria das características. Entretanto, mesmo com valores medianos e baixos, foi possível identificar correlações altamente significativas.

As maiores correlações significativas (acima de 0,4) foram observadas entre as características AP x EMP, AIPF x DC, NFD x NNSF, NFD x PMF, NFD x EMP, NFD x FP, NNSF x DF, PMF x DF, EMF x FP, EMP x DF, FF x DF, FP x EP, CF x PROD.

Enfatizando as características de maior importância agrônômica no melhoramento do mamoeiro (FF, TSS e PROD), pode-se observar que houve correlações positivas entre a característica FF e as características AP, NFD, PMF, EMP, EP, DF e CF. Foram observadas também correlações negativas com a variável FP. Não foram observadas correlações significativas entre FF e PROD.

De acordo com Nogueira et al. (2012), na interpretação de correlações, três aspectos devem ser considerados: a magnitude, a direção e a significância. Estimativa de coeficiente de correlação positiva indica a tendência de uma variável aumentar quando a outra também aumenta, e correlações negativas indicam tendência de uma variável aumentar enquanto a outra diminui.

Analisando a característica TSS, a maioria das correlações com outras características não foram significativas, entretanto observou-se correlações negativas com as variáveis EP, DF e EMF.

Quanto à característica PROD, observou-se correlações positivas com as características NFC, EMF, FP, e CF. Foram observadas também correlações negativas com as variáveis AP, AIPF, e DC. Com base nos resultados expostos, vale destacar a existência de correlação genética negativa entre DC x PROD, diferentemente do que já foi encontrado em outros estudos. Silva et al. (2007) sugerem que a seleção de plantas de mamoeiro com maior diâmetro do caule pode resultar em plantas mais produtivas, em virtude da alta correlação genética positiva entre essas características. Entretanto, como as plantas avaliadas passaram por um período de stress ambiental devido à época de seca, pode-se inferir que mesmo com o DC menor, essas plantas ainda assim foram produtivas, evidenciando certa vantagem desses genótipos.

Já em relação à correlação entre PROD e NFC e CF, pode-se inferir que quanto maior número de frutos comerciais e maiores forem os frutos mais produtivos será a planta. Outra característica que se correlaciona positivamente com a produção é a firmeza da polpa, ou seja, as plantas mais produtivas tendem a produzir frutos mais firmes, o que é interessante para o comércio do mamão já que um dos objetivos dos programas de melhoramento é diminuir os danos causados pelo transporte e aumentar o seu tempo de prateleira.

Tabela 2. Coeficientes de correlação genotípica entre as características agrônômicas e de qualidade de fruto avaliadas em 130 linhagens F4, em Linhares - ES.

Variáveis	AP	AIPF	DC	NFC	NFD	NNSF	PMF	EMF	EMP	FF	FP	TSS	EP	DF	CF	PROD
AP	1	0,20*	0,25**	-0,07 ^{ns}	0,25**	0,21*	0,28**	0,03 ^{ns}	0,66**	0,33**	-0,16 ^{ns}	0,12 ^{ns}	0,28**	0,30**	-0,05 ^{ns}	-0,16**
AIPF		1	0,73**	-0,03 ^{ns}	0,11 ^{ns}	0,14 ^{ns}	0,20*	0,00 ^{ns}	0,24**	0,02 ^{ns}	-0,14 ^{ns}	-0,06 ^{ns}	0,09 ^{ns}	0,14 ^{ns}	-0,41**	-0,24**
DC			1	-0,07 ^{ns}	0,15 ^{ns}	0,07 ^{ns}	0,22**	0,10 ^{ns}	0,25**	0,07 ^{ns}	-0,02 ^{ns}	-0,01 ^{ns}	0,07 ^{ns}	0,16 ^{ns}	-0,34**	-0,21**
NFC				1	-0,05 ^{ns}	-0,23**	-0,16 ^{ns}	-0,02 ^{ns}	0,03 ^{ns}	-0,11 ^{ns}	0,15 ^{ns}	0,05 ^{ns}	-0,23**	-0,17*	0,40**	0,44**
NFD					1	0,40**	0,55**	0,16 ^{ns}	0,45**	0,34**	-0,42**	-0,17 ^{ns}	0,38**	0,73**	-0,08 ^{ns}	0,04 ^{ns}
NNSF						1	0,47**	0,19*	0,28**	0,03 ^{ns}	-0,32**	-0,10 ^{ns}	0,21*	0,59**	-0,10 ^{ns}	-0,02 ^{ns}
PMF							1	0,28**	0,37**	0,26**	-0,33**	-0,14 ^{ns}	0,33**	0,83**	-0,03 ^{ns}	0,02 ^{ns}
EMF								1	-0,14 ^{ns}	-0,07 ^{ns}	0,56**	-0,19*	-0,28**	0,36**	-0,01 ^{ns}	0,25**
EMP									1	0,29**	-0,48**	-0,16 ^{ns}	0,31**	0,45**	-0,04 ^{ns}	-0,11 ^{ns}
FF										1	-0,28**	0,06 ^{ns}	0,24**	0,30**	-0,12 ^{ns}	-0,13 ^{ns}
FP											1	0,02 ^{ns}	-0,61**	-0,41**	0,08 ^{ns}	0,27**
TSS												1	-0,25**	-0,21**	0,05 ^{ns}	-0,10 ^{ns}
EP													1	0,37**	-0,10 ^{ns}	-0,17 ^{ns}
DF														1	-0,05 ^{ns}	0,03 ^{ns}
CF															1	0,48**
PROD																1

AP: Altura de planta (cm); AIPF: Altura de inserção do primeiro fruto (cm); DC: Diâmetro do caule (cm); NFC: Número de frutos comerciais; NFD: Número de frutos deformados; NNSF: Número de Nós sem fruto; PMF: Peso médio do fruto (g); EMF: Estádio de maturação do fruto (escala); EMP: Estádio de maturação da polpa (escala); FF: Firmeza do fruto; FP: Firmeza da polpa; TSS: Teor de sólidos solúveis (°brix); EP: Espessura da polpa (cm); DF: Diâmetro do fruto (cm); CF: Comprimento do fruto (cm); PROD: Produtividade por planta (kg/pl).

3.2.4.3. Identificação de QTL para todas as características avaliadas

Os QTL considerados no presente estudo apresentaram relação entre característica e marcador com LOD Score superior a 2. Com base nisso, foram identificados um total de 176 QTL para as dezesseis características avaliadas, distribuídos pelos 10 grupos de ligação como mostra a Figura 4.

Foram observados de 5 a 16 QTL para cada característica, sendo que todos os 10 grupos de ligação apresentaram QTL. Já em relação à porcentagem de variação explicada por cada QTL foi possível perceber uma variação de 1,01% a 36,68%, ou seja, foram identificados QTLs de grande, médio e pequeno efeito (Tabela 3).

A característica número de frutos deformados (NFD) foi a detentora de mais QTL, apresentando 16 QTL nos grupos de ligação 1, 4, 5, 6, 7, 8 e 9. A característica diâmetro do fruto (DF) foi a detentora de menos QTL, apresentando apenas 5 QTL, presentes no grupo de ligação 1, 6, 8, 9 e 10. As localizações dos QTL, os marcadores associados, os cromossomos, porcentagem de variação fenotípica explicada por cada marcador, efeitos dos QTL, dentre outros parâmetros, podem ser visualizados com mais detalhes na Tabela 1 dos Anexos.

A variação fenotípica total explicada pelos QTL foi de 95,39% para AP, 91,20% para AIPF, 87,53% para DC, 87,14% para NFC, 77,66% para NFD, 95,93% para NNSF, 93,52% para PMF, 71,01% para EMF, 84,32% para EMP, 94,10% para FF, 51,62% para FP, 97,02% para EP, 44,41% para DF, 87,18% para CF e 71,55% para PROD (Tabela 3).

Em geral, o parental que mais contribuiu com mais alelos para o aumento da média foi o genótipo Sekati (Tabela 3), entretanto foi possível observar que ambos parentais contribuíram para o aumento da média em todas as características avaliadas. Isso sugere que a população em estudo pode apresentar genótipos com segregação transgressiva para algumas características.

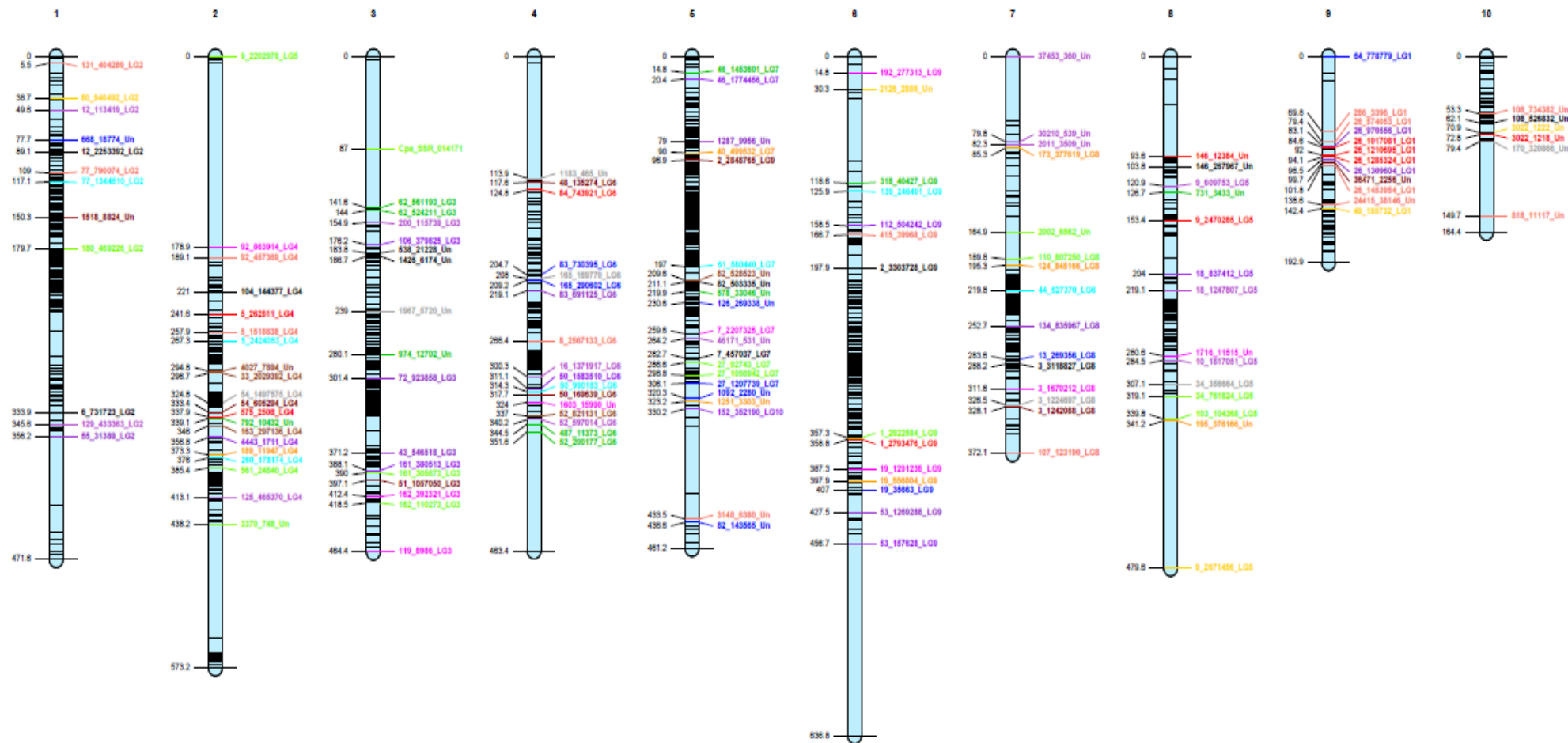


Figura 4 – Mapa de ligação contendo os marcadores associados aos 176 QTL ao longo dos 10 grupos de ligação em uma população F_4 com 97 genótipos obtidos do cruzamento entre Sekati e JS-12.

Tabela 3 – Número de QTL encontrados para cada característica avaliada, porcentagem total da variação explicada, ação gênica predominante parental que mais contribuiu para o aumento da média em cada característica.

Característica	Nº de QTL	Nº de QTL de alto efeito	Nº de QTL de médio efeito	Nº de QTL de baixo efeito	%Variação Total	Var mín - Var máx	Ação gênica predominante	Contribuição parental	
								JS 12	SEKATI
AP	11	7	2	2	95.39	2.92 - 36.68%	SD	9	2
AIPF	14	5	4	5	91.20	2.01 - 24.83%	DP	11	3
DC	12	1	9	2	87.53	2.63 - 15.19%	SD	2	10
NFC	11	5	8	2	87.14	2.54 - 28.33%	SD	4	7
NFD	16	0	8	8	77.66	2.34 - 10.7%	SD	8	8
NNSF	11	8	5	0	95.93	5.42- 33.07%	SD	5	6
PMF	10	0	10	0	93.52	8.15 - 14.73%	SD	4	6
EMF	9	4	4	1	71.01	3.11 - 21.20%	SD	5	4
EMP	11	2	7	2	84.32	2.28 - 23.13%	SD	8	3
FF	15	1	8	6	94.10	1.01 - 16.22%	DP	8	7
FP	6	2	3	1	51.62	4.07 - 17.57%	-	1	5
TSS	14	3	6	5	91.60	2.07 - 28.49%	SD	6	8
EP	9	5	3	1	97.02	1.91 - 19.32%	SD	3	6
DF	5	1	4	0	44.41	6.67 - 19.76%	-	3	2
CF	14	4	8	2	87.18	1.13 - 25.62%	SD	10	4
PROD	8	4	4	0	71.55	7.4 - 25.80%	SD	3	5

AP: Altura de planta (cm); AIPF: Altura de inserção do primeiro fruto (cm); DC: Diâmetro do caule (cm); NFC: Número de frutos comerciais; NFD: Número de frutos deformados; NNSF: Número de Nós sem fruto; PMF: Peso médio do fruto (g); EMF: Estádio de maturação do fruto (escala); EMP: Estádio de maturação da polpa (escala); FF: Firmeza do fruto; FP: Firmeza da polpa; TSS: Teor de sólidos solúveis (°brix); EP: Espessura da polpa (cm); DF: Diâmetro do fruto (cm); CF: Comprimento do fruto (cm); PROD: Produtividade por planta (kg/pl).

Dentre os 176 QTL identificados, foram encontrados 37 QTL de menor efeito, 93 QTL de médio efeito e 52 QTL de alto efeito. As características AIPF e NNSF apresentaram o maior número de QTL de alto efeito. A característica PMF não apresentou nenhum QTL de alto efeito, porém todos QTL encontrados foram de médio efeito (Tabela 3).

St.Clair (2010) afirma que a detecção dos QTL de efeito maior, pode estar ligada à presença de genes de forte efeito qualitativo. Entretanto, o percentual de variação fenotípica explicada por um QTL não é uma propriedade fixa, podendo variar com o tamanho, tipo de população e com o ambiente.

A maioria das marcas associadas aos QTL foi do tipo SD (sobredominância). De acordo com Ramalho et al. (2012), se há sobredominância no indivíduo heterozigótico, uma hipótese que explica tal ocorrência é a produção de duas enzimas funcionais, em que o desempenho em termos fenotípicos de uma seria superior ao da outra. Outra hipótese é a pleiotropia, em que o mesmo gene governa mais de uma característica. Neste caso, um par de alelos determina duas ou mais características (Falconer, 1987).

Percebe-se que os efeitos gênicos relativos aos desvios de dominância foram os que mais contribuíram para explicar a variabilidade disponível para a maioria dos caracteres estudados. Isto sugere a viabilidade da utilização de hibridações como estratégia de melhoramento.

Em cada QTL identificado por intervalo de mapeamento, o pico (posição de QTL ligado) é flanqueado por loci que estão associados às características avaliadas. Na Tabela 1 dos Anexos é possível observar o marcador que se encontra associado a cada QTL, nos diferentes grupos de ligação.

Alguns marcadores estiveram associados a mais de uma característica sugerindo que existem genes próximos, ou algum caso de pleiotropia. Foram encontrados marcadores associados a mais de uma característica em quase todos os GL, com exceção do GL 4. No GL 1 (cromossomo 2) foram encontrados três marcadores, o marcador 12_113419_LG2 associado à NFD, NNSF, EMP e TSS; o marcador 77_790074_LG2 associado à NFC e CF; e o marcador 80_940492_LG2 associado à NFC e DF.

No GL 2 (cromossomo 4) foram encontrados três marcadores associados a mais de uma característica. O marcador 3370_748_Un associado à EMP e FF; o marcador 561_24840_LG4 associado à DC e FF; e o marcador 92_863914_LG4

associado à PMF e FF. No GL 3 (cromossomo 3) foram encontrados dois marcadores associados a mais de uma característica, o marcador 51_1057050_LG3 associado à FF e PROD e o marcador 62_524211_LG3 associado à AIPF e DC.

No GL 5 (cromossomo 7) somente um marcador esteve nessa condição que foi o 7_2207325_LG7, associado à AIPF, PMF e NFD. Já no GL 6 (cromossomo 9), foram encontrados quatro marcadores, a saber: o marcador 112_504242_LG9 associado à NNSF e EMP; o marcador 2126_2859_Un associado à PMF e DF; o marcador 53_1269288_LG9 associado à NFD e EP; e o marcador 53_157628_LG9 associado à AIPF, EMP e DC.

No GL 7 (cromossomo 8) foi encontrado apenas o marcador 3_1242088_LG8 associado à EMF e PROD. No GL 8 (cromossomo 5) foram encontrados os marcadores: 10_1817051_LG5 associado à NNSF e TSS; 34_356664_LG5 associado à NFD e EMF; 34_761824_LG5 associado à NFD e FF; 9_2671456_LG5 associado à NFD, EMF e DF; 9_609753_LG5 associado à FP e TSS.

No GL 9 (cromossomo 1) foi encontrado o marcador 286_3396_LG1 associado à AIPF, NFC e CF. E no GL 10, os marcadores 108_734382_Un associado à NFC e CF e 818_11117_Un associado à TSS e CF.

No tópico anterior foi discutido sobre a correlação genética existente entre as variáveis analisadas. Percebe-se que foi encontrado um marcador comum para as características EMF e PROD que apresentaram correlação positiva. Isso indica que esse marcador tem potencial para ser utilizado em programas de seleção assistida.

Vale destacar também que foi encontrado um marcador associado à EMP e FF, e tais características apresentaram correlações negativas. Nesse caso um marcador capaz de detectar um genótipo com estágio de maturação menor, pode detectar também que um genótipo com FF mais alta.

O melhoramento do mamoeiro tem como um dos objetivos principais aumentar a média para as características FF, FP, TSS e PROD, visando atender melhor as exigências do mercado consumidor. Em vista disso, serão discutidos com mais detalhes os resultados encontrados referentes a essas características.

3.2.4.4. Identificação de QTL para as características de maior interesse agrônômico na cultura do mamoeiro

A identificação dos QTL para a característica de firmeza do fruto foi realizada através da utilização do modelo múltiplo QTL. Quinze QTL foram detectados nos grupos de ligação 1,2,3,5,6,7 e 8 (Figuras 5 e 6). Com base em estudos de Wai et al. (2012), é possível identificar em quais cromossomos estão localizados os QTL. Para FF os cromossomos que apresentaram QTL foram 2, 3, 4, 5, 7, 8 e 9 (Tabela 1 em anexo).

Em relação à variação fenotípica explicada pelos QTL (definida pelo coeficiente de determinação (R^2)) observou-se que para característica FF, os 15 QTL encontrados explicaram 94,10% da variação fenotípica observada, sendo os valores de variação mínima de 1,01% e máxima de 16,22%. O QTL 8, localizado no grupo de ligação 3 apresentou locos de grande efeito, pois explicou 16,22% da variação fenotípica, podendo ser considerado um QTL principal (Tabela 1 em anexo).

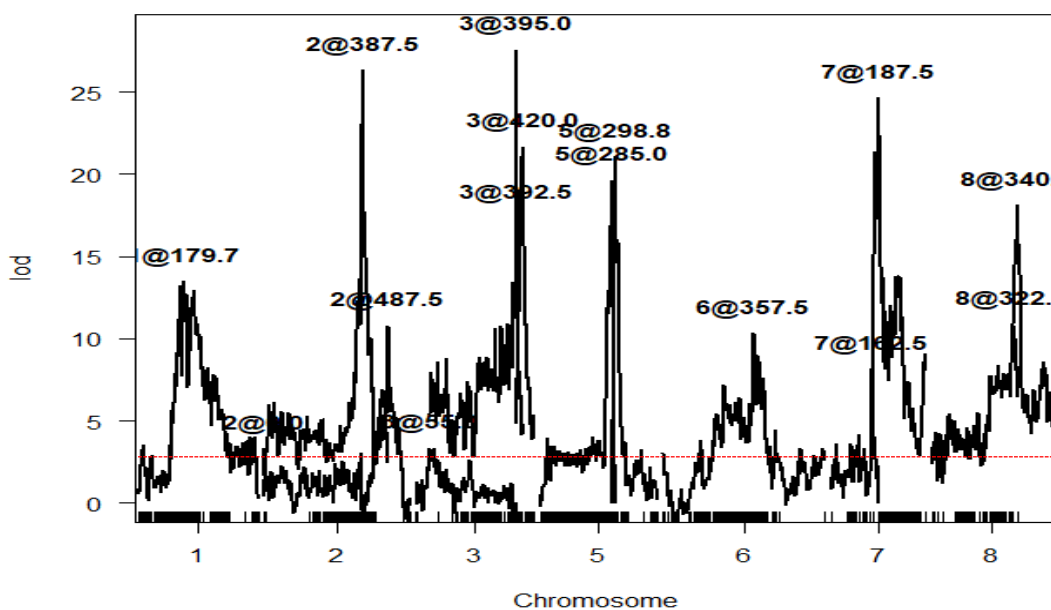


Figura 5 – Análise dos picos nos grupos de ligação de mapa genético do mamoeiro (cruzamento Sekati x JS-12), indicando quinze QTL para firmeza do fruto (FF). O eixo vertical representa o valor de LOD score. A linha pontilhada horizontal marca o limiar (T), acima da qual (LOD score superior a 2.0) define QTL. Os números no eixo horizontal representam o grupo de ligação em que cada QTL foi identificado.

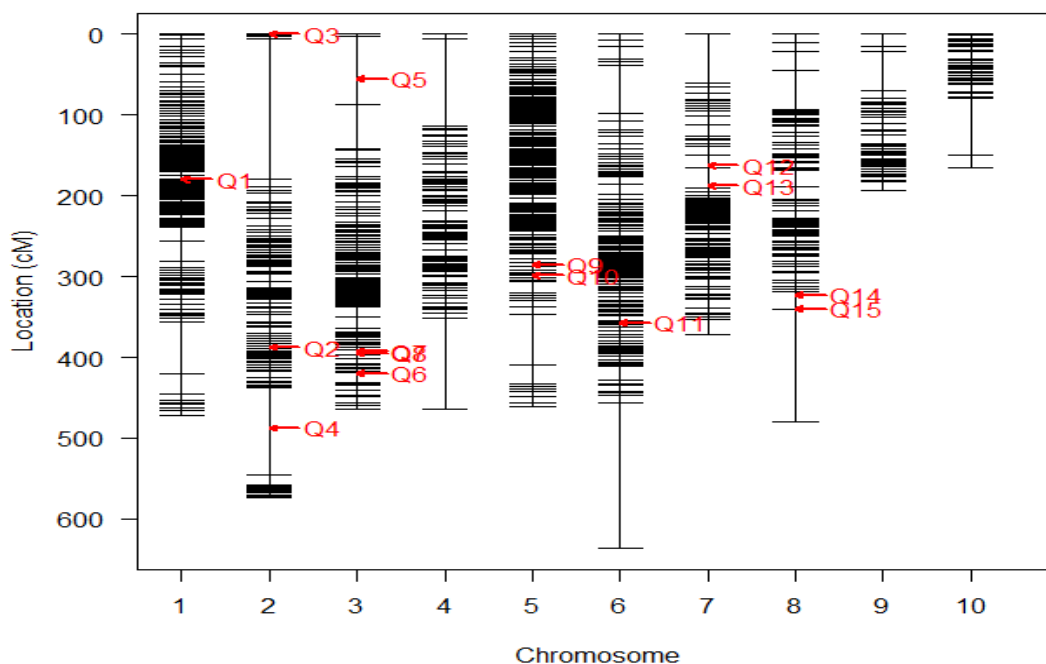


Figura 6 - Localização no mapa genético de mamoeiro das regiões onde se encontrou: quinze QTL para firmeza do fruto (FF). A linha vermelha indica a posição do QTL ligado. A linha horizontal indica a localização em centiMorgans (cM) do referido QTL. A linha vertical indica a que grupo de ligação o QTL pertence.

Foram observados também 8 QTL de efeito médio QTL 1, QTL 2, QTL 6, QTL 7, QTL 9, QTL 10, QTL 13 e QTL 15, e 6 QTL de pequeno efeito, QTL 3, QTL 4, QTL 5, QTL 11, QTL 12 e o QTL 14. A maioria das marcas associadas aos QTL apresentou dominância parcial (Tabela 1 em anexo).

Já a identificação dos QTLs para a característica de firmeza da polpa foi realizada através da utilização do modelo *two parts* + múltiplo QTL. Apenas 6 QTLs foram detectados nos grupos de ligação 2,4,5 e 8 (Figuras 7 e 8). Para FP os cromossomos que apresentaram QTLs foram 4, 6 e 5 (Tabela 1 em anexo).

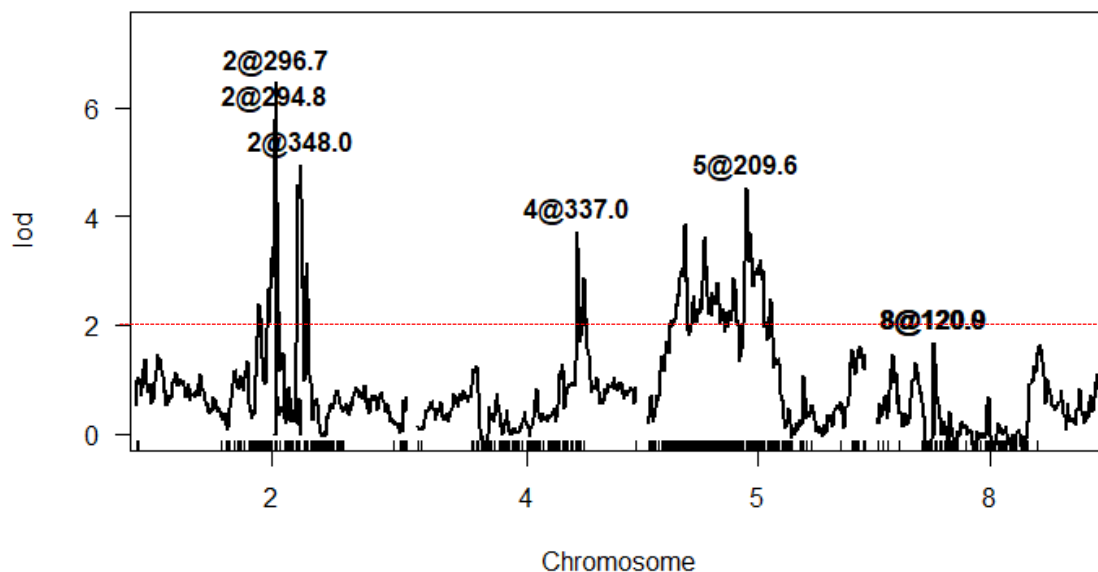


Figura 7 – Análise dos picos nos grupos de ligação de mapa genético do mamoeiro (cruzamento Sekati x JS-12), indicando seis QTLs para firmeza da polpa (FP). O eixo vertical representa o valor de LOD score. A linha pontilhada horizontal marca o limiar (T), acima da qual (LOD score superior a 2.0) define QTL. Os números no eixo horizontal representam o grupo de ligação em que cada QTL foi identificado.

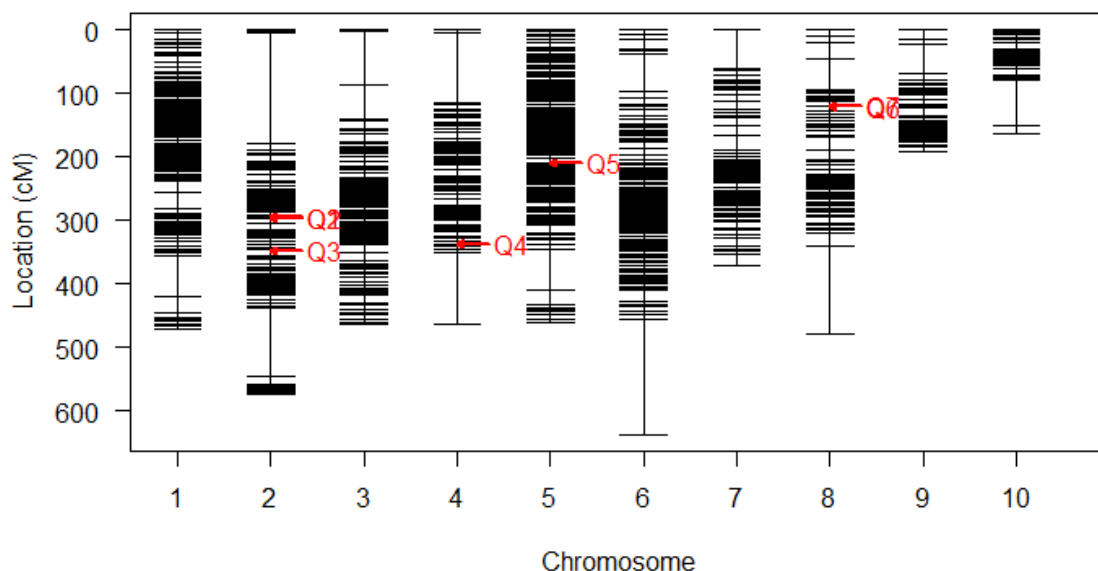


Figura 8 - Localização no mapa genético de mamoeiro das regiões onde se encontrou: seis QTL para firmeza da polpa (FP). A linha vermelha indica a posição do QTL ligado. A linha horizontal indica a localização em centiMorgans (cM) do referido QTL. A linha vertical indica a que grupo de ligação o QTL pertence.

Em relação à variação fenotípica explicada pelos QTL, observou-se que para característica FP, os 6 QTL encontrados explicaram 51,62% da variação fenotípica observada, sendo os valores de variação mínima de 4,07% e máxima de 17,57%. O QTL 1 e o QTL 2, localizados no grupo de ligação 2 apresentaram locos de grande efeito, explicando 15,50 e 17,57% da variação fenotípica, respectivamente (Tabela 1 em anexo).

Foram observados também 3 QTL de efeito médio QTL 3, QTL 4 e QTL 5, explicando 12,94; 9,45; e 11,74%, respectivamente, e um QTL de pequeno efeito, QTL 6, explicando 4,07% da variação. As marcas associadas aos QTL 1 e 5 apresentaram ação gênica aditiva, as marcas associadas aos QTL 2 e 3 apresentaram dominância parcial e as marcas associadas aos QTL 4 e 6, sobredominância (Tabela 1 em anexo).

A identificação dos QTL para teor de sólidos solúveis (TSS) foi realizada através da utilização do múltiplo QTL. Foram detectados 14 QTL nos grupos de ligação 1,2,3,4,5,7,8 e 10 (Figuras 9 e 10). Para TSS os cromossomos que apresentaram QTL foram 2, 3, 4, 5 e 6 (Tabela 1 em anexo).

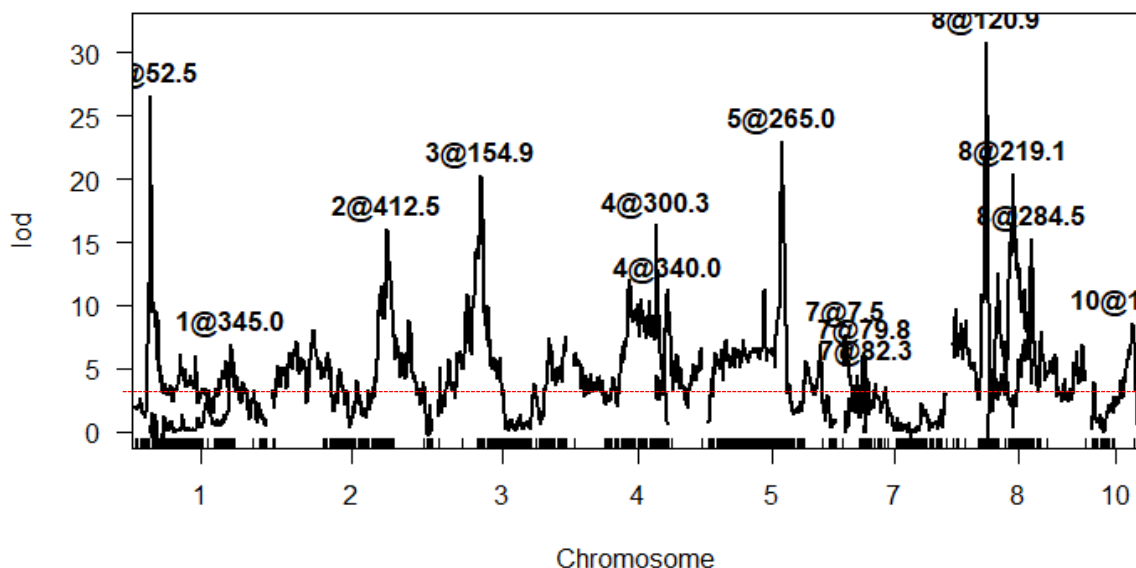


Figura 9 - Análise dos picos nos grupos de ligação de mapa genético do mamoeiro (cruzamento Sekati x JS-12), indicando catorze QTLs para teor de sólidos solúveis (TSS). O eixo vertical representa o valor de LOD score. A linha pontilhada horizontal marca o limiar (T), acima da qual (LOD score superior a 2.0) define QTL. Os números e os marcadores no eixo horizontal representam o grupo de ligação em que cada QTL foi identificado.

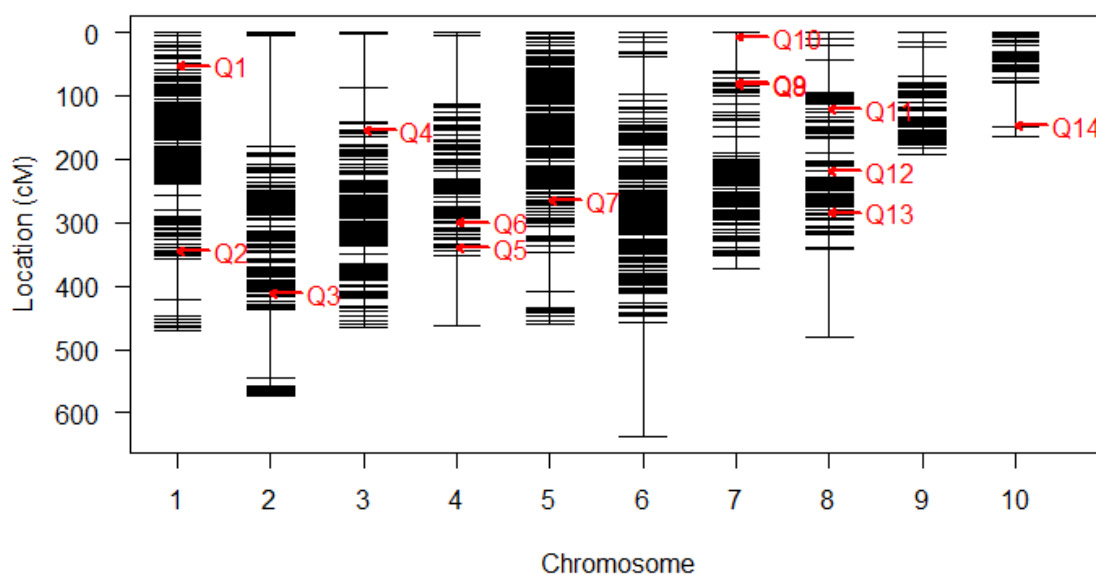


Figura 10 – Localização no mapa genético de mamoeiro das regiões onde se encontrou: catorze QTL para teor de sólidos solúveis (TSS). A linha vermelha indica a posição do QTL ligado. A linha horizontal indica a localização em centiMorgans (cM) do referido QTL. A linha vertical indica a que grupo de ligação o QTL pertence.

Em relação à variação fenotípica explicada pelos QTL, observou-se que para característica TSS, os 14 QTL encontrados explicaram 91,60% da variação fenotípica observada, sendo os valores de variação mínima de 2,07% e máxima de 28,49%. Os QTL 1, 7 e 11, localizados nos grupos de ligação 1, 5 e 8 apresentaram locos de grande efeito, explicando 21,76; 23,01 e 28,49% da variação fenotípica, respectivamente (Tabela 1 em anexo).

Foram observados também 6 QTL de efeito médio QTL 3, QTL 4, QTL 5 e QTL 6 e 5 QTL de pequeno efeito, QTL 2, QTL 8, QTL 9, QTL 10 e QTL 14. As marcas associadas aos QTL 6 e 12 apresentaram ação gênica aditiva, as marcas associadas aos QTL 1, 2, 3, 7 e 14 apresentaram dominância parcial, a marca associada ao QTL 5 apresentou dominância completa e as marcas associadas aos QTL 4, 8,9,10,11 e 13, sobredominância (Tabela 1 em anexo).

A identificação dos QTL para a característica produção (PROD) foi realizada através da utilização do múltiplo QTL. Oito QTL foram detectados nos grupos de ligação 1,2,3,4,5,7 e 9 (Figuras 11 e 12). Para PROD os cromossomos que apresentaram QTL foram 3,4,6,8 e 9 (Tabela 1 em anexo).

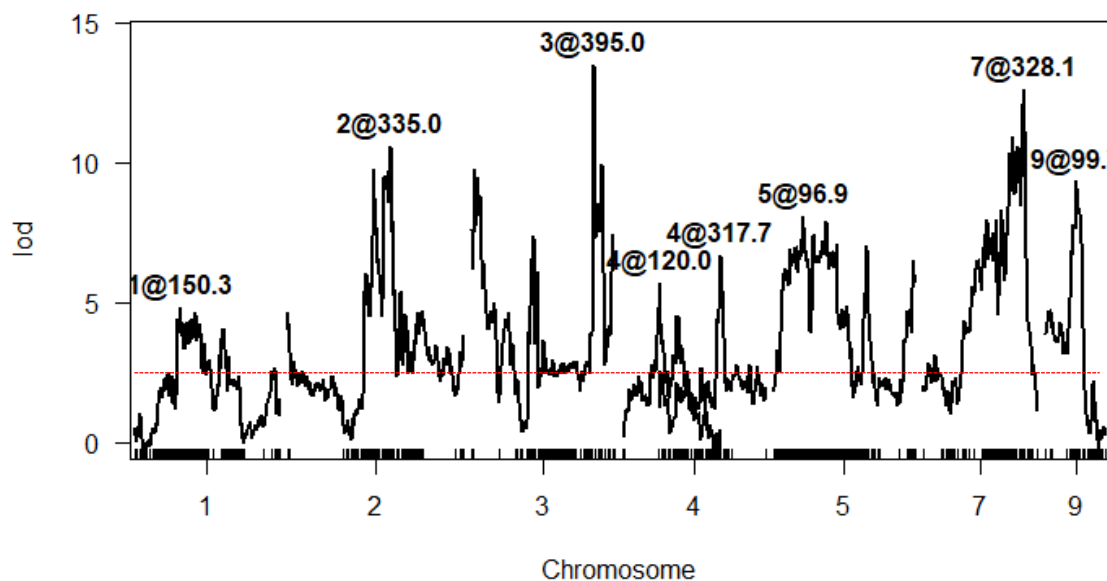


Figura 11 - Análise dos picos nos grupos de ligação de mapa genético do mamoeiro (cruzamento Sekati x JS-12), indicando oito QTL para produção (PROD). O eixo vertical representa o valor de LOD score. A linha pontilhada horizontal marca o limiar (T), acima da qual (LOD score superior a 2.0) define QTL. Os números no eixo horizontal representam o grupo de ligação em que cada QTL foi identificado.

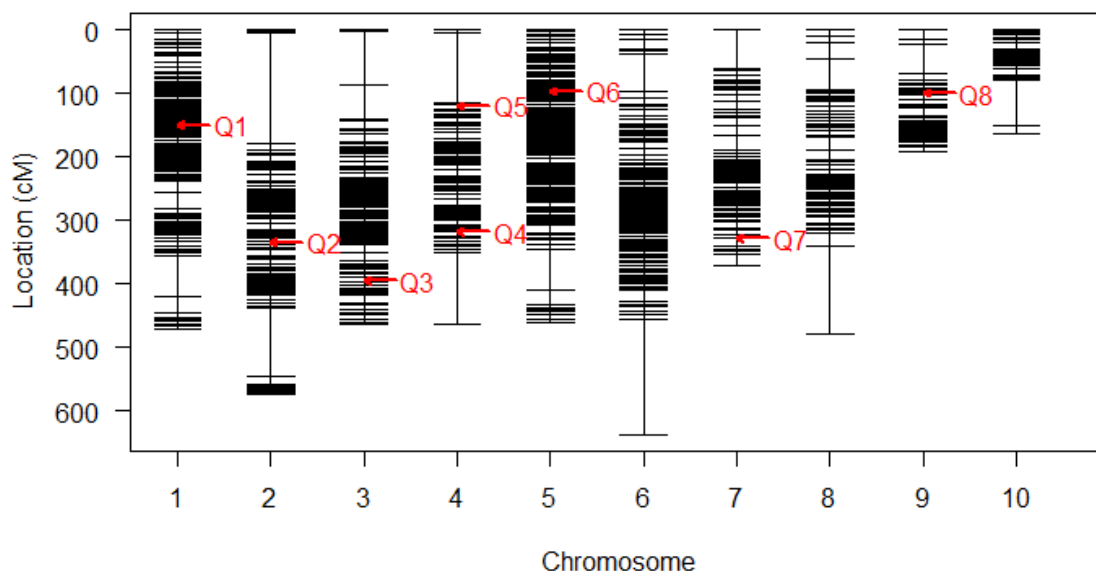


Figura 12 – Localização no mapa genético de mamoeiro das regiões onde se encontrou: oito QTL para produção (PROD). A linha vermelha indica a posição do QTL ligado. A linha horizontal indica a localização em centiMorgans (cM) do referido QTL. A linha vertical indica a que grupo de ligação o QTL pertence.

Em relação à variação fenotípica explicada pelos QTL, observou-se que para característica PROD, os 8 QTL encontrados explicaram 71,55% da variação

fenotípica observada, sendo os valores de variação mínima de 7,40% e máxima de 25,80% (Tabela 2).

Foram observados 4 QTL de grande efeito, a saber QTL 1, QTL 4, QTL 7 e QTL 8, e 4 QTL de médio efeito, QTL 2, QTL 3, QTL 5 e QTL 6. Não foi detectado nenhum QTL de baixo efeito. As marcas associadas à maioria dos QTL apresentaram sobredominância, com exceção da marca associada ao QTL 8 que apresentou dominância completa (Tabela 1 em anexo).

No geral, foram identificados 43 QTL para as características de maior importância agrônômica, apresentados na figura 13. Desses, apenas 10 locos apresentaram grande efeito, um loco para FF, dois locos para FP, três locos para TSS e quatro locos para PROD. A partir da figura apresentada, podemos observar também a presença de marcadores para mais de uma característica no mesmo grupo de ligação.

Alguns desses marcadores estão próximos um do outro numa distância de até 50cM, como é o caso dos marcadores 1518_8824_Un (PROD) e 180_469226_LG2 (FF) identificados no GL 1; 54_605294_LG4 (PROD) e 163_297136_LG4 (FF), 561_24840_LG4 (FF) e 125_465370_LG4 (TSS) identificados no GL 2; 50_169639_LG6 (PROD), 52_821131_LG6 (FP) e 52_597014_LG6 (TSS) identificados no GL 4; 46171_531_Un (TSS) e 27_92743_LG7 (FF) identificados no GL 5; 10_1817051_LG5 (TSS) e 34_761824_LG5 (FF) identificados no GL 8.

Também é possível destacar dois marcadores que aparentemente controlam mais de uma característica, como é o caso do marcador 51_1057050_LG3 associado à FF e PROD no GL 3 e do marcador 9_609753_LG5 associado à FP e TSS no GL 8.

Com essas informações é possível desenvolver *primers* para posterior aplicação em programas de seleção assistida no melhoramento do mamoeiro. Um exemplo disso é o trabalho realizado por Bohry (2018) que desenvolveu e validou um conjunto de *primers* SNAPs para os marcadores associados aos QTL de maior efeito mapeados em uma população F₂ de mamoeiro.

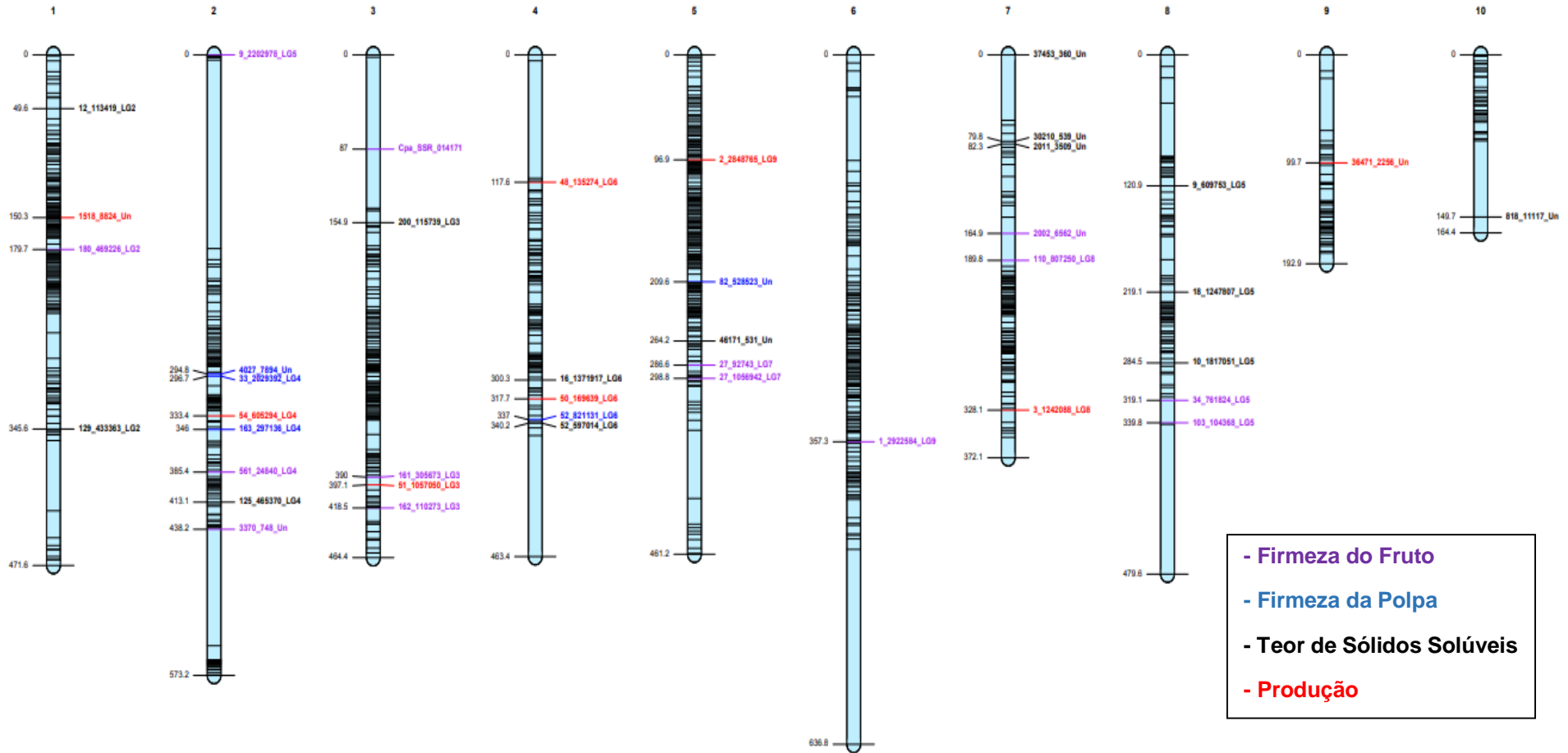


Figura 13 - Mapa de ligação contendo os marcadores associados aos 43 QTL associados às características FF, FP, TSS e PROD ao longo dos 10 grupos de ligação em uma população F_4 com 97 genótipos obtidos do cruzamento entre Sekati e JS-12.

3.2.5. CONCLUSÃO

O presente trabalho comprovou que a utilização de múltiplos QTL para dados com distribuição normal, bem como *two-parts* + múltiplos QTL para dados que não apresentaram distribuição normal são adequados para a identificação de QTL associados às características agronômicas e de qualidade de fruto.

Através dessa abordagem metodológica, foram identificados 176 regiões do genoma ligadas às características de maior interesse no melhoramento do mamoeiro, sendo que, a maioria dos QTL apresentou grande e médio efeito. O conhecimento de tais regiões revela-se interessante para futuros trabalhos com o foco no desenvolvimento de marcadores moleculares altamente específicos para a seleção assistida (SAM).

Ambos parentais Sekati e JS12 contribuíram com alelos para o aumento da média de todas as características. Já em relação à ação gênica houve predominância de efeitos sobredominância, o que sugere a viabilidade da utilização de hibridações como estratégia de melhoramento.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., Gonçalves, J.L. de M., Sparovek, G. (2014) Koppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol Zeitschrift* 22: 711–728.
- Aradhya, M.K., Manshardt, R.M., Zee, F., Morden, C.W. (1999) A phylogenetic analysis of the genus *Carica* L. (Caricaceae) based on fragment restriction length variation in a cpDNA intergenic spacer region. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 46:579-586.
- Arkle Junior., T. D.; Nakasone, H. Y. (1984) Floral differentiation in the hermaphroditic papaya. *HortScience*, 19: 832-834.
- Awada, M., Ikeda, W. S. (1957) Effects of water and nitrogen application on composition, growth, sugars in fruits, and Sex expression of the papaya plants (*Carica papaya* L.). University of Hawaii. Hawaii Agricultural Experiment Station, Technical Bulletin, n.38, 16p.
- Badillo, V.M. (1971) Monografía de la familia Caricaceae. Maracay, Venezuela Facultad de Agronomía: Editorial Nuestra América C.A. 221p.
- Barbieri, M. (2017) MAMÃO/CEPEA: Exportações seguem recordes na parcial de 2017. In: Hf Bras. <http://www.hfbrasil.org.br/br/mamao-cepea-exportacoes-seguem-recordes-na-parcial-de-2017.aspx>. Acesso 26 dez 2017

- Barros, G. B. A. (2015) Desempenho agrônômico, capacidade combinatória e análise molecular de linhagens de mamoeiro (*Carica papaya* L.) em topcross, Tese (Genética e Melhoramento de Plantas) – Campos – RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro – UENF , 127p.
- Barros, G. B. A.; Aredes, F. A. S.; Ramos, H. C. C.; Santa-Catarina, R. (2017) Capacidade combinatória de linhagens recombinadas de mamoeiro oriundas de retrocruzamento para conversão sexual. *Revista Ciência Agronômica*, v.48, n.1, p.166-174.
- Basulto F.S., Duch E.S., Espadas Y Gil F., Plaza R.D., Saavedra A.L., Santamaría J.M. (2009). Postharvest ripening and maturity indices for maradol papaya. *Interciencia* 34 (8): 583-588.
- Bernardo, R. (2008) Molecular markers and selection for complex traits in plants: Learning from the last 20 years. *Crop Sci* 48: 1649–1664.
- Bhering, L.L., Cruz, C.D. (2008) Tamanho de população ideal para mapeamento genético em famílias de irmãos completos. *Pesqui Agropecu Bras* 43: 379–385.
- Blas, A.L., Yu, Q., Veatch, O.J., Paull, R.E., Moore, P.H., Ming, R. (2012) Genetic mapping of quantitative trait loci controlling fruit size and shape in papaya. *Mol Breed* 29: 457–466.
- Bohry, D. (2018) Desenvolvimento de um atlas de marcadores SNAPs associados a QTLs visando a seleção assistida por marcadores em *Carica papaya* L. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro.146p.
- Bosqueiro, R. (2018) HORTIFRUTI/CEPEA: Quais foram as frutas mais vendidas em 2017? Disponível em <https://www.hfbrasil.org.br/br/hortifruti-cepea-quais-foram-as-frutas-mais-vendidas-em-2017.aspx>. Acesso em 20 de abril de 2019.
- Broman, K.W., Sen, S. (2009) *A Guide to QTL Mapping with R/qtl*. 396p.

- Candolle, A. (1908) Origin of cultivated plants. New York: D. Appleton & Co, 488p.
- Cardoso, D.L. (2012) Análise Dialélica para rendimento e qualidade de fruto do mamoeiro. Tese (Doutorado) Programa de Genética e Melhoramento de Plantas, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes
- Cardoso, D.L., Luz, L.N. da., Macêdo, C.M.P. de., Gonçalves, L.S.A., Pereira, M.G. (2014) Heterosis in papaya: inter and intragroup analysis. *Rev Bras Frutic* 36: 610–619.
- Cardoso, D.L., Vivas, M., Amaral-Junior, A.T. do., Pereira, M.G. (2015) Análise dialélica de Hayman de características relacionadas à produção e a qualidade de frutos em mamoeiro. *Bragantia* 74: 394–399.
- Cardoso, D.L., Vivas, M., Pinto, F.O., Viana, A.P., Amaral Júnior, A.T. do., Pereira, M.G. (2017) Diallel mixed-model analysis of papaya fruit deformities. *Ciência Rural* 47: 1–4.
- Cargnelutti Filho, A. Toebe, M.; Silveira, T. R.; Casarotto, G.; Haesbaert, F. M.; Lopes, S. J. (2010) Tamanho de amostra e relações lineares de caracteres morfológicos e produtivos de crambe. *Ciência Rural*, v.40, p. 2262-2267.
- Carneiro, M.S., Vieira, M.L.C. (2002) Mapas genéticos em plantas. *Bragantia* 61: 89–100.
- Cattaneo, L. F, Costa, A.F.S., Serrano L.A.L., Costa, A.N., Fanton, C.J. e Bravin, A.J.B. (2010) “Rubi INCAPER 511”: Primeira variedade de Mamão do Grupo “Formosa” para o Espírito Santo. Vitória, ES: INCAPER, Série Documentos nº187, 6p.
- Cattaneo, L. F. (2001) Avaliação da divergência genética e análise de gerações em mamoeiro (*Carica papaya* L.): habilidade combinatória de genótipos dos grupos ‘Solo’ e ‘Formosa’. Tese de doutorado. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes, RJ.
- Chagné, D., Batley, J., Edwards, D., Forster, J.W. (2007) Single nucleotide polymorphism genotyping in plants. *Assoc Mapp plants* 77–94.

- Chaudhary, D., Srivasta, D.P., Ghosh, A.K., Seethara, R. (1973) Genetic variability and correlation for yield components in rice. *Indian J Agric Sci* 43: 181–184.
- Chen, C., Yu, Q., Hou, S., Li, Y., Eustice, M., Skelton, R.L., Veatch, O., Herdes, R.E., Diebold, L., Saw, J., Feng, Y., Qian, W., Bynum, L., Wang, L., Moore, P.H., Paull, R.E., Alam, M., Ming, R. (2007) Construction of a sequence-tagged high-density genetic map of papaya for comparative structural and evolutionary genomics in Brassicales. *Genetics* 177: 2481–2491.
- Chutimanitsakun, Y., Nipper, R.W., Cuesta-Marcos, A., Cistué, L., Corey, A., Filichkina, T., Johnson, E.A., Hayes, P.M. (2011) Construction and application for QTL analysis of a Restriction Site Associated DNA (RAD) linkage map in barley. *BMC Genomics* 12: 4.
- CNA. (2017) Balanço 2016/Perpectivas 2017. *Fruticultura_Secex* 93–97.
- Coelho, A. S. G., H. D. Silva (2002). Construção de Mapas Genéticos e Mapeamento de QTL's. Piracicaba, ESALQ, apostila: p.77.
- Collard, B.C.Y., Jahufer, M.Z.Z., Brouwer, J.B., Pang, E.C.K. (2005) An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: The basic concepts. *Euphytica* 142: 169–196.
- Cortes, D.F.M. (2017) Desenvolvimento de linhagens de mamoeiro assistido por imagens digitais. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro 159p.
- Cortes, D.F.M., Catarina, R.S., Barros, G.B. de A., Santana, F.A., Arêdes., Silveira, S.F. da., Ferregueti, G.A., Ramos, H.C.C., Viana, A.P., Pereira, M.G. (2017) Model-assisted phenotyping by digital images in papaya breeding program. *Sci Agric* 74: 294–302.
- Cortes D.F.M., Santa-Catarina R., Azevedo A.O.N., Poltronieri T.P. de S., Vettorazzi J.C.F., Moreira N.F., Ferregueti G.A., Ramos H.C.C., Vianna A.P., Pereira M.G. (2018). Papaya recombinant inbred lines selection by image-based phenotyping. *Scientia Agricola* 75 (3): 208-215.

- Costa R.B., Resende M.D.V., Gonçalves P.S., Arruda E.J., Oliveira L.C.S., Bortoletto N. (2002). Prediction of genotypic values for yield in rubber tree-clone test trials using REML/BLUP procedure. *Crop Breeding and Applied Biotechnology* 2 (4):575-582.
- Costa, A. F. S.; Pacova, B. E. V. (2003) Caracterização de cultivares, estratégias e perspectivas do melhoramento genético do mamoeiro, In: Martins, D. S.; Costa, A. F. S. A cultura do mamoeiro: Tecnologias de produção, Vitória-ES: INCAPER, 59-101.
- Cruz, C. D. (2006) Programa Genes – Biometria. 1ed. Viçosa: UFV, 668p.
- Cruz, C.D. (2013) GENES - a software package for analysis in experimental statistics and quantitative genetics. *Acta Sci* 35: 271–276.
- Cruz, C. D.; Regazzi, A. J (2001). Métodos biométricos aplicados ao melhoramento genético, 2ªed. Ver. Viçosa: UFV.
- Cruz, C.D.; Schuster, I. (2004) GQMOL: aplicativo computacional para análise de dados moleculares e de suas associações com caracteres quantitativos. Versão 2.1. Viçosa, MG: UFV, 2004. Disponível em <<http://www.ufv.br/dbg/gqmol/gqmol.htm>>. Acesso em: 11 de dezembro de 2015. Acesso em: 11 de dezembro de 2015.
- Cruz, C.D., Regazzi, A.J., Carneiro, P.C.S. (2012) *Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético*. 3.ed. Viçosa, MG: Editora UFV, 514p.
- Cui, F., Fan, X., Zhao, C., Zhang, W., Chen, M., Ji, J., Li, J. (2014) A novel genetic map of wheat: Utility for mapping QTL for yield under different nitrogen treatments. *BMC Genet* 15: 1–17.
- Damasceno Júnior, P. C. (2008) Estudos genéticos e moleculares como ferramenta auxiliar no melhoramento genético do mamoeiro. Tese de doutorado. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes, RJ.
- Dantas, J.L.L., Castro Neto, M.T. de. (2000) Aspectos botânicos e fisiológicos. In: Trindade, A. V. (org) *Mamão produção: aspectos técnicos.*, Embrapa Ma. Cruz

- das Almas - BA: Brasília: Embrapa Informação Tecnológica., p. 77 77.
- Dantas, J. L. L.; Dantas, A. C. V. L.; Lima, J. F. (2002) Mamoeiro. In: Melhoria de fruteiras tropicais. 1 ed. Viçosa – MG: UFV, p. 309-349.
- Doerge, R.W. (2002) Mapping and analysis of quantitative trait loci in experimental populations. *Nat Rev Genet* 3: 43–52.
- Falconer, D.S. (1987) *Introduction to quantitative genetics*. 3rd.ed. Harlow: Longman Scientific and Technical, 279p.
- Falconer, D.S., Mackay, T.F.C. (1996) *Introduction to Quantitative Genetics*. 4th.ed. Edinburgh: Longman, 464p.
- FAOSTAT. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) (2017) The agricultural production. Disponível em: <<http://www.faostat.org>>. Acesso em janeiro de 2019
- Ferreira J.P., Schimdt E.R., Schimdt O., Cattaneo L.F., Alexandre R.S., Cruz C.D. (2016). Comparison of methods for classification of the coefficient of variation in papaya. *Revista Ceres* 63(2): 138-144
- Ferreira, M.E., Grattapaglia, D. (1998) *Introdução ao uso de marcadores moleculares em análise genética*. 3.ed. Brasília DF: EMBRAPA/CENARGEN, 220p.
- Ferreira, J.P., Schimdt, O., Schimdt, E.R., Piantavinha, Welton de Castro Cattaneo, L.F. (2012) Correlações Entre Características Morfo-Agronômicas De Acessos De Mamoeiro. *Enciclopédia Biosf* 8: 246–257.
- Giacometti, D. C.; Mundim, L. B. (1953) Melhoria do mamão (Carica papayaL.). *Boletim de Agricultura*, 2ª Ed, Belo Horizonte:MG, N. 5 e 6, 32p.
- Giraud, H., Bauland, C., Falque, M., Madur, D., Combes, V., Jamin, P., Monteil, C., Laborde, J., Palaffre, C., Gaillard, A., Blanchard, P., Charcosset, A., Moreau, L. (2017) Reciprocal Genetics: Identifying QTL for General and Specific Combining Abilities in Hybrids Between Multiparental Populations from Two Maize (*Zea mays* L.) Heterotic Groups. *Genetics* 207: 1167–1180.
- Hazel, L.N. (1943). The genetic basis for constructing selection indexes. *Genetic* 28: 476-

490.

- Hofmeyr, J.D.J. (1938) Genetical studies of *Carica papaya* L. *South African Dep f Agric Sci Bull* 35: 300–304.
- Hofmeyr, J. D. J. (1967) Some genetic breeding aspects of *Carica papaya* L. *Agronomia Tropical*, 17:345–51.
- Horovitz, S.; Jiménez, H. (1967) Cruzamientos interespecificos e intergenéricos em caricaceas y sus implicaciones fitotécnicas. *Agronomia Tropical*, 17: 323– 43.
- Illa-Berenguer, E., Van Houten, J., Huang, Z., van der Knaap, E. (2015) Rapid and reliable identification of tomato fruit weight and locule number loci by QTL-seq. *Theor Appl Genet* 128: 1329–1342.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística – IBGE (2017). Sistema IBGE de Recuperação Eletrônica (SIDRA). Retrieved from: < <http://www.ibge.gov.br> >
- Kao, C.H., Zeng, Z.B., Teasdale, R.D. (1999) Multiple interval mapping for quantitative trait loci. *Genetics* 152: 1203–16.
- Lander, E.S., Green, P., Abrahamson, J., Barlow, A., Daly, M.J., Lincoln, S.E., Newburg, L. (1987) MAPMAKER: An interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations. *Genomics* 1: 174–181.
- Liu, B.H., Knapp, S.J. (1990) GMENDEL: A program for Mendelian segregation and linkage analysis of individual or multiple progeny populations using log-likelihood ratios. *J Hered* 81: 407–407.
- Liu Z, Moore PH, Ma H, Ackerman CM, Ragiba M, Yu Q, Peari HM, Kim MS, Chariton JW, Stiles JI, Zee FT, Andrew AH and Ming R (2004) A primitive Y chromosome in papaya marks incipient sex chromosome evolution. *Nature* 427: 348-352.
- Lorieux, M., Ndjiondjop, M.N., Ghesquiére, A. (2000) A first interspecific *Oryza sativa* x *Oryza glaberrima* microsatellite-based genetic linkage map. *Theor Appl Genet* 100: 593–601.

- Luz, L.N. da., Pereira, M.G., Barros, F.R., Barros, G. de B., Ferreguetti, G.A. (2015) Novos híbridos de mamoeiro avaliados nas condições de cultivo tradicional e no semiárido brasileiro. *Rev Bras Frutic* 37: 159–171.
- Ma, H., Moore, P.H., Liu, Z., Kim, M.S., Yu, Q., Fitch, M.M.M., Sekioka, T., Paterson, A.H., Ming, R. (2004) High-Density Linkage Mapping Revealed Suppression of Recombination at the Sex Determination Locus in Papaya. *Genetics* 166: 419–436.
- Manly, K.F., Cudmore, R.H., Meer, J.M. (2001) Map Manager QTX, cross-platform software for genetic mapping. *Mamm Genome* 12: 930–932.
- Manica, I. (1982) Fruticultura Tropical, Editora Agronômica Ceres, São Paulo, 276p.
- Marin, S. L. D.; Yamanishi, O. K.; Martelleto, L. A. P.; Ide, C. D. (2003) Hibridação de mamão, In: Martins D, S, Papaya Brasil: qualidade do mamão para o mercado interno, Incaper, Vitória-ES, p,173-188.
- Marin, S.L.D., Pereira, M.G., Amaral Júnior, A.T. Do., Martelleto, L.A.P., Ide, C.D. (2006) Partial diallel to evaluate the combining ability for economically important traits of papaya. *Sci Agric* 63: 540–546.
- Medina, V. M.; Cordeiro, Z. J. M. (1994) Mamão para exportação: aspectos técnicos da produção. Brasília, DF: EMBRAPA-SPI, 52p.
- Mendes, T.N. (2017) Análise de marcadores SSR-ESTs relacionados a firmeza do fruto em mamoeiro (*Carica Papaya* L.). Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. 110p.
- Moretzsohn, M.C., Barbosa, A.V.G., Alves-Freitas, D.M.T., Teixeira, C., Leal-Bertioli, S.C.M., Guimarães, P.M., Pereira, R.W., Lopes, C.R., Cavallari, M.M., Valls, J.F.M., Bertioli, D.J., Gimenes, M.A. (2009) A linkage map for the B-genome of *Arachis* (Fabaceae) and its synteny to the A-genome. *BMC Plant Biol* 9: 40.
- Moulin, M.M. (2013) Construção de mapa genético, identificação de QTL'S associados a caracteres agrônômicos e detecção de inibidores de protease em

- Capsicum baccatum* var. *pendulum*. Tese (Doutorado em Genética e melhoramento de plantas) Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro - Campos dos Goytacazes - RJ 142p.
- Mulamba N.N., Mock J.J. (1978) Improvement of yield potential of the Eto Blanco maize (*Zea mays* L.) population by breeding for plant traits. *Egypt Journal of Genetics and Cytology* 7: 40-51.
- Nakasone, H.Y., PAULL, R.E. (1998) Tropical fruits. *Crop production Science in Horticulture*. New York: Cab International, 445p.
- Nogueira, A.P.O., Sedyama, T., Sousa, L.B. de., Hamawaki, O.T., Cruz, C.D., Pereira, D.G., Matsuo, É. (2012) Análise de trilha e correlações entre caracteres em soja cultivada em duas épocas de semeadura. *Biosci J* 28: 877–888.
- Oliveira, A. M.G.; Souza, L. F. S.; Van Raij, B.; Jesus, A. F.; Bernardi, M. A. C. C. (2004). Nutrição, calagem e adubação do mamoeiro irrigado. Circular Técnica, 69. Embrapa Mandioca e Fruticultura - Cruz das Almas – BA.
- Oliveira, E. J. (2006) Desenvolvimento e uso de marcadores microssatélites para a construção de mapas genéticos de maracujá-amarelo (*Passiflora edulis* Sims f. *flavicarpa* Deg). Tese de doutorado. Universidade de São Paulo – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba, SP.
- Oliveira, E.J. de., de Lima, D.S., Lucena, R.S., Motta, T.B.N., Dantas, J.L.L. (2010) Correlações genéticas e análise de trilha para número de frutos comerciais por planta em mamoeiro. *Pesqui Agropecu Bras* 45: 855–862.
- Oliveira E.J., Fraife Filho G.A., Freitas J.P.X., Dantas J.L.L., Resende M.D.V. (2012). Plant selection in F2 segregating populations of papaya from commercial hybrids. *Crop Breeding and Applied Biotechnology* 12: 191-198.
- Paterson, A.H., Tanksley, S.D., Sorrells, M.E. (1991) DNA Markers in Plant Improvement. *Adv Agron* 46: 39–90.
- Pedrozo, C.Â., Benites, F.R.G., Barbosa, M.H.P., Resende, M.D.V. de., Silva, F.L. da. (2009) Eficiência De Índices De Seleção Utilizando a Metodologia

- Reml/Blup No Melhoramento Da Cana-De-Açúcar. *Sci Agrar* 10: 31–36.
- Pereira, M. G. (2003) Melhoramento genético do mamoeiro (*Carica papaya* L.): desenvolvimento e recomendação de híbridos. In: I Semana Acadêmica de Horticultura do Espírito Santo – SEAHORTES, 1: 61-65.
- Pereira, M.G., Ferregueti, G.A., Pereira, T.N.S., Ramos, H.C.C., Cortes, D.F.M., Santa-Catarina, R., Luz, L.N., Barros, G.B.A., Arêdes, F.A.S., Boechat, M.S.B., Silveira, S.F., Oliveira, J.G. (2015) Melhoramento genético do mamoeiro: programa Uenf/Caliman. In: *Anais do VI Simpósio do papaya brasileiro*. Vitória, 6:1–41.
- Pereira, M.G., Ferregueti, G.A., Ramos, H.C.C., Santa-Catarina, R., Vettorazzi, J. C. F., Poltronieri, T. P. de S., Arêdes, F.A.S., Boechat, M.S.B., Azevedo, A.O.N., Moreira, N. F., Bohry, D., Pereira, T.N.S., Silveira, S.F., Vivas, M. (2018) Melhoramento genético do mamoeiro: programa Uenf/Caliman. In: *Anais do VII Simpósio do papaya brasileiro*. Vitória, 7: 1–59.
- Pereira, G. da S., Di Cassia Laperuta, L., Nunes, E.S., Chavarría, L., Pastina, M.M., Gazaffi, R., Geraldi, I.O., Garcia, A.A.F., Vieira, M.L.C. (2017) The Sweet Passion Fruit (*Passiflora alata*) Crop: Genetic and Phenotypic Parameter Estimates and QTL Mapping for Fruit Traits. *Trop Plant Biol* 10: 18–29.
- Pesek, J.; Baker, R. J. (1969) Desired improvement in relation to selected indices. *Canadian Journal Plant Science*, 49: 803-804.
- Pinto, F.O., Luz, L.N., Pereira, M.G., Cardoso, D.L., Ramos, H.C.C. (2013) Metodologia dos modelos mistos para seleção combinada em progênies segregantes de mamoeiro. *Rev Bras Ciências Agrárias - Brazilian J Agric Sci* 8: 211–217.
- Poltronieri, T. P. de S. (2018) Melhoramento genético do mamoeiro e mapeamento de locus de resistência quantitativa (QRL) às doenças pinta-preta e mancha-de-phoma. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro 185p.
- Prates, R. S. (2005) Aspectos operacionais do programa de exportação do mamão

- brasileiro para os Estados Unidos: sete anos de sucesso. Vitória: Incaper, 2005. 57 p.
- Ramalho, M.A.P., Abreu, A.F.B., Santos, J.B., Nunes, J.A.R. (2012) *Aplicações da Genética Quantitativa no Melhoramento de Plantas Autógamas*. Lavras MG: UFLA, 522p.
- Ramos, H.C.C. (2010) Retrocruzamento em mamoeiro: Avanço de gerações e seleção de linhagens via procedimentos clássicos e moleculares. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro 134p.
- Ramos, H.C.C. (2007) Melhoramento populacional do mamoeiro (*Carica papaya* L.) assistido por marcadores microssatélites. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro 136p.
- Ramos, H.C.C., Pereira, M.G., Viana, A.P., Luz, L.N. da., Cardoso, D.L., Ferregueti, G.A. (2014) Combined Selection in Backcross Population of Papaya (*Carica papaya* L.) by the Mixed Model Methodology. *Am J Plant Sci* 5: 2973–2983.
- Resende, M.D.V. (1995) Delineamento de experimentos de seleção para maximização da acurácia seletiva e do progresso genético. *Revista Árvore*, Viçosa, 19 (4): 479-500.
- Resende, M.D.V. (2002) *Genética biométrica e estatística no melhoramento de plantas perenes*. Brasília DF: Embrapa Informação Tecnológica, 975p.
- Resende, M.D.V. de. (2007) *Matemática e estatística na análise de experimentos e no melhoramento genético*. Colombo: Embrapa Florestas, 359p.
- Resende, M.D.V. de. (2004) *Métodos estatísticos ótimos na análise de experimentos de campo*. 1.ed. Colombo: Embrapa Florestas, 57p.
- Resende, M.D.V. de. (2016) Software Selegen-REML / BLUP : a useful tool for plant breeding. *Crop Breed Appl Biotechnol* 16: 330–339.

- Resende, M.D.V. de., Duarte, J.B. (2007) Precisão e controle de qualidade em experimentos de avaliação de cultivares. *Pesqui Agropecu Trop* 37: 182–194.
- Rocha, R. B.; Ramalho, A. R.; Teixeira, A. L.; Laviola, B. G.; Silva, F. D.; Militão, J. S. L. T. (2012) Eficiência da seleção para incremento do teor de óleo do pinhão-manso. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 47(1), 44-50.
- Ruggiero, C., Durigan, J.F., Goes, A., Natale, W. Benassi, A.C. (2003) Panorama da cultura do mamão no Brasil e no Mundo: situação atual e tendências. Vitória: Incaper, 728 p.
- Sabadin, P.K. (2008) QTL Mapping and the genetic basis of the correlation between traits in a tropical maize population. 89.
- Santa-Catarina, R. (2016) Capacidade combinatória, heterose de linhagens endogâmicas recombinantes e análise de imagens digitais em mamoeiro (*Carica papaya* L.). Dissertação (Mestrado em Genética Melhoramento de Plantas) - Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, 2016, 86p.
- Santa-Catarina, R.; Barros, G. A. B.; Arêdes, F. A. S.; Barros, F. R.; Pereira, M. G. (2014) Seleção combinada de genótipos de mamoeiro (*Carica papaya* L.) visando a identificação de genótipos superiores. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE FRUTICULTURA, 23, 2014, Cuiabá, Anais...Cuiabá-MT.
- Santos, J.; Vencovsky, R. (1986) Correlação fenotípica e genética entre alguns caracteres agronômicos do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.). *Ciência e Prática*, 10: 265-272.
- Santos, M.C., Barreto, M. (2003) Estudo epidemiológico da varíola do mamoeiro em cultivares submetidos a tratamento com fungicidas. *Summa Phytopathol* 29: 141–146.
- Santos, F. S.; Amara L Júnior, A. T; Freitas Júnior, S.P.; Rangel, R.M.; Pereira, M. G. (2007) Predição de ganhos genéticos por índices de seleção na população de milho pipoca UNB-2U sob seleção recorrente. *Bragantia*, 66(3), 389-396.
- Santos, P.H.D., Carvalho, B.M., Aguiar, K.P., Aredes, F.A.S., Poltronieri, T.P.S.,

- Vivas, J.M.S., Mussi Dias, V., Bezerra, G.A., Pinho, D.B., Pereira, M.G., Silveira, S.F. (2017) Phylogeography and population structure analysis reveals diversity by mutations in *Lasiodiplodia theobromae* with distinct sources of selection. *Genet Mol Res.* doi: 10.4238/gmr16029681
- Schuster, I., Cruz, C. (2004) *Estatística genômica aplicada a populações derivadas de cruzamentos controlados*. 1.ed. Viçosa - MG: Editora UFV, 568p.
- Searle, S.R., Casella, G., McCulloch, C.E. (1992) *Variance Components*. New York: John Wiley, 501p.
- Serrano, L.A.L., Cattaneo, L.F. (2010) O Cultivo do mamoeiro no Brasil. *Rev Bras Frutic* 32: 657–959.
- Shapiro, S.S., Wilk, M.B. (1965) An Analysis of Variance Test for Normality (Complete Samples). *Biometrika* 52: 591–611.
- Silva, F.F. da. (2006) Abordagem clássica e molecular do melhoramento genético do mamoeiro. Tese (Doutorado em Produção Vegetal) - Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro 133p.
- Silva, F. F.; Pereira, M. G.; Ramos, H. C. C.; Damasceno Júnior, P. C.; Pereira, T. N. S.; Ide, C. D. (2007) Genotypic correlations of morpho-agronomic traits in papaya and implications for genetic breeding. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, v.7, n.345-352.
- Silva F.F., Pereira M.G., Ramos H.C.C., Damasceno Júnior P.C., Pereira T.N.S., Gabriel A.P.C., Viana A.P., Ferreguetti G.A. (2008) Selection and estimation of the genetic gain in segregating generations of papaya (*Carica papaya* L.). *Crop Breeding and Applied Biotechnology* 8: 1-8.
- Silva, E.H. da. (2014) Variabilidade genética e fisiológica de populações de *Meloidogyne incognita* e identificação de QTLs de uma nova fonte de resistência do algodoeiro (*Gossypium* spp.) a esse nematoide. Tese (Doutorado em Fitopatologia) Universidade de Brasília, Brasília- DF 162p.
- Silva, T.P. da., Vidal Neto, F. das C., Do Vale, J.C. (2017) Prediction of genetic

- gains with selection between and within S2 progenies of papaya using the REML/Blup analysis. *Pesqui Agropecuária Bras* 52: 1167–1177.
- Smith H.F. (1936). A discriminant function for plant selection. *Annals of Eugenics*. 7: 240-250.
- Sondur, S.N.; Manshardt, R.M.; Stiles, J.I. (1996) A genetic linkage map of papaya based on randomly amplified polymorphic DNA markers. *Theoretical and Applied Genetics*, v.93, p.547-553.
- Souza, B. S.; Durigan, J. S.; Donadon, J. R.; Teixeira, G. H. de A. (2005) Conservação de mamão “Formosa” minimamente processado armazenado sob refrigeração, *Revista Brasileira de Fruticultura*, Jaboticabal-SP, v. 27, n. 2, p. 273-273.
- Souza, J., Ataíde, E., Silva, M. de S. (2014) Qualidade pós-colheita e correlação entre características físicas e químicas de frutos de mamoeiro comercializados em Serra Talhada-PE. *Magistra* 26: 554–560.
- St.Clair, D.A. (2010) Quantitative Disease Resistance and Quantitative Resistance Loci in Breeding. *Annu Rev Phytopathol* 48: 247–268.
- Storey, W.B. (1953) Genetics of the papaya. *Jour Hered* 44: 70–78.
- Storey, W.B. (1941) The botany and sex relationships of the papaya. In: *Hawaii Agr. Exp. St. Bull.* 87. Papaya production in the Hawaiian Island. University of Hawaii, p. 5-22.
- Storey, W. B. (1938) Segregations of sex types in Solo papaya and their application to the selection of seed. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science*, 35:83–5.
- Tanksley, S.D. (1993) Mapping Polygenes. *Annu Rev Genet* 27: 205–233.
- Toledo, E.R. De., Leandro, R.A., Souza Junior, C.L. De., Souza, A.P. De. (2008) Mapeamento de QTLs: uma abordagem Bayesiana. *Rev Bras Biometria* 26: 107–114.
- Torga, P. P.; Santos, J. B.; Pereira, H. S.; Ferreira, D. F.; Leite, M. E. (2010)

- Selection of common bean families based on grain type and yield, and QTL information. *Ciência e Agrotecnologia*, 34, 95-100.
- Van Ooijen, J.W., Voorrips, R.E. (2001) JoinMap 3.0 - A software for the calculation of genetic linkage maps (Software). *Plant Res Int Wageningen, Netherlands* 1–51.
- Vidal, N. M; Grazziotin, A. L; Ramos, H. C. C; Pereira, M. G; Venâncio, T. M. Development of a Gene-Centered SSR Atlas as a Resource for Papaya (*Carica papaya*) Marker-Assisted Selection and Population Genetic Studies. *Plos One*, 9, 2014.
- Vignal, A., Milan, D., Sancristobal, M., Eggen, A. (2002) A review on SNP and other types of molecular markers and their use in animal genetics. *Genet Sel Evol* 34: 275–305.
- Vivas, M., Silveira, S.F. da., Vivas, J.M.S., Pereira, M.G. (2013) Predição de ganhos genéticos e seleção de progênies de mamoeiro para resistência à pinta-preta. *Trop Plant Pathol* 38: 142–148.
- Wai, C.M., Moore, P.H., Paull, R.E., Ming, R., Yu, Q. (2012) An integrated cytogenetic and physical map reveals unevenly distributed recombination spots along the papaya sex chromosomes. *Chromosom Res* 20: 753–767.
- Wang, J., Na, J.-K., Yu, Q., Gschwend, A.R., Han, J., Zeng, F., Aryal, R., VanBuren, R., Murray, J.E., Zhang, W., Navajas-Perez, R., Feltus, F.A., Lemke, C., Tong, E.J., Chen, C., Man Wai, C., Singh, R., Wang, M.-L., Min, X.J., Alam, M., Charlesworth, D., Moore, P.H., Jiang, J., Paterson, A.H., Ming, R. (2012) Sequencing papaya X and Yh chromosomes reveals molecular basis of incipient sex chromosome evolution. *Proc Natl Acad Sci* 109: 13710–13715.
- Wang, Q., Liu, Y., Hu, J., Zhang, Y., Xie, K., Wang, B., Tuyen, L., Song, Z., Wu, H., Liu, Y., Jiang, L., Liu, S., Cheng, X., Wang, C., Zhai, H., Wan, J. (2013) Detection of Quantitative Trait Loci (QTLs) for Resistances to Small Brown Planthopper and Rice Stripe Virus in Rice Using Recombinant Inbred Lines. *Int J Mol Sci* 14: 8406–8421.
- Williams, J S (1962). The evolution of a selection index. *Biometrics* 18 (4): 375-393.

- Yamanishi, O.K., Mello, R.M. de., Martins, V.A., Lima, L.A. de., Fagundes, G.R. (2006) Comportamento do mamoeiro Sekati nas condições do oeste da Bahia. *Rev Bras Frutic* 28: 79–82.
- Yang, W., Kang, X., Yang, Q., Lin, Y., Fang, M. (2013) Review on the development of genotyping methods for assessing farm animal diversity. *J Anim Sci Biotechnol* 4: 2–7.
- Zhao, X., Cao, Y., Li, Y., Hu, S., Pan, G., Lin, H. (2016) Identification of QTL and candidate genes for Pb accumulation in maize at maturity stage. *Maydica* 61: 1–9.

APÉNDICE

Tabela 1 - Localização dos efeitos dos QTL e ação gênica, para cada característica quantitativa em uma população F₄ de mamão derivada do cruzamento entre genótipos do grupo Formosa, 2019.

QTL	GL ^a	Pico (cM)	Loci ^b	Cromo ^c	LOD	R ²	Genes de efeito ^d		d/a	LOD threshold a = 0.05	Ação Gênica	Dir ^e	Sig ^f
							a	d					
Altura da Planta (ALT)													
Modelo de múltiplo QTL					64.79	95.39							
QTL 1 / ALT	1	335	6_731723_LG2	2	34.42	19.04	5.657	1.217	0.215	2.00	DP	JS	***
QTL 2 / ALT	1	90	12_2253392_LG2	2	33.07	17.57	4.245	2.109	0.497	2.00	DP	JS	***
QTL 3 / ALT	2	220	104_144377_LG4	4	34.24	18.84	2.605	-3.234	-1.241	2.00	SD	JS	***
QTL 4 / ALT	3	182.5	538_21228_Un	-	46.16	36.68	-0.150	-1.094	7.295	2.00	SD	SK	***
QTL 5 / ALT	3	186.7	1426_6174_Un	-	10.88	3.12	0.979	8.572	8.752	2.00	SD	JS	***
QTL 6 / ALT	5	211.1	82_503335_Un	-	32.99	17.48	0.548	-8.788	-16.022	2.00	SD	JS	***
QTL 7 / ALT	5	282.5	7_457037_LG7	7	23.02	9.15	2.031	3.918	1.929	2.00	SD	JS	***
QTL 8 / ALT	6	195	2_3303728_LG9	9	10.31	2.92	-0.910	-4.191	4.607	2.00	SD	SK	***
QTL 9 / ALT	7	288.2	3_3118827_LG8	8	37.46	22.71	3.414	2.101	0.616	2.00	DP	JS	***
QTL 10 / ALT	8	103.8	146_267967_Un	-	17.59	6.02	0.091	-0.079	-0.875	2.00	D	JS	***
QTL 11 / ALT	10	62.5	108_526832_Un	-	42.98	30.89	2.211	5.892	2.665	2.00	SD	JS	***
QTL 1 com QTL 3	1 com 2	335 com 220			33.01	17.50				2.00			***
QTL 2 com QTL 9	1 com 7	90 com 288.2			32.18	16.65				2.00			***
QTL 4 com QTL 11	3 com 5	182.5 com 62.5			42.61	30.28				2.00			***
QTL 9 com QTL 10	7 com 2	188.2 com 103.8			12.85	3.88				2.00			***

Tabela 1 –Cont.

QTL	GL ^a	Pico (cM)	Loci ^b	Cromo ^c	LOD	R ²	Genes de efeito ^d		d/a	LOD threshold a = 0.05	Ação Gênica	Dir ^e	Sig ^f
							a	d					
Altura da Inserção do Primeiro Fruto (AIPF)													
Modelo de múltiplo QTL					51.19	91.20							
QTL 1 / AIPF	2	242.5	5_262811_LG4	4	25.16	20.26	3.392	-3.161	-0.932	2.00	D	JS	***
QTL 2 / AIPF	2	337.9	575_2508_LG4	4	8.12	4.14	0.664	-2.363	-3.558	2.00	SD	JS	***
QTL 3 / AIPF	3	144.0	62_524211_LG3	3	12.80	7.36	-1.714	5.493	-3.205	2.00	SD	SK	***
QTL 4 / AIPF	4	125.0	84_743921_LG6	6	15.30	9.39	-2.422	-0.543	0.224	2.00	DP	SK	***
QTL 5 / AIPF	5	260.0	7_2207325_LG7	7	22.26	16.52	1.985	-1.183	-0.596	2.00	DP	JS	***
QTL 6 / AIPF	6	462.5	53_157628_LG9	9	4.33	2.01	3.064	-1.815	-0.592	2.00	DP	JS	**
QTL 7 / AIPF	6	358.8	1_2793476_LG9	9	5.09	2.41	-2.516	-0.021	0.008	2.00	A	SK	**
QTL 8 / AIPF	8	90.0	146_12384_Un	-	7.25	3.62	0.851	0.028	0.033	2.00	A	JS	***
QTL 9 / AIPF	8	153.4	9_2470285_LG5	5	28.24	24.83	1.628	4.414	2.710	2.00	SD	JS	***
QTL 10 / AIPF	9	94.1	26_1285324_LG1	1	5.49	2.62	1.110	0.836	0.754	2.00	D	JS	***
QTL 11 / AIPF	9	65.0	286_3396_LG1	1	19.00	12.89	2.689	-5.434	-2.020	2.00	SD	JS	***
QTL 12 / AIPF	9	84.6	26_1017081_LG1	1	7.08	3.51	1.061	0.831	0.783	2.00	DP	JS	***
QTL 13 / AIPF	9	92.0	26_1210695_LG1	1	26.40	22.02	0.861	0.252	0.293	2.00	DP	JS	***
QTL 14 / AIPF	10	72.8	3022_1218_Un	-	6.59	3.23	1.812	1.876	1.035	2.00	D	JS	***
QTL 1 com QTL 5	2 com 5	242.5 com 260			21.53	15.65				2.00			***
QTL 4 com QTL 11	4 com 9	125 com 65			13.75	8.10				2.00			***
QTL 9 com QTL 13	8 com 9	153.4 com 92			24.44	19.28				2.00			***

Tabela 1 –Cont.

QTL	GL ^a	Pico (cM)	Loci ^b	Cromo ^c	LOD	R ²	Genes de efeito ^d		d/a	LOD threshold a = 0.05	Ação Gênica	Dir ^e	Sig ^f
							a	d					
Diâmetro do Caule (DC)													
Modelo de múltiplo QTL					43.85	87.53							
QTL 1 / DC	2	339.1	792_10432_Un	-	13.67	11.39	-0.218	-0.032	0.147	2.00	A	SK	***
QTL 2 / DC	2	385.0	561_24840_LG4	4	16.78	15.19	0.056	-0.089	-1.590	2.00	SD	JS	***
QTL 3 / DC	3	280.1	974_12702_Un	-	10.13	7.70	-0.131	-0.319	2.428	2.00	SD	SK	***
QTL 4 / DC	3	147.5	62_524211_LG3	3	16.03	14.22	-0.235	0.285	-1.213	2.00	SD	SK	***
QTL 5 / DC	3	115.0	62_561193_LG3	3	7.10	5.00	-0.228	0.263	-1.154	2.00	D	SK	**
QTL 6 / DC	4	347.5	487_11373_LG6	6	14.14	11.93	-0.110	-0.296	2.687	2.00	SD	SK	***
QTL 7 / DC	4	352.5	52_200177_LG6	6	15.07	13.04	-0.055	-0.109	1.995	2.00	SD	SK	***
QTL 8 / DC	5	15.0	46_1453601_LG7	7	5.31	3.58	-0.064	0.046	-0.715	2.00	DP	SK	***
QTL 9 / DC	5	219.9	578_33046_Un	-	8.07	5.82	-0.167	0.004	-0.024	2.00	A	SK	***
QTL 10 / DC	6	118.6	318_40427_LG9	9	7.52	5.35	-0.066	-0.256	3.874	2.00	SD	SK	***
QTL 11 / DC	6	492.5	53_157628_LG9	9	4.03	2.63	0.043	-0.282	-6.545	2.00	SD	JS	**
QTL 12 / DC	8	126.7	731_3433_Un	-	14.01	11.78	-0.043	0.388	-8.984	2.00	SD	SK	***
QTL 4 com QTL 7	3 com 4	147.5 com 152.5			14.16	11.96				2.00			***
QTL 5 com QTL 12	3 com 8	115 com 125			4.93	3.29				2.00			**
QTL 6 com QTL 12	4 com 8	347.5 com 126.7			12.27	9.86				2.00			***

Tabela 1 –Cont.

QTL	GL ^a	Pico (cM)	Loci ^b	Cromo ^c	LOD	R ²	Genes de efeito ^d		d/a	LOD threshold a = 0.05	Ação Gênica	Dir ^e	Sig ^f
							a	d					
Número de Frutos Comerciais (NFC)													
Modelo de múltiplo QTL					43.20	87.14							
QTL 1 / NFC	1	38.7	80_940492_LG2	2	24.52	28.33	4.76	1.12	0.24	2.00	DP	JS	***
QTL 2 / NFC	1	109.0	77_790074_LG2	2	23.13	25.70	-0.03	-3.34	126.57	2.00	SD	SK	***
QTL 3 / NFC	2	373.3	189_11947_LG4	4	15.22	13.63	-0.29	0.74	-2.59	2.00	SD	SK	***
QTL 4 / NFC	5	90.0	40_499532_LG7	7	9.25	7.10	0.46	-4.18	-9.08	2.00	SD	JS	***
QTL 5 / NFC	5	322.5	1251_3303_Un	-	10.18	7.99	-1.22	1.33	-1.10	2.00	D	SK	***
QTL 6 / NFC	6	397.9	19_556804_LG9	9	3.07	2.02	-0.82	-2.25	2.76	2.00	SD	SK	*
QTL 7 / NFC	7	85.0	173_377619_LG8	8	14.12	12.28	-1.39	0.13	-0.09	2.00	A	SK	***
QTL 8 / NFC	7	195.3	124_845166_LG8	8	18.10	17.51	-0.77	0.96	-1.25	2.00	SD	SK	***
QTL 9 / NFC	8	345.0	195_376166_Un	-	24.17	27.65	2.64	-3.70	-1.40	2.00	SD	JS	***
QTL 10 / NFC	9	69.8	286_3396_LG1	1	15.64	14.17	0.03	3.79	108.33	2.00	SD	JS	***
QTL 11 / NFC	10	53.3	108_734382_Un	-	3.80	2.54	-0.30	2.52	-8.33	2.00	SD	SK	**
QTL 1 com QTL 7	1 com 7	37.7 com 85			13.81	11.91				2.00			***
QTL 2 com QTL 9	1 com 8	109 com 345			22.52	24.61				2.00			***
QTL 3 com QTL 8	2 com 7	373.3 com 195.3			15.14	13.53				2.00			***
QTL 5 com QTL 10	5 com 9	322.5 com 69.8			7.50	5.50				2.00			***

Tabela 1 –Cont.

QTL	GL ^a	Pico (cM)	Loci ^b	Cromo ^c	LOD	R ²	Genes de efeito ^d		d/a	LOD threshold a = 0.05	Ação Gênica	Dir ^e	Sig ^f
							a	d					
Número de Frutos Deformados (NFD)													
Modelo two parts + múltiplo QTL					31.57	77.66							
QTL 1 / NFD	1	48.0	12_113419_LG2	2	4.797	5.714	1.345	1.262	0.938	2.00	D	JS	***
QTL 2 / NFD	1	77.7	668_18774_Un	-	3.764	4.372	-0.951	0.896	-0.942	2.00	D	SK	**
QTL 3 / NFD	4	209.2	165_290602_LG6	6	2.847	3.233	2.532	-0.365	-0.144	2.00	A	JS	*
QTL 4 / NFD	4	204.8	83_730395_LG6	6	2.163	2.416	-1.662	-0.134	0.081	2.00	A	SK	*
QTL 5 / NFD	5	260.0	7_2207325_LG7	7	5.371	6.489	-1.434	-1.889	1.317	2.00	SD	SK	***
QTL 6 / NFD	5	230.6	126_269338_Un	-	2.466	2.776	0.080	1.563	19.418	2.00	SD	JS	*
QTL 7 / NFD	5	310.0	27_1207739_LG7	7	5.462	6.614	1.956	-1.355	-0.693	2.00	DP	JS	***
QTL 8 / NFD	5	436.6	82_143565_Un	-	2.099	2.342	0.791	0.348	0.441	2.00	DP	JS	*
QTL 9 / NFD	5	320.0	1092_2280_Un	-	6.225	7.683	-2.141	1.130	-0.528	2.00	DP	SK	***
QTL 10 / NFD	6	408.0	19_35663_LG9	9	5.924	7.256	-1.771	0.207	-0.117	2.00	A	SK	***
QTL 11 / NFD	6	430.0	53_1269288_LG9	9	3.824	4.448	1.232	-0.163	-0.132	2.00	A	JS	**
QTL 12 / NFD	7	283.7	13_269356_LG8	8	7.106	8.965	-0.357	-2.365	6.617	2.00	SD	SK	***
QTL 13 / NFD	8	308.0	34_356664_LG5	5	8.246	10.71	-2.331	-1.890	0.811	2.00	D	SK	***
QTL14 / NFD	8	456.0	9_2671456_LG5	5	2.138	2.387	-0.001	0.182	-177.941	2.00	SD	SK	*
QTL 15 / NFD	8	318.0	34_761824_LG5	5	5.708	6.955	2.385	0.428	0.179	2.00	A	JS	***
QTL 16 / NFD	9	0.0	64_778779_LG1	1	2.421	2.722	0.950	-1.625	-1.711	2.00	SD	JS	*

Tabela 1 –Cont.

QTL	GL ^a	Pico (cM)	Loci ^b	Cromo ^c	LOD	R ²	Genes de efeito ^d		d/a	LOD threshold a = 0.05	Ação Gênica	Dir ^e	Sig ^f
							a	d					
Número de Nós sem Fruto (NNSF)													
Modelo de múltiplo QTL					67.45	95.93							
QTL 1 / NSF	1	117.1	77_1344510_LG2	2	36.36	18.79	-0.977	2.878	-2.947	2.00	SD	SK	***
QTL 2 / NSF	1	50.0	12_113419_LG2	2	17.84	5.42	-0.626	-3.183	5.088	2.00	SD	SK	***
QTL 3 / NSF	2	376.0	260_178174_LG4	4	26.53	10.26	-0.172	0.937	-5.449	2.00	SD	SK	***
QTL 4 / NSF	2	267.4	5_2424053_LG4	4	33.52	15.91	-1.418	1.856	-1.309	2.00	SD	SK	***
QTL 5 / NSF	2	180.0	92_863914_LG4	4	46.68	33.23	2.557	-1.106	-0.433	2.00	DP	JS	***
QTL 6 / NSF	4	314.3	50_990183_LG6	6	33.12	15.52	0.980	0.368	0.376	2.00	DP	JS	***
QTL 7 / NSF	5	197.0	61_880440_LG7	7	20.94	6.92	0.648	1.261	1.947	2.00	SD	JS	***
QTL 8 / NSF	6	125.9	139_246491_LG9	9	30.04	12.86	-0.028	-1.136	40.623	2.00	SD	SK	***
QTL 9 / NSF	6	157.5	112_504242_LG9	9	19.98	6.43	-0.317	-1.844	5.823	2.00	SD	SK	***
QTL 10 / NSF	7	219.8	44_627370_LG6	6	33.35	15.74	2.074	1.359	0.655	2.00	DP	JS	***
QTL 11 / NSF	8	285	10_1817051_LG5	5	46.59	33.07	0.882	-0.183	-0.207	2.00	DP	JS	***
QTL 1 com QTL 6	1 com 4	117.1 com 314.3			30.12	12.93							***
QTL 3 com QTL 8	2 com 6	376 com 125.9			26.27	10.09							***
QTL 4 com QTL 10	2 com 7	267.3 com 219.8			33.27	15.66							***
QTL 5 com QTL 11	2 com 8	180 com 285			46.27	32.52							***
QTL 7 com QTL 9	5 com 6	197 com 157.5			18.10	5.54							***

Tabela 1 –Cont.

QTL	GL ^a	Pico (cm)	Loci ^b	Cromo ^c	LOD	R ²	Genes de efeito ^d		d/a	LOD threshold a = 0.05	Ação Gênica	Dir ^e	Sig ^f
							a	d					
Peso Médio do Fruto (PMF)													
Modelo de múltiplo QTL					57.04	93.52							
QTL 1 / PMF	2	180.0	92_863914_LG4	4	18.08	8.95	31.138	-62.627	-2.011	2.00	SD	JS	***
QTL 2 / PMF	3	462.5	119_8986_LG3	3	24.72	14.73	-	2.523	-0.063	2.00	A	SK	***
QTL 3 / PMF	3	412.4	162_392321_LG3	3	22.03	12.17	-	26.543	-1.556	2.00	SD	SK	***
QTL 4 / PMF	4	322.5	1603_15990_Un	-	21.40	11.61	-4.031	-14.780	3.666	2.00	SD	SK	***
QTL 5 / PMF	5	257.5	7_2207325_LG7	7	20.72	11.03	2.688	51.750	19.251	2.00	SD	JS	***
QTL 6 / PMF	6	25.0	2126_2859_Un	-	16.97	8.15	54.987	-86.719	-1.577	2.00	SD	JS	***
QTL 7 / PMF	6	20.0	192_277313_LG9	9	24.01	14.02	-	224.885	-9.122	2.00	SD	SK	***
QTL 8 / PMF	6	387.3	19_1291238_LG9	9	21.32	11.54	-9.439	9.890	-1.048	2.00	D	SK	***
QTL 9 / PMF	7	312.5	3_1670212_LG8	8	21.48	11.68	-	13.970	-0.801	2.00	D	SK	***
QTL 10 / PMF	8	280.6	1716_11515_Un	-	20.78	11.08	33.987	101.759	2.994	2.00	SD	JS	***
QTL 1 com QTL 6	2 com 6	180 com 25			11.41	4.72				2.00			***
QTL 2 com QTL 7	3 com 6	462.5 com 20			18.44	9.21				2.00			***
QTL 3 com QTL 10	3 com 8	412.4 com 280.6			21.05	11.31				2.00			***
QTL 4 com QTL 8	4 com 6	322.5 com 387.3			19.20	9.80				2.00			***
QTL 5 com QTL 9	5 com 7	257.5 com 312.5			20.39	10.76				2.00			***

Tabela 1 –Cont.

QTL	GL ^a	Pico (cM)	Loci ^b	Cromo ^c	LOD	R ²	Genes de efeito ^d		d/a	LOD threshold a = 0.05	Ação Gênica	Dir ^e	Sig ^f
							a	d					
Estágio de Maturação do Fruto (EMF)													
Modelo de múltiplo QTL					25.81	71.01							
QTL 1 / EMF	2	324.8	54_1497575_LG4	4	8.08	13.74	0.019	0.069	3.527	2.00	SD	JS	***
QTL 2 / EMF	3	240.0	1967_5720_Un	-	7.97	13.51	0.204	-0.188	-0.921	2.00	D	JS	***
QTL 3 / EMF	4	110.0	1183_465_Un	-	11.44	21.20	-0.056	-0.212	3.776	2.00	SD	SK	***
QTL 4 / EMF	4	207.5	165_169770_LG6	6	4.07	6.26	0.033	-0.277	-8.518	2.00	SD	SJ	**
QTL 5 / EMF	7	332.5	3_1242088_LG8	8	2.12	3.11	-0.148	-0.166	1.117	2.00	D	SK	*
QTL 6 / EMF	7	326.5	3_1224697_LG8	8	8.72	15.05	0.177	0.248	1.399	2.00	SD	JS	***
QTL 7 / EMF	8	307.5	34_356664_LG5	5	9.43	16.58	-0.038	0.247	-6.522	2.00	SD	SK	***
QTL 8 / EMF	8	479.6	9_2671456_LG5	5	10.63	19.28	-0.017	0.123	-7.087	2.00	SD	SK	***
QTL 9 / EMF	10	82.5	170_320866_Un	-	8.32	14.21	0.108	-0.221	-2.046	2.00	SD	JS	***
QTL 1 com QTL 7	2 com 8	324.8 com 307.5			7.72	13.00				2.00			***
QTL 3 com QTL 8	4 com 8	110 com 479.6			9.71	17.20				2.00			***
QTL 6 com QTL 9	7 com 10	326.5 com 82.5			7.91	13.39				2.00			***

Tabela 1 –Cont.

QTL	GL ^a	Pico (cM)	Loci ^b	Cromo ^c	LOD	R ²	Genes de efeito ^d		d/a	LOD threshold a = 0.05	Ação Gênica	Dir ^e	Sig ^f
							a	d					
Estágio de Maturação da Polpa (EMP)													
Modelo de múltiplo QTL					38.62	84.32							
QTL 1 / EMP	1	47.5	12_113419_LG2	2	12.60	13.02	0.088	-0.327	-3.731	2.00	SD	JS	***
QTL 2 / EMP	2	357.5	4443_1711_LG4	4	18.89	23.13	-0.179	0.182	-1.019	2.00	D	SK	***
QTL 3 / EMP	2	457.5	3370_748_Un	-	8.10	7.44	0.118	-0.156	-1.321	2.00	SD	JS	**
QTL 4 / EMP	3	172.5	106_379825_LG3	3	10.95	10.83	0.187	-0.158	-0.842	2.00	D	JS	***
QTL 5 / EMP	3	388.1	161_380513_LG3	3	11.20	11.16	0.008	0.218	28.805	2.00	SD	JS	***
QTL 6 / EMP	4	311.1	50_1583510_LG6	6	16.81	19.44	0.344	0.002	0.006	2.00	A	JS	***
QTL 7 / EMP	5	22.5	46_1774456_LG7	7	11.37	11.38	-0.023	-0.045	1.926	2.00	SD	SK	***
QTL 8 / EMP	5	330.2	152_352190_LG10	10	11.42	11.43	0.121	0.108	0.900	2.00	D	JS	***
QTL 9 / EMP	6	158.5	112_504242_LG9	9	9.54	9.10	0.012	-0.027	-2.255	2.00	SD	JS	***
QTL 10 / EMP	6	545.0	53_157628_LG9	9	2.83	2.28	-0.026	0.072	-2.804	2.00	SD	SK	*
QTL 11 / EMP	8	200.0	18_837412_LG5	5	3.37	2.76	0.015	-0.199	-13.025	2.00	SD	JS	*
QTL 1 com QTL 3	1 com 2	47.5 com 457.5			6.38	5.61				2.00			**
QTL 2 com QTL 6	2 com 4	357.5 com 311.1			12.64	13.07				2.00			***
QTL 2 com QTL 7	2 com 5	357.5 com 22.5			10.59	10.38				2.00			***
QTL 4 com QTL 8	3 com 5	172.5 com 330.2			8.07	7.41				2.00			***
QTL 5 com QTL 9	3 com 6	388.1 com 158.5			9.06	8.54				2.00			***

Tabela 1 –Cont.

QTL	GL ^a	Pico (cM)	Loci ^b	Cromo ^c	LOD	R ²	Genes de efeito ^d		d/a	LOD threshold a = 0.05	Ação Gênica	Dir ^e	Sig ^f
							a	d					
Firmeza do Fruto (FF)													
Modelo de múltiplo QTL					59.00	94.10							
QTL 1 / FF	1	179.7	180_469226_LG2	2	13.47	5.36	6.023	1.480	0.246	2.00	DP	JS	***
QTL 2 / FF	2	387.5	561_24840_LG4	4	26.34	14.97	-2.799	4.694	-1.677	2.00	SD	SK	***
QTL 3 / FF	2	0.0	9_2202978_LG5	5	3.31	1.01	8.808	-8.077	-0.917	2.00	D	JS	*
QTL 4 / FF	2	487.5	3370_748_Un	-	10.79	4.00	-2.466	0.443	-0.180	2.00	A	SK	***
QTL 5 / FF	3	55.0	Cpa_SSR_014171		3.34	1.03	-0.864	-0.646	0.748	2.00	DP	SK	*
QTL 6 / FF	3	420.0	162_110273_LG3	3	21.66	10.78	6.863	-1.839	-0.268	2.00	DP	JS	***
QTL 7 / FF	3	392.5	161_305673_LG3	3	17.31	7.64	-	-3.377	0.296	2.00	DP	SK	***
QTL 8 / FF	3	395.0	51_1057050_LG3	3	27.55	16.22	2.163	-0.408	-0.189	2.00	A	JS	***
QTL 9 / FF	5	285.0	27_92743_LG7	7	19.61	9.22	11.458	5.581	0.487	2.00	DP	JS	***
QTL 10 / FF	5	298.9	27_1056942_LG7	7	21.06	10.30	-	-7.494	0.660	2.00	DP	SK	***
QTL 11 / FF	6	357.5	1_2922584_LG9	9	10.32	3.78	-4.312	-2.141	0.496	2.00	DP	SK	***
QTL 12 / FF	7	162.5	2002_6562_Un	-	8.16	2.83	-4.658	-11.532	2.476	2.00	SD	SK	***
QTL 13 / FF	7	187.5	110_807250_LG8	8	24.63	13.33	7.899	5.054	0.640	2.00	DP	JS	***
QTL14 / FF	8	322.5	34_761824_LG5	5	10.84	4.02	0.473	-0.147	-0.310	2.00	DP	JS	***
QTL 15 / FF	8	340.0	103_104368_LG5	5	18.10	8.16	1.990	0.358	0.180	2.00	A	JS	***
QTL 2 com QTL 8	2 com 3	387.5 com 395			25.53	14.18				2.00			***
QTL 4 com QTL 14	2 com 8	487.5 com 322.5			8.98	3.18				2.00			***
QTL 6 com QTL 13	3 com 7	420 com 187.5			13.45	5.35				2.00			***
QTL 7 com QTL 15	3 com 8	392.5 com 340			16.84	7.33				2.00			***

Tabela 1 –Cont.

QTL	GL ^a	Pico (cM)	Loci ^b	Cromo ^c	LOD	R ²	Genes de efeito ^d		d/a	LOD threshold a = 0.05	Ação Gênica	Dir ^e	Sig ^f
							a	d					
Firmeza da Polpa (FP)													
Modelo two parts + múltiplo QTL					15.13	51.62							
QTL 1 / FP	2	294.8	4027_7894_Un	-	5.79	15.50	-2.599	-0.241	0.093	2.00	A	SK	***
QTL 2 / FP	2	296.7	33_2029392_LG4	4	6.46	17.57	-3.022	-1.171	0.387	2.00	DP	SK	***
QTL 3 / FP	2	348.0	163_297136_LG4	4	4.94	12.94	-5.068	3.040	-0.600	2.00	DP	SK	***
QTL 4 / FP	4	337.0	52_821131_LG6	6	3.72	9.45	-1.439	-3.342	2.322	2.00	SD	SK	***
QTL 5 / FP	5	209.6	82_528523_Un	-	4.53	11.74	3.987	-0.078	-0.020	2.00	A	JS	***
QTL 6 / FP	8	120.0	9_609753_LG5	5	1.67	4.04	-1.057	3.635	-3.440	2.00	SD	SK	*
Teor de Sólidos Solúveis (TSS)													
Modelo de múltiplo QTL					51.64	91.60							
QTL 1 / TSS	1	52.5	12_113419_LG2	2	26.65	21.76	0.314	-0.184	-0.588	2.00	DP	JS	***
QTL 2 / TSS	1	345.0	129_433363_LG2	2	6.94	3.32	0.413	0.153	0.370	2.00	DP	JS	***
QTL 3 / TSS	2	412.5	125_465370_LG4	4	16.02	9.71	-0.142	-0.061	0.429	2.00	DP	SK	***
QTL 4 / TSS	3	154.9	200_115739_LG3	3	20.29	13.84	0.182	0.360	1.981	2.00	SD	JS	***
QTL 5 / TSS	4	340.0	52_597014_LG6	6	11.22	5.99	-0.326	0.293	-0.899	2.00	D	SK	***
QTL 6 / TSS	4	300.3	16_1371917_LG6	6	16.37	10.02	0.768	0.104	0.136	2.00	A	JS	***
QTL 7 / TSS	5	265.0	46171_531_Un	-	23.01	16.93	-0.413	-0.288	0.697	2.00	DP	SK	***
QTL 8 / TSS	7	82.3	2011_3509_Un	-	4.59	2.07	-0.025	0.724	-28.710	2.00	SD	SK	**
QTL 9 / TSS	7	79.8	30210_539_Un	-	6.23	2.93	-0.278	-0.503	1.812	2.00	SD	SK	***
QTL 10 / TSS	7	7.5	37453_360_Un	-	7.72	3.77	-0.033	0.380	-11.685	2.00	SD	SK	**
QTL 11 / TSS	8	120.9	9_609753_LG5	5	30.84	28.49	-0.022	-1.283	59.154	2.00	SD	SK	***
QTL 12 / TSS	8	219.1	18_1247807_LG5	5	20.41	13.96	0.443	0.042	0.095	2.00	A	JS	***
QTL 13 / TSS	8	284.5	10_1817051_LG5	5	15.32	9.11	-0.343	-0.653	1.903	2.00	SD	SK	***
QTL14 / TSS	10	147.5	818_11117_Un	-	8.57	4.27	0.520	-0.117	-0.226	2.00	DP	JS	***
QTL 1 com QTL 11	1 com 8	52.5 com 120.9			25.83	20.60				2.00			***
QTL 3 com QTL 12	2 com 8	412.5 com 219.1			14.07	8.10				2.00			***
QTL 4 com QTL 7	3 com 5	154.9 com 265			18.96	12.46				2.00			***
QTL 5 com QTL 10	4 com 7	340 com 7.5			3.66	1.61				2.00			.
QTL 6 com QTL 13	4 com 8	300.3 com 284.5			3.56	1.56				2.00			.

Tabela 1 –Cont.

QTL	GL ^a	Pico (cM)	Loci ^b	Cromo ^c	LOD	R ²	Genes de efeito ^d		d/a	LOD threshold a = 0.05	Ação Gênica	Dir ^e	Sig ^f
							a	d					
Espessura da Polpa (EP)													
Modelo de múltiplo QTL					73.24	97.02							
QTL 1 / EP	1	356.2	55_31389_LG2	2	41.96	19.32	0.094	-0.122	-1.300	2.00	SD	JS	***
QTL 2 / EP	3	300.0	72_923858_LG3	3	26.14	7.46	-0.485	-0.479	0.988	2.00	D	SK	***
QTL 3 / EP	3	371.2	43_546518_LG3	3	22.79	5.91	0.473	0.444	0.940	2.00	D	JS	***
QTL 4 / EP	4	220.0	83_691125_LG6	6	42.00	19.36	-0.079	-0.168	2.129	2.00	SD	SK	***
QTL 5 / EP	5	79.0	1287_9956_Un	-	50.41	30.47	-0.187	-0.045	0.239	2.00	DP	SK	***
QTL 6 / EP	6	427.5	53_1269288_LG9	9	10.34	1.91	-0.026	-0.126	4.863	2.00	SD	SK	***
QTL 7 / EP	7	252.7	134_835967_LG8	8	48.34	27.30	-0.088	-0.085	0.967	2.00	D	SK	***
QTL 8 / EP	9	83.1	26_970556_LG1	1	39.27	16.62	-0.063	-0.568	9.080	2.00	SD	SK	***
QTL 9 / EP	9	96.5	26_1309604_LG1	1	34.95	12.95	0.061	0.487	8.000	2.00	SD	JS	***
QTL 1 com QTL 4	1 com 4	356.2 com 220			38.58	15.98				2.00			***
QTL 5 com QTL 7	5 com 7	79 com 252.7			45.60	23.57				2.00			***
Diâmetro do Fruto (DF)													
Modelo two parts + múltiplo QTL					12.24	44.41							
QTL 1 / DF	1	38.7	80_940492_LG2	2	2.36	6.67	-0.356	0.156	-0.437	2.00	DP	SK	**
QTL 2 / DF	6	24.0	2126_2859_Un	-	6.34	19.76	0.743	0.337	0.454	2.00	DP	JS	***
QTL 3 / DF	8	479.6	9_2671456_LG5	5	2.54	7.20	0.492	0.596	1.211	2.00	SD	JS	**
QTL 4 / DF	9	142.4	49_185732_LG1	1	3.01	8.63	-0.647	0.029	-0.044	2.00	A	SK	**
QTL 5 / DF	10	70.0	3022_1222_Un	-	3.52	10.23	0.541	0.043	0.079	2.00	A	JS	***

Tabela 1 –Cont.

QTL	GL ^a	Pico (cM)	Loci ^b	Cromo ^c	LOD	R ²	Genes de efeito ^d		d/a	LOD threshold a = 0.05	Ação Gênica	Dir ^e	Sig ^f
							a	d					
Comprimento do Fruto (CF)													
Modelo de múltiplo QTL					42.82	87.18							
QTL 1 / CF	1	5.5	131_404289_LG2	2	11.69	9.64	-0.256	0.874	-3.421	2.00	SD	SK	***
QTL 2 / CF	1	109.0	77_790074_LG2	2	22.89	25.62	-0.248	0.350	-1.410	2.00	SD	SK	***
QTL 3 / CF	2	190.0	92_457369_LG4	4	7.96	5.96	0.671	0.095	0.141	2.00	A	JS	***
QTL 4 / CF	2	257.5	5_1518638_LG4	4	8.07	6.06	-0.102	0.788	-7.719	2.00	SD	SK	***
QTL 5 / CF	4	267.5	8_2567133_LG6	6	17.85	17.37	0.113	0.819	7.271	2.00	SD	JS	***
QTL 6 / CF	5	435.0	3148_6380_Un	-	4.43	3.03	0.258	-2.270	-8.800	2.00	SD	JS	**
QTL 7 / CF	6	167.5	415_39968_LG9	9	8.49	6.44	0.757	-0.519	-0.685	2.00	DP	JS	***
QTL 8 / CF	7	370.0	107_123190_LG8	8	8.68	6.62	0.362	0.027	0.075	2.00	A	JS	***
QTL 9 / CF	9	72.5	286_3396_LG1	1	20.37	21.24	0.521	-1.084	-2.081	2.00	SD	JS	***
QTL 10 / CF	9	77.5	26_574053_LG1	1	7.96	5.96	0.434	-0.918	-2.114	2.00	SD	JS	***
QTL 11 / CF	9	101.8	26_1453954_LG1	1	11.81	9.77	0.183	0.126	0.689	2.00	DP	JS	***
QTL 12 / CF	9	138.6	24415_38146_Un	-	10.48	8.38	-0.288	-0.149	0.518	2.00	DP	SK	***
QTL 13 / CF	10	52.5	108_734382_Un	-	18.90	18.92	0.634	-0.543	-0.856	2.00	D	JS	***
QTL14 / CF	10	142.5	818_11117_Un	-	1.76	1.13	0.148	1.342	9.061	2.00	SD	JS	.
QTL 2 com QTL 9	1 com 9	109 com 72.5			19.12	19.27				2.00			***
QTL 5 com QTL 13	4 com 10	267.5 com 52.5			16.61	15.62				2.00			***
QTL 7 com QTL 8	6 com 7	167.5 com 370			7.10	5.20				2.00			***

Tabela 1 –Cont.

QTL	GL ^a	Pico (cM)	Loci ^b	Cromo ^c	LOD	R ²	Genes de efeito ^d		d/a	LOD threshold a = 0.05	Ação Gênica	Dir ^e	Sig ^f
							a	d					
Produção (PROD)													
Modelo de múltiplo QTL					26.21	71.55							
QTL 1 / PROD	1	150.3	1518_8824_Un	-	4.82	7.40	-0.225	2.621	-11.643	2.00	SD	SK	***
QTL 2 / PROD	2	335.0	54_605294_LG4	4	10.59	18.83	-2.146	3.095	-1.442	2.00	SD	SK	***
QTL 3 / PROD	3	395.0	51_1057050_LG3	3	13.46	25.80	0.993	2.402	2.419	2.00	SD	JS	***
QTL 4 / PROD	4	317.7	50_169639_LG6	6	6.69	10.76	-1.151	-1.536	1.335	2.00	SD	SK	**
QTL 5 / PROD	4	120.0	48_135274_LG6	6	5.70	8.94	0.065	-0.267	-4.095	2.00	SD	JS	**
QTL 6 / PROD	5	96.9	2_2848765_LG9	9	8.07	13.46	-1.719	2.056	-1.196	2.00	SD	SK	***
QTL 7 / PROD	7	328.1	3_1242088_LG8	8	12.59	23.60	-0.327	-0.652	1.995	2.00	SD	SK	***
QTL 8 / PROD	9	99.7	36471_2256_Un	-	9.32	16.03	2.668	-2.160	-0.810	2.00	D	JS	***
QTL 2 com QTL 5	2 com 4	335 com 120			5.64	8.84				2.00			**
QTL 3 com QTL 7	3 com 7	395 com 328.1			12.16	22.52				2.00			***
QTL 4 com QTL 6	4 com 5	317.7 com 96.9			5.01	7.73				2.00			**