



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E ENGENHARIAS
PÓS-GRADUAÇÃO EM GENÉTICA E MELHORAMENTO**

IANA PEDRO DA SILVA QUADROS

MAPEAMENTO E DETECÇÃO DE QTL EM MANDIOCA

ALEGRE-ES

Agosto/2016

IANA PEDRO DA SILVA QUADROS

MAPEAMENTO E DETECÇÃO DE QTL EM MANDIOCA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento do Centro de Ciências Agrárias e Engenharias da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Genética e Melhoramento, na área de concentração Biotecnologia.
Orientadora: Profª Drª Marcia Flores da Silva Ferreira

ALEGRE-ES

Agosto/2016

Dados Internacionais de Catalogação-na-publicação (CIP)
(Biblioteca Setorial de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Espírito Santo, ES, Brasil)

Q1m Quadros, Iana Pedro da Silva, 1990-
Mapeamento e detecção de QTL em mandioca / Iana Pedro da
Silva Quadros. – 2016.
78 f. : il.

Orientador: Marcia Flores da Silva Ferreira.

Coorientadora: Ede Jorge de Oliveira ; Adésio Ferreira.

Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento) –
Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Agrárias e
Engenharias.

1. Mandioca. 2. Mapa genético. 3. Polimorfismo de nucleotídeo
único. 4. Microssatélites (Genética). 5. Minissatélites (Genética).
I. Ferreira, Marcia Flores da Silva. II. Oliveira, Ede Jorge de.
III. Ferreira, Adésio. IV. Universidade Federal do Espírito Santo. Centro
de Ciências Agrárias e Engenharias. V. Título.

CDU: 575:631

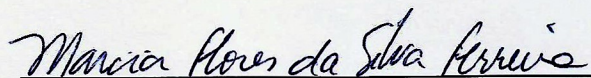
IANA PEDRO DA SILVA QUADROS

Mapeamento e detecção de QTL em Mandioca

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento do Centro de Ciências Agrárias e Engenharias da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Genética e Melhoramento, na área de concentração Biotecnologia.

Aprovada em 31 de agosto de 2016.

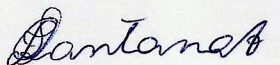
COMISSÃO EXAMINADORA



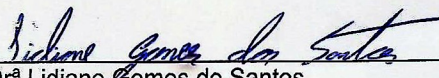
Prof^a Dr^a Marcia Flores da Silva Ferreira
Universidade Federal do Espírito Santo
Orientadora



Prof Dr Adésio Ferreira
Universidade Federal do Espírito Santo
Coorientador



Dr^a Fernanda Abreu Santana Arêdes
Universidade Estadual Norte Fluminense Darcy Ribeiro



Dr^a Lidiane Gomes do Santos
Universidade Federal do Espírito Santo

Aos meus pais Marlene e Reginaldo, que apesar de todas as dificuldades impostas em suas caminhadas me propuseram educação e exemplo de vida para que eu pudesse alcançar mais esta vitória.

A meu esposo José Romário, amigo e companheiro de todos os momentos, e ao meu filho João Guilherme, que me lembra todos os dias como é bom viver.

Dedico

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Deus pela oportunidade da vida e por me guiar ao longo da jornada para chegar até aqui, sem ele eu nada conseguiria.

A Universidade Federal do Espírito Santo pela sólida formação acadêmica.

Ao Programa de Genética e Melhora da Universidade Federal do Espírito Santo pela sólida formação acadêmica.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES)/Fundação de Amparo à Pesquisa e Inovação do Espírito Santo (FAPES) pela concessão da bolsa e apoio financeiro.

A EMBRAPA Mandioca e Fruticultura Tropical pelo auxílio e parceria ao longo do trabalho, permitindo a realização do mesmo.

Ao pesquisador Dr. Eder Jorge de Oliveira da EMBRAPA pela parceria e oportunidade fundamental para a realização deste trabalho, por acreditar que era possível e por todo apoio.

Aos Professores, Mestres e Doutores em ensinar, que me deram aula durante o mestrado, realizando inúmeras contribuições profissionais e pessoais, enriquecendo meu aprendizado e me incentivando a chegar até o fim.

À prezada professora e orientadora Marcia Flores da Silva Ferreira pela oportunidade de trabalhar nessa área, por todo aprendizado que obtive no laboratório e em sala de aula. Pela amizade, pelos ensinamentos, conselhos, momentos de felicidades com os resultados e pela confiança depositada em mim. Que nossa parceria continue sempre.

Ao prezado professor Dr. Adésio Ferreira, por nunca desistir e me tranquilizar, deixando como lição de vida. Pela sua fundamental ajuda, paciência e colaboração dada a este trabalho, e principalmente, porque fez com que esse trabalho se concretizasse.

À doutora Lidiane pelas dicas e conselhos em diferentes momentos durante o trabalho, pela parceria e por ter aceitado o convite para participar como membro da banca examinadora do meu trabalho, contribuindo com sugestões para a melhoria do mesmo.

À doutora Fernanda, por ter aceitado o convite para participar como membro da banca examinadora, e pelo acolhimento durante estágio no laboratório o qual faz parte.

Agradeço aos meus familiares pela torcida e carinho, por tudo, sem vocês não teria conseguido.

Aos meus queridos e amados pais, Reginaldo Ferreira Quadros (Didi) e Marlene Pedro da Sila Quadros, por me aceitarem, pela educação recebida, me amarem, pelos conselhos sábios, compreensão, por dividirem seu tempo comigo na minha criação e também do meu filho, por serem meus exemplos de dedicação ao trabalho e meu porto seguro. Pela confiança depositada em mim todos esses anos e por acreditarem que eu conseguiria ultrapassar os obstáculos durante a caminhada para que o meu sonho pudesse se tornar realidade. A vocês dedico a minha conquista! Amo vocês.

Ao meu esposo José Romário de Carvalho, que me ajudou, apoiou, e incentivou em vários momentos não me deixando desistir, que defende junto comigo. Pelos anos de companheirismo e amizade. Por compartilhar comigo todos os momentos fáceis e difíceis e pelo apoio incondicional durante todos esses anos. Amo você! Obrigada pela paciência, carinho, zelo, cuidado e educação na criação do nosso filho, sem você não teria conseguido fazer nem metade do que fiz.

Ao meu filho João Guilherme de Carvalho Quadros, pelo amor, carinho e alegria dividida comigo. Obrigada pela compreensão nos momentos de ausência da mamãe, você é tudo para mim e com certeza dedico a minha vida à você, sem você nada faria sentido.

Aos meus irmãos, Marcos, Cláudia, Rodrigo e Degazito, que sempre me ajudaram no que eu precisava, estiveram ao meu lado e sempre me apoiaram, obrigada pelas caronas para chegar até a faculdade.

Aos meus lindos, queridos e amados sobrinhos Vinícius, Rafael, Sabrina, Arthur e Álvaro por alegrarem meus dias, me ajudarem a tomar conta do João, me lembrarem que a vida tem que ser vivida como se não houvesse o amanhã. Vocês são de mais! Desejo tudo de melhor para suas vidas, que Deus os ilumine sempre.

Aos amigos do Laboratório de Genética e Melhoramento Vegetal e Biometria, pela ajuda, compreensão, momentos de convivência, trabalho e descontração, em especial a Marina, Tiago e Laís que estiveram presentes em momentos cruciais do trabalho.

À todos os alunos do curso de Mestrado, turma de 2014/2, pela convivência, estudos e descontração. Com certeza contribuíram para a minha formação profissional e pessoal.

Ao grupo de estudos da Fraternidade Cristã Mãe Palmira, por dividirem seus conhecimentos, pelo aprendizado, ajuda e amizade.

Aos funcionários do CCA-UFES, que sempre se mostraram dispostos a ajudar.

À todos que me ajudaram direta ou indiretamente na realização desse trabalho.

Minha sincera gratidão.

“A terra tem o suficiente para satisfazer as necessidades de todos, mas não a ambição de uns poucos”

Mahatma Gandhi

RESUMO

A mandioca é típica dos trópicos e fonte de segurança alimentar para mais de 600 milhões de pessoas, utilizada na alimentação humana e animal e na indústria, pela extração de amido e produção de biocombustível. O Brasil é o segundo país em produção, entretanto o incremento em produção é baixo para atender o crescente mercado. A compreensão da arquitetura genética de caracteres agronomicamente importantes é útil para delinear cruzamentos e possibilita a identificação de *loci* controladores de características quantitativas (QTL), no intuito de seleção assistida e clonagem de genes candidatos. Neste trabalho objetivou-se identificar, mapear e caracterizar QTL para as características de altura das plantas (AP), produtividade de parte aérea (PPA), produtividade total de raízes fresca (PTR), teor de matéria seca da raiz (MS) e produtividade de amido (PROD-AMD) de mandioca. Para isto foi utilizada uma população F₁ de 141 indivíduos, oriunda do cruzamento entre as cultivares Fécula Branca e BRS Formosa, mantida em delineamento em blocos, com duas repetições e 16 plantas por parcela para as análises fenotípicas. A genotipagem dos indivíduos foi realizada usando SNPs, microssatélites e minissatélites. O mapa foi construído com abordagem multiponto e a detecção dos QTL realizada por análise de contraste entre médias e intervalo, considerando os diferentes tipos de segregação do QTL. Variabilidade foi observada para todas as características e altas correlações fenotípicas, exceto para MS, com destaque para PTR e PROD-AMD (0,98), bem como alta herdabilidade para AP (74,29%). Também, segregação transgressiva foi detectada para todas as características, indicando complementariedade de alelos dos pais na progênie segregante. O mapa genético representou regiões dos 18 cromossomos da mandioca e foi composto por 283 marcadores em 32 grupos de ligação. Uma região do cromossomo 10 apresentou evidência de pleiotropia. Para AP, PPA e PROD-AMD um QTL comum foi identificado, bem como para PTR e PROD-AMD, três QTL comuns foram verificados. O MS apresentou QTL exclusivos. Estes resultados indicam o controle quantitativo das características estudadas, com QTL de grande e pequeno efeito detectados. Estes são úteis no melhoramento da cultura visando maior produtividade.

Palavras-chave: *Manihot esculenta*, mapa genético, SNP, microssatélites, minissatélites.

ABSTRACT

Cassava is typical of the tropics and food security of supply for over 600 million people, used in food human and animal, and industry by extracting of starch and biofuel production. Brazil is the second country in production, but the increase in production is low to meet the growing market. The comprehension of the genetic architecture of agronomically important traits is useful to delineate crossings and enables the identification of quantitative trait loci (QTL) in assisted selection purpose and cloning of candidate genes. This work objective to identify, map and characterize QTL for plant height (AP), shoot productivity (PPA), total yield of fresh roots (PTR), dry matter content of the root (MS) and starch productivity (PROD-AMD) in cassava. For this it was used a F1 population of 141 individuals from the cross between the cultivars Fécula Branca and BRS Formosa kept in randomized block design with two replications and 16 plants per plot for phenotypic analysis. The genotyping of individuals was performed using SNP, microsatellite and minisatellite. The map was constructed multipoint approach and detection of QTL analysis performed for contrast medium and interval of considering the different types of QTL segregation. Variability was observed for all the traits and high correlations, except for MS, especially PTR and PROD-AMD (0.98) and high heritability for AP (74.29%). Also, transgressive segregation was detected for all traits, indicating complementation of parental alleles in segregating progeny. The genetic map represented regions of the 18 chromosomes of cassava and was composed of 283 markers in 32 linkage groups. A region of chromosome 10 showed evidence of pleiotropy. For AP, PPA and AMD-PROD a common QTL was identified as well as PTR, AMD-PROD and three common QTL were checked. MS showed exclusive QTL. These results indicate the quantitative control of the traits studied, with large and small detected QTL effect. These are useful in improving the culture seeking greater productivity.

Keywords: *Manihot esculenta*, genetic map, SNP, microsatélites, minissatélites.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Distribuição de frequência da população F_1 oriunda do cruzamento entre Fécula Branca e BRS Formosa (*Manihot esculenta*) para as características avaliadas: AP - altura de plantas; PPA - produtividade de parte aérea; PTR - produtividade total de raízes; MS - teor de matéria seca e PROD-AMD - produtividade de amido (variáveis na horizontal: distribuição na parte superior; variáveis na vertical: distribuição à direita) e correlação de Pearson entre as variáveis..... 37
- Figura 2. Mapa genético derivado da população F_1 do cruzamento entre BRS Formosa e Fécula Branca (*Manihot esculenta* Crants)..... 40
- Figura 3. Identificação de QTL para teor de matéria seca (MS) de raiz de mandioca no cromossomo 18 (GL 16) por intervalo no programa FsQTL considerando os diferentes tipos de segregação 1:1, 1:2:1 e 1:1:1:1. Os picos indicam dois QTL distintos..... 47

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Estudos de mapeamento genético em mandioca (<i>Manihot esculenta</i> Crantz)	25
Tabela 2. Estudos de QTL para características agronômicas em mandioca (<i>Manihot esculenta</i> Crantz)	27
Tabela 3. Medidas descritivas e análise de normalidade para as variáveis altura das plantas (AP), produtividade de parte aérea (PPA), produtividade total de raízes (PTR), teor de matéria seca (MS) e produtividade de amido (PROD-AMD) para genótipos oriundos de um cruzamento biparental de <i>Manihot esculenta</i> Crantz	36
Tabela 4. Quadrado médio dos genótipos (<i>QMG</i>), quadrado médio dos resíduos (<i>QMR</i>), estatística F (<i>F</i>), variância genotípica (σ_g^2), variância fenotípica (σ_f^2), variância ambiental (σ_a^2), herdabilidade no sentido amplo (h_n^2), coeficiente de variação ambiental (%) (<i>CVa</i>), coeficiente de variação genotípica (%) (<i>CVg</i>) e razão genótipo/ambiental (<i>CVg/ CVa</i>), de variáveis para genótipos oriundos de um cruzamento biparental de <i>Manihot esculenta</i> Crantz	38
Tabela 5. Análise de QTL por contraste entre médias para as características altura das plantas (AP), produtividade de parte aérea (PPA), produtividade total de raízes (PTR), produtividade de amido (PROD-AMD) e teor de matéria seca (MS) para genótipos oriundos de um cruzamento biparental de <i>Manihot esculenta</i> Crantz	43
Tabela 6. QTL localizados para a população de 141 indivíduos <i>F</i> ₁ derivados do cruzamento entre Fécula Branca e BRS Formosa (<i>Manihot esculenta</i> Crantz)	48

SUMÁRIO

RESUMO	viii
ABSTRACT	ix
LISTA DE FIGURAS	x
LISTA DE TABELAS	xi
1 INTRODUÇÃO	14
2 OBJETIVOS	17
2.1 OBJETIVO GERAL.....	17
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	17
3 REFERENCIAL TEÓRICO	18
3.1 ASPECTOS BOTÂNICOS DA MANDIOCA.....	18
3.2 IMPORTÂNCIA ECONÔMICA.....	19
3.3 CARACTERÍSTICAS AGRONÔMICAS.....	20
3.4 MAPEAMENTO GENÉTICO.....	22
3.5 ESTUDOS DE QTL EM MANDIOCA.....	26
4 MATERIAL E MÉTODOS	30
4.1 MATERIAL VEGETAL E DELINEAMNETO EXPERIMENTAL.....	30
4.2 AVALIAÇÃO FENOTÍPICA.....	31
4.3 ANÁLISES MOLECULARES.....	31
4.4 ANÁLISES ESTATÍSTICAS e mapeamento.....	33
4.6 MAPEAMENTO DE QTL.....	35
5 RESULTADOS	35
5.1 ANÁLISES FENOTÍPICAS.....	35
5.2 MAPA DE LIGAÇÃO.....	38
5.3 ANÁLISE DE QTL.....	42
5.4 MAPEAMENTO, IDENTIFICAÇÃO E CARACTERIZAÇÃO DE QTL.....	45
6 DISCUSSÃO	49
6.1 ANÁLISES FENOTÍPICAS.....	49
6.2 MAPEAMENTO GENÉTICO E DE QTL.....	51
6.4 ANÁLISES DE QTL.....	52
7. CONCLUSÃO	56
REFERÊNCIAS	57
ANEXO A: MARCADORES MICROSSATÉLITES	69
ANEXO B: MARCADORES MINISSATÉLITES	70

ANEXO C: MARCADORES SNP (<i>SINGLE NUCLEOTIDE POLYMORPHISMS</i>)....	72
ANEXO D: POPULAÇÃO F₁ DERIVADA DO CRUZAMENTO ENTRE FÉCULA BRANCA E BRS FORMOSA (<i>Manihot esculenta</i> Crantz).....	74
ANEXO E. ANOTAÇÃO GÊNICA DOS MARCADORES EM CADA INTERVALO DO QTL POR BUSCA NA BASE DE DADOS <i>GENE ONTOLOGY CONSORTIUM</i>.....	75

1 INTRODUÇÃO

A mandioca (*Manihot esculenta* Crantz), nativa da América Latina, é um dos seis alimentos básicos no mundo (FAO, 2013). A cultura típica dos trópicos e fonte de segurança alimentar para mais de 600 milhões de pessoas, apresentou produção mundial em torno de 233 milhões de toneladas. O Brasil ocupa a segunda posição em produção no mundo (CHEN et al., 2010; FAOSTAT, 2014). As características como tolerância a seca, ao calor e a pouca exigência de fertilizantes agrícolas são vantagens desta cultura (RABBI et al., 2012; ICGMC, 2015). Apesar de ser uma planta monoica é altamente heterozigota, pois a autopolinização é impedida principalmente por apresentar protoginia (ALVES, 2002). A cultura é propagada por estacas, conhecidas como “manivas”, e a produção de sementes é limitada.

A utilização da mandioca é expressiva, em especial nos países mais pobres, tanto na alimentação humana e animal pelo consumo de suas raízes e folhas; quanto na indústria, pela extração de amido, que apresenta diferentes aplicações e baixo custo de produção (NARINA; ODENY, 2012). A mandioca também tem grande potencial por ser uma das poucas fontes de amido oriundo de fontes não cereais a exemplo do milho e soja (CEBALLOS et al., 2007), para a produção de biocombustível (NARINA; ODENY, 2012). Além disto, é relatada como uma das alternativas para fonte de produção para o bioetanol, junto com a batata-doce (ZISKA et al., 2009; SRIROTH et al., 2010).

A produção de mandioca deve ser melhor explorada, visto a inexistência de incremento considerável de produção durante os anos (FAOSTAT, 2014) e a necessidade de atendimento à demanda crescente do mercado (MEZETTE, 2009; CHEN et al., 2012). Além disto, dada as características da cultura, a produção em larga escala de mandioca, pode ser uma oportunidade para o desenvolvimento da agricultura em áreas áridas e empobrecidas (GRESSEL, 2008; ICGMC, 2015).

A parte economicamente mais importante da planta são as raízes tuberosas, ricas em amido. A qualidade das raízes pode ser influenciada alterando o teor de matéria seca das raízes, produção da parte aérea, produtividade de raízes tuberosas, além do teor de amido e o tempo de cozimento, dentre outras características agrônômicas (BENESI, 2005). A raiz de mandioca acumula amido como principal componente da massa seca (aproximadamente 80%), justificando

uma correlação entre massa seca e amido (CEREDA et al., 2003). O teor de matéria seca geralmente o que determina o valor pago pela indústria geralmente, sendo diretamente relacionado ao rendimento dos diversos produtos industriais derivados da mandioca (SARMENTO et al., 1999). Desta forma, o ideal são variedades com maiores produtividades de raízes e elevados teores de matéria seca, potencializando o produto final (VIDIGAL FILHO et al., 2000).

Apesar do grande uso da mandioca como uma alternativa de baixo custo na alimentação, as variedades são muitas vezes desenvolvidas exclusivamente focado na produção de raízes (OLIVEIRA et al., 2016). Entretanto, a parte aérea, que possui relação direta com altura da planta, apresenta múltiplos usos que incluem alimentação humana e animal (RIMOLDI et al., 2003; PASSOS et al., 2014). Desta forma, alta produção da parte aérea são objetivadas em regiões com fatores antagônicos à conservação do material de propagação e em casos em que a parte aérea é utilizada na alimentação animal, pelos altos teores de proteína e nutrientes (HUE et al., 2010; HUE et al., 2012; SILVA et al., 2012; HISANO et al., 2013).

No entanto, uma variedade de mandioca para uso da parte aérea, deve ter uma produção de biomassa elevada associada a tolerância a seca, de modo que uma maior área fotossintética, contribua para maior acúmulo de amido nas raízes (MOREIRA et al., 2014). Além disso, Lenis et al. (2006) postularam que o aumento da longevidade e retenção das folhas das plantas de mandioca pode elevar a produtividade de raízes desta cultura. A parte aérea, principalmente a copa, promove a restrição de incidência de radiação na superfície do solo, e pode reduzir variações de temperatura e umidade para as populações de microrganismos do mesmo, favorecendo a atividade biológica e melhorando as relações ecológicas (MERCANTE et al., 2008). Isto posto, é possível obter progresso genético no melhoramento de mandioca para ambas as características, raiz e parte aérea, considerando a variação genética da espécie (AINA et al., 2007).

Grande diversidade genética tem sido observada para a maioria das características examinadas em mandioca. Entretanto, a depressão por endogamia e o ciclo de vida longo, torna difícil desenvolver genótipos adequados para estudos genéticos clássicos (FREGENE et al., 2001; FREITAS; SANTOS; OLIVEIRA et al., 2016). Como consequência, estudos de genética na cultura foram limitados, por um tempo, e a estrutura genética da maioria das características ainda é pouco

compreendida. O desenvolvimento de mapas de ligação saturados por marcadores moleculares tornou possível estudar e localizar essas características usando metodologias de mapeamento de QTL (*Quantitative Trait Loci*) (NARINA; ODENY, 2012). Um dos mapas mais saturados foi gerado por Rabbi et al. (2012) que utilizou 6756 SNPs e relatou 19 grupos de ligação (GL), entretanto, tem sido enfatizado a necessidade da utilização de vários tipos de marcadores para aumentar a cobertura de regiões pouco saturadas e reduzir *gaps*, com consequente número de GL próximo ao esperado do número de cromossomos do genoma haplóide da mandioca (BOONCHANAWIWAT et al., 2011; CHEN et al., 2012; RABBI et al., 2014). A partir de mapas genéticos vários QTL para teor de matéria seca da raiz foram identificados em mandioca, característica relatada como de alta correlação positiva com teor de amido (KIZITO et al., 2007). Para produção total de raiz diferentes QTL foram descritos de efeito menor (OKOGBENIN; FREGENE, 2003), enquanto que para produtividade de parte aérea e amido não há relatos de QTL.

Compreender a arquitetura genética de características economicamente importantes na mandioca pode ser útil para o direcionamento de cruzamentos e para a detecção de marcadores a serem utilizados em seleção assistida, oferecendo também um quadro amplo para a realização de estudos genômicos comparativos e evolutivos. Além disso, possibilita a busca por *loci* de características quantitativas (QTL) para posterior identificação e clonagem de genes que controlam a expressão destas características (SOTO et al., 2015). Desta forma, neste estudo objetivou-se identificar QTL para características altura das plantas, produtividade de parte aérea, produtividade total de raízes fresca, teor de matéria seca da raiz e produtividade de amido por meio de diferentes marcadores moleculares em uma população F₁ de mandioca.

2 OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GERAL

Construir mapa genético de mandioca (*Manihot esculenta* Crantz) utilizando marcadores moleculares SNPs, minissatélites e microssatélites e identificar, localizar e caracterizar QTL associados à altura da planta, produtividade de raiz, teor de matéria seca, produtividade de amido e parte aérea utilizando uma população F₁.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- a) Utilizar metodologias que consideram a fase de ligação de marcadores e de QTL para a construção do mapa genético e mapeamento de QTL.
- b) Identificar marcadores ligados a QTL de características relacionadas à produção em mandioca, visando seleção assistida.
- c) Gerar informações úteis para a identificação de genes candidatos ao controle das características estudadas.

3 REFERENCIAL TEÓRICO

3.1 ASPECTOS BOTÂNICOS DA MANDIOCA

A espécie *Manihot esculenta* Crantz pertence à classe das Dicotiledôneas, subclasse Archiclamydeae, ordem Euphorbiales, família Euphorbiaceae, tribo Manihoteae e gênero *Manihot* (CORDEIRO et al., 2015). Botanicamente é um arbusto lenhoso perene de 2 a 4 metros de altura, com fruto do tipo cápsula e inflorescência do tipo panícula (FREGENE et al., 2001). Na planta jovem o caule é esverdeado e posteriormente assume a coloração cinza ou marrom. As folhas são simples, alternadas, lobadas e com pecíolo longo (9 a 20 cm de comprimento), possuem de três a nove lóbulos com coloração variada (verde claro, verde escuro até roxo) inseridas no caule de forma espiralada. Apresenta sistema radicular considerado pseudofasciculado, superficial e pivotante com pequenos números de raízes, em que acumulam amido que é a principal característica da cultura (ROGERS; APPAN, 1976).

A mandioca é uma planta monoica, com flores localizadas nas axilas das ramificações, as inflorescências apresentam a flor masculina na parte superior, em maior número, e flores femininas, na parte basal em número inferior (EKANAYAKE; OSIRU; PORTO, 1998). A espécie é considerada preferencialmente alógama com polinização cruzada realizada principalmente por insetos (TAKAHASHI et al., 2002). Apresenta protoginia, no entanto, a floração é controlada pelo genótipo e fatores ambientais, incluindo temperatura e fotoperíodo, que por sua vez influenciam o potencial de reprodução da mandioca (RAY; SWAIN, 2012). Desta forma, pode ocorrer a abertura simultânea de flores masculinas e femininas, e autofecundação ou fecundação cruzada ocorrem de forma natural (FARIAS et al., 2006).

Amplamente cultivada nos trópicos é uma espécie diplóide ($2n = 36$) com propagação comumente feita por estaquia, chamadas "manivas", e por sementes (NARINA; ODENY, 2012). Altamente heterozigota em consequência do caráter protogênico da antese floral, da ocorrência de macho-esterilidade e da forte depressão endogâmica ocasionada pelas autofecundações (SOTO, 2015).

O centro de origem é o continente americano, especificamente a Bacia Amazônica (OLSEN; SCHAAL, 1999). A mandioca é cultivada pelos indígenas desde a época do descobrimento, estes foram responsáveis por sua disseminação na América e para outros continentes, especialmente na África e Ásia (LORENZI, 2003; CEBALLOS et al., 2004). Há indícios que a domesticação da espécie cultivada (*M. esculenta*) tenha ocorrido no sudoeste da Amazônia. No entanto, mesmo com a utilização de marcadores moleculares, estudos sobre a origem da espécie cultivada e filogenia do gênero ainda não são conclusivos (CHACÓN et al., 2008). No país ocorrem 76 espécies do gênero *Manihot*, das quais 66 endêmicas (CORDEIRO et al., 2015), que correspondem à 77% da diversidade conhecida no mundo (ORLANDIN; LIMA, 2014). Desta forma, grande parte da diversidade genética atualmente utilizada em todo o mundo vem do Brasil (OLIVEIRA et al., 2015).

3.2 IMPORTÂNCIA ECONÔMICA

A mandioca é considerada uma cultura básica na alimentação humana nos trópicos, de alta importância socioeconômica, fundamental para a segurança alimentar, principalmente para as populações de baixa renda e cultivada em mais de 100 países, principalmente na América Latina, África e Ásia (LEBOT, 2009; CEBALLOS et al., 2010). Normalmente é cultivada por pequenos agricultores, representando a terceira maior fonte de calorias (depois do arroz e do milho), para mais de um bilhão de pessoas em todo o mundo (CEBALLOS et al., 2010). De acordo com a Organização das Nações Unidas para Alimentação e Agricultura (FAO, 2013), a mandioca tem potencial para se tornar a base de matéria-prima para uma série de produtos que podem aumentar a demanda pela planta e contribuir para a transformação agrícola e crescimento econômico nos países emergentes.

A espécie é relativamente estável e de flexibilidade na colheita, tolera a seca e tem sido considerada uma cultura bem adaptada às mudanças climáticas, com elevada capacidade de desenvolvimento em condições ambientais adversas como baixa fertilidade do solo e regime irregular de chuvas (JARVIS et al., 2012). Além disto, as folhas e brotos são consumidos em muitas partes da África como fonte de vitaminas, minerais e proteínas (BALAGOPALAN, 2002; NWEKE; SPENCER;

LYNAM, 2002), e também na alimentação animal, o que a posiciona como uma das melhores alternativas para o fornecimento de alimentos para a população mundial em amplo crescimento (FAO, 2013).

O Brasil está entre os principais países produtores de mandioca. Em 2016 atingiu uma produção de 23,31 milhões de toneladas em área colhida de 2.107.204 hectares, ocupando a 2ª colocação no *ranking* mundial, ficando atrás da Nigéria que apresentou 38,57 milhões de toneladas (IBGE, 2016). As regiões Norte e Nordeste produziram 58,36% da produção nacional, destacando-se também a região Sul com 24,12% de participação na produção (CONAB, 2016).

3.3 CARACTERÍSTICAS AGRONÔMICAS

Dada a importância da mandioca como fonte de alimento global, bem como a crescente demanda para maior produção e melhor qualidade da cultura, diversos programas de melhoramento no mundo objetivam melhorar o potencial de rendimento e tolerância a pragas e doenças (FREGENE et al., 2001; NARINA; ODENY, 2012). No entanto, o melhoramento de mandioca tradicional enfrenta limitações que incluem longos ciclos de melhoramento, alta carga genética e à natureza heterozigota, sendo necessário de 5-6 anos a partir da germinação das sementes de híbridos F_1 para a seleção de genótipos superiores (BOONCHANAWIWAT, 2011; YAN et al., 2014).

A principal característica da mandioca são as raízes com alto teor de amido, de grande valor econômico. A raiz é aproveitada de diversas formas, na alimentação humana, animal e indústria (OSPINA; CEBALLOS, 2012). De acordo com a raiz, as variedades podem ser divididas em duas classes: mandioca mansa, doce ou de mesa, que é consumida “in natura” e possui sabor adocicado; e mandioca brava ou amarga, que é utilizada nas indústrias para a produção principalmente de farinha e fécula que possui sabor amargo (GERSCHENSON; FLORES, 2012).

As raízes podem conter até 35% de amido (baseado no peso fresco) e são pobres em proteínas, carboidratos solúveis e gorduras o que facilita a extração de amido (RAY; SWAIN, 2012). O amido, principal componente das raízes, tem aplicações generalizadas, na alimentação e nas indústrias têxtil, de papel,

metalúrgica, farmacêutica e de plástico (ARYEE et al., 2006; EMMANUEL et al., 2012).

As variedades de mandioca apresentam grande diversidade em relação às propriedades físico-químicas e funcionais do amido em comparação aos cereais e a batata. Esta característica é importante para suas aplicações, tendo grande impacto na qualidade do produto (NUWAMANYA et al., 2010), entretanto é pouco explorada nos programas de melhoramento do Brasil, no qual a mandioca é utilizada principalmente para a produção de farinha e fécula. Assim, é necessário o desenvolvimento de variedades com características diferenciais de amido que proporcionam uma vantagem competitiva sobre aqueles que têm sido tradicionalmente usado no sistema de produção (OLIVEIRA et al., 2014).

Além dos produtos obtidos das raízes, a parte aérea (folhas e hastes) é utilizada na alimentação animal para o preparo de silagens e fenos, ou empregadas frescas. Na alimentação humana, as folhas desidratadas, são aproveitadas como farinhas ou diretamente na preparação de alimento típicos das regiões Norte e Nordeste do Brasil. As hastes são também fontes de material de propagação vegetativa (manivas) para as novas lavouras (BARROS; MERCÊS; ALVIM, 1978).

A arquitetura da planta de mandioca tem sido relatada como um fator-chave subjacente a base fisiológica da produtividade, para proporcionar aumento na produção de raízes. Desta forma, um dossel com uma maior área foliar pode produzir mais. No entanto, uma maior área foliar exige mais suporte dos ramos o que compete com a alocação de biomassa nas raízes tuberosas da mandioca (OKOGBENIN; FREGENE, 2003). Assim, uma maneira de equilibrar a superfície máxima fotossintética (área foliar) e um investimento mínimo de energia nos ramos pode, potencialmente, aumentar a produtividade (EKANAYAKE; OSIRU; PORTO, 1998). Esta relação funcional pode ser incorporada em programas de melhoramento genético, se os mecanismos moleculares envolvidos forem compreendidos (OKOGBENIN; FREGENE, 2003).

As características morfológicas são afetadas pelo ambiente e podem conduzir à variações drástica de grande efeito sobre a morfologia e arquitetura da planta em cada uma das variedades de mandioca (SUAREZ; MEDEROS, 2011). Portanto, os valores fenotípicos para características de produtividade em mandioca para análise de QTL são normalmente averiguados em períodos específicos do desenvolvimento

da planta, visto que os genes são expressos seletivamente em diferentes fases de desenvolvimento (YAN et al., 2014).

3.4 MAPEAMENTO GENÉTICO

Um mapa genético de uma espécie de vegetal ou animal é um modelo abstrato de arranjo linear de um grupo de genes e marcadores ordenados a partir de valores de recombinação. Assim marcador e gene apresentam herança simples e são transmitidos através das gerações (SALGADO et al., 2011). Para o desenvolvimento de mapas genéticos saturados são utilizados marcadores polimórficos e abundantes no genoma como os SNPs, marcadores cada vez mais usados na genotipagem de alta densidade (EDWARDS et al., 2010). Além disto, também apresentam a vantagem em relação a outros marcadores tradicionais, por serem altamente receptivos a tecnologias apresentando alta taxa de transferência de genotipagem (SYVANEN, 2001, 2005; AKHUNOV et al., 2009; APPLEBY et al., 2009). Fato que compensa o caráter bialélico em relação aos marcadores microssatélites e minissatélites que são multialélicos (SYVANEN, 2001).

Minissatélites também são úteis para elaboração mapas genéticos, identificação de QTL, e melhoramento da mandioca, por permitir a detecção de polimorfismos com ampla cobertura genômica, entretanto, não há relatos do uso destes marcadores para a cultura da mandioca (OLIVEIRA; CARMO, 2013). Estes *loci* distribuídos no genoma eucarioto, geralmente em regiões não gênicas, consistem de sequências repetitivas em *tandem* de 10 a 100 nucleotídeos, no qual o polimorfismo é dado pela diferença no número de sequências repetidas. Os minissatélites possuem vantagens semelhantes aos microssatélites como seu caráter multialélico, codominância e alto polimorfismo (ARMOUR et al., 2000).

Uma série de mapas genéticos foram obtidos para a mandioca, utilizando diferentes tipos de marcadores: *Restriction Fragment Length Polymorphism* (RFLP), *Random Amplified Polymorphic DNA* (RAPD), *Simple Sequence Repeats* (SSR) e isoenzimas (FREGENE et al., 1997); SSR (OKOGBENIN et al., 2006); *Amplified Fragment Length Polymorphism* (AFLP) e SSR (KUNKEAW et al., 2010.); *Expressed Sequence Tag* (EST) e *Expressed Sequence Tag-Simple Sequence Repeat* (EST-

SSR) (SRAPHET et al., 2011.); SSR e *Single Nucleotide Polymorphism-EST* (SNP) (RABINO et al., 2012.); e *Genotyping By Sequencing* (GBS-SNP) (RABI et al., 2014). Em 2012 para a construção de um dos primeiros mapas de ligação saturados de mandioca foram utilizados marcadores SSRs e SNPs em 19 grupos de ligação (RABBI et al., 2012). Destes marcadores, 40 foram comuns ao mapa obtido por Whankaew et al. (2011), no qual 303 SSRs foram distribuídos em 27 grupos de ligação. Marcadores comuns em diferentes mapas de ligação são importantes para o desenvolvimento de mapa genético consenso.

Entretanto, estes mapas apresentaram baixa resolução e não representaram o cariótipo da mandioca ($2n=36$) (CARVALHO; GUERRA, 2002). O mapa mais denso derivado de GBS-SNP ancorou 313,3 Mb (58,7%) do genoma de referência (RABI et al., 2014). Recentemente, um mapa consenso para a cultura foi publicado, utilizando 10 mapas derivados de cruzamentos distintos, que originaram uma população S_1 e nove F_1 (ICGMC, 2015). A genotipagem foi feita por GBS (ELSHIRE et al., 2011) e os mapas construídos usando o programa JoinMap (VAN OOIJEN, 2011). O mapa consenso foi obtido com o programa LPmerge (ENDELMAN; PLOMION, 2014) com 2412 cM e 18 GLs, representando os 18 cromossomos da mandioca (CARVALHO; GUERRA, 2002). Neste mapa 71,9% do genoma da mandioca foi ancorado.

A obtenção de mapas genéticos usualmente se faz a partir da obtenção de linhagens endogâmicas contrastantes e o mapeamento em F_2 . Entretanto, em muitas espécies, o mapeamento em F_2 é difícil, diante de problemas de depressão por endogamia, autoincompatibilidade e dioicismo, além do tempo para a obtenção de gerações (LIMA, 2009). Para estudos de mapeamento genético, na cultura da mandioca, geralmente tem sido utilizado populações exogâmicas de irmãos completos (F_1) devido à sua natureza heterozigota e depressão por endogamia durante a autofecundação, além da dificuldade em obter populações F_2 em decorrência do longo ciclo de crescimento e baixo número de sementes por cruzamentos (ROJAS et al., 2009). Na tabela 1 são verificados os estudos que realizaram o mapeamento genético em mandioca.

Algumas estratégias foram criadas para o mapeamento de populações F_1 , conhecidas com *outcrossing species*, a mais importante foi o two-way pseudotestcross, porém a fase de ligação dos marcadores permanecia desconhecida (GRATTAPAGLIA; SEDEROFF, 1994). Em uma população F_1 números diferentes

alelos podem segregarem em cada *loci* com diferentes configurações. Estas características geram dificuldades na detecção de eventos de recombinação e, portanto, na construção de mapas integrados, devido as fases de ligação em cada par de *loci* serem desconhecidas (MALIEPAARD et al, 1997; WU et al., 2002).

Nos primeiros estudos sobre mapas de ligação em espécies de fecundação cruzada (ARUS et al, 1994; RITTER et al, 1990; RITTER; SALAMINI, 1996), as fases de ligação parentais e as frequências de recombinação foram estimadas separadamente. Mais tarde, Maliepaard et al. (1997) propôs uma abordagem estatística para a estimativa das frequências de recombinação utilizando *loci* com um número variável de alelos segregantes nas famílias de irmãos completos. Os autores apresentaram a fórmula de pontuação LOD para vários tipos de configurações em cada par de marcadores. A abordagem da Maliepaard foi implementada no *software* JoinMap (VAN-OOIJEN; VOORRIPS, 2001).

Uma estratégia alternativa implementada no programa OneMap, proposta por Wu et al. (2002), foi a aplicação de métodos de máxima verossimilhança para a estimativa simultânea das fases de ligação e das frequências de recombinação, resolvendo as dificuldades apontadas por Maliepaard et al. (1997). No programa o agrupamento das marcas é feito por testes de dois pontos entre marcas com conversão pelo algoritmo EM (*Expectation Maximization Algorithm*) para o cálculo das frequências de recombinação. Enquanto que a ordenação dos marcadores é realizada por abordagem multiponto por verossimilhança pelo modelo markoviano oculto (LHMM ou *Likelihood Hidden Markov Model*) (MARGARIDO; SOUZA; GARCIA, 2007).

Este método foi utilizado para a construção de mapas com marcadores em diferentes fases de ligação (GARCIA et al., 2006; OLIVEIRA et al., 2008), permitindo a incorporação de marcadores com segregações: 1:1, 3:1, 1:2:1 e 1:1:1:1. Segundo Garcia et al. (2006) a estimativa de probabilidade máxima simultânea das frequências de recombinação e fases de ligação foi mais eficiente no OneMap em comparação ao obtido no JoinMap v.3, permitindo a detecção de ligação para um maior número de marcadores aos GL.

Tabela 1. Estudos de mapeamento genético em mandioca *Manihot esculenta* Crantz

Pop	Nº ind.	Tipo de Marcador	Total de Marcadores	GL	LOD	Programa utilizado	Média de marcadores e min.-máx., por GL	Referência
F ₁	58	119 (AFLP), 18 (SSR)	137	33	3	JoinMap® 3.0	4,09 (2-23)	Kunkeaw et al. (2010)
F ₁	70	434 (SNP), 134 (SSR)	568	19	>1	JoinMap® 4.0	27,86 (5-45)	Rabbi et al. (2012)
F ₁	100	SSR	307	20	>1	JoinMap® 3.0	10,4 (2-32)	Kunkeaw et al. (2011)
F ₁	154	SNP	3657	21	13	JoinMap® 4.1	-	ICGMC (2015)
F ₁	192	SNP	1952	19	8	JoinMap® 4.1	-	ICGMC (2015)
F ₁	190	SNP	1903	19	6	JoinMap® 4.1	-	ICGMC (2015)
F ₁	187	SNP	1803	21	6	JoinMap® 4.1	-	ICGMC (2015)
F ₁	157	SNP	2301	18	10	JoinMap® 4.1	-	ICGMC (2015)
F ₁	240	SNP	2894	20	16	JoinMap® 4.1	-	ICGMC (2015)
F ₁	247	SNP	2385	20	12	JoinMap® 4.1	-	ICGMC (2015)
F ₁	303	SNP	2241	18	15	JoinMap® 4.1	-	ICGMC (2015)
S ₁	149	SNP	1943	21	10	JoinMap® 4.1	-	ICGMC (2015)
F ₁	177	SNP	2975	18	7	JoinMap® 4.1	-	ICGMC (2015)
F ₁	100	SSR	510	23	4	JoinMap® 3.0	22,30 (2-71)	Sraphet et al. (2011)
F ₁	132	SNP	2141	19	>1	JoinMap® 4.1	112,68 (35-176)	Soto et al. (2015)
F ₁	100	SSR	156	25	2 a 10	JoinMap®3.0	7,05 (2-19)	Boonchanawiwat et al. (2011)
F ₁	133	SNP	2141	-	10	R/QTL	-	Mora-Moreno et al. (2016)
F ₁	208	139 (AFLP), 21 (SRAP), 40-(SSR)	200	20	>1	JoinMap® 3.0	10,52 (3-33)	Chen et al. (2012)
F ₁	-	SSR	303	27	6	JoinMap® 3.0/MapQTL® 4.0	11,22 (2-43)	Whankaew et al. (2011)
Pseudo F ₂	-	SSR	122	22	>2	MapMaker/QTL® 1.1	5,54	Okogbenin et al. (2008)
F ₁	225	SSR	105	29	4	QTL Cartographer®	3,62 (2-7)	Akinbo et al. (2012)
F ₁	182	SNP	772	19	>1	JoinMap® 4.1/ Rqtl	40,63 (17-72)	Rabbi et al. (2014)
F ₁	142	SSR	32	12	>2.5	MapMaker/QTL® 3.0	32 (2-9)	Yan et al. (2014)
F ₁	180	SNP	6756	19	2 a 5	JoinMap® 4.1	256 (115-559)	Rabbi et al. (2014)

Pop: População; Nº ind.: Número de indivíduos; LOD: logaritmo de base 10 da razão de verossimilhança; GL: Grupo de ligação.

3.5 ESTUDOS DE QTL EM MANDIOCA

Em plantas, a ação do ambiente desempenha um papel relevante na expressão da maioria das características de importância econômica, bem como a herança poligênica, quantitativa ou complexa. Os *loci* responsáveis por controlar a expressão destas características são definidos como *QTL* (*Quantitative Trait Loci*) (LANDER; BOTSTEIN, 1989). Diferentes estudos de mapeamento de QTL têm sido relatados para a cultura da mandioca, entretanto com QTL de pequeno efeito para características como altura da planta, produtividade total de raiz e teor de matéria seca. Não foram reportados QTL para produtividade de parte aérea e produtividade de amido (Tabela 2).

Tabela 2. Estudos de QTL para características agrônômicas em mandioca (*Manihot esculenta* Crants)

Característica	QTL	locus	GL	LOD	PVE	Ano ^{ref.}
Altura da planta	H_R07	NS1019	1	3,45	14,9	2007 ^a
	H_R08_I	SSRY93	1	3,58	14,1	2008 ^a
	H_R08_II	SSRY155	2	4,47	17,9	2008 ^a
	H_R08_III	NS198-NS149	9	2,92	12,3	2008 ^a
	H_R09_I	NS170	3	2,68	10,3	2009 ^a
	H_R09_II	SSRY28	9	3,56	14	2009 ^a
	H_L09	SSRY8-NS1052	1	3,05	21,3	2009 ^a
	qLV_1	MB_62298, MB_10205, MB_10189	15	3,99	-	2015 ^b
	qAr_1	MB_65654, MB_2422, MB_14232	13	4,74	-	2015 ^b
	phD-f	rGY180-GY222	D	2,18	6,8	1998 ^c
	phF1-f	GY203-GY218	F	2,84	8,7	1998 ^c
	phF2-f	GY196-GY203	F	2,5	8,4	1999 ^c
	phG-m	GY6-rCDY16-1	G	2,59	13,4	1999 ^c
Produtividade total de raiz	fryH-m	GY77-rGY31-1	H	3,05	15,5	1998 ^c
	fryH-m	AE10A-CDY76	J	2,07	10,4	1998 ^c
	fryM-f	GY154-rGY215	M	2,04	10,6	1999 ^c
	Dr1	NS911, NS847	1	2,18	9,2	2001 ^d
	Dr3	SSRY928, SSRY153	3	2,14	7,3	2001 ^d
	Dr16	NS33, SSRY100	13	2,25	6	2001 ^d
Teor de matéria seca	dmc1	E5/M1-400, E8/M1-488	1	3,19	10,76	2004 ^e
	dmc3	E7/M2-224, E7/M2-88	3	3,51	13,6	2008 ^e
	dmc4	E5/M3-176, E5/M3-104	4	3,2	4,11	2004 ^e , 2008 ^e
	dmc6	E7/M3-76, E7/M3-118	6	3,55	5,61	2003 ^e , 2004 ^e , 2005 ^e , 2008 ^e
	dmc10	srM29-E17-4, srM29-E17- 3	10	2,63	3,67	2008 ^e
	dmc11a	E4/M2-78, E4/M2-98	11	3,68	1,89	2005 ^e , 2008 ^e
	dmc11b	E4/M2-154, E4/M2-118	11	3,18	2,22	2005 ^e
	dmc12	est68-4, est68-3	12	2,6	7,5	2004 ^e
	dmc13a	est507-3, est507-1	13	4,21	1,18	2003 ^e , 2004 ^e , 2008 ^e
	dmc13b	est507-2, ssry13-5	13	2,8	4,76	2004 ^e , 2005 ^e
	dmc13c	ssry13-5, ssry13-4	13	3,28	2,87	2005 ^e , 2008 ^e
	dmc16	E7/M3-138, E7/M3-86	16	2,58	2,25	2003 ^e , 2005 ^e
	dmc20a	est744-4, est2-4	20	5,16	4,98	2005 ^e
	dmc20b	est4, est720-3	20	5,51	6,32	2003 ^e , 2004 ^e , 2008 ^e
	-	SSRY9	3	5,3	-	2004 ^f
-	SSRY313	3	3	-	2004 ^f	
-	SSRY32	6	5,9	-	2004 ^f	
-	SSRY45	6	3	-	2004 ^f	
-	SSRY223	10	2,8	-	2004 ^f	
-	SSRY41	17	2,5	-	2004 ^f	

GL: Grupo de ligação; LOD: logaritmo de base 10 da razão de verossimilhança; PVE: Porcentagem da variação fenotípica explicada;

Ref.: ^a Boonchanawiwat et al. (2011); ^b Mora-Moreno et al. (2016); ^c Okogbenin e Fregene (2003); ^d Okogbenin et al. (2008); ^e Cheng et al. (2012); ^f Kizito et al. (2007).

A seleção assistida por marcadores ligados a QTL aumenta a eficiência da seleção no melhoramento, uma vez que marcadores não sofrem influência ambiental ou da idade da planta. A identificação destes marcadores é feita utilizando mapas genéticos saturados, no qual se estuda a arquitetura das características quantitativas no genoma, permitindo a estimação do número, posição, ação gênica (aditividade, dominância, heterose e epistasia) e inferir a magnitude do efeito dos principais fatores genéticos envolvidos no controle dessas características, para então manipular esses fatores individualmente durante os procedimentos de recombinação genética e seleção (FERREIRA; GRATTAPAGLIA, 1998; GAZAFFI; MATTA; AUGUSTO, 2009).

Dentre as características de herança quantitativa, a produtividade de raiz e atributos morfológicos relacionados à arquitetura da planta são componentes de produção importantes na cultura da mandioca (OKOGBENIN; FREGENE, 2003; MORA-MORENO et al., 2016). QTL para estas características (produção de raiz fresca, peso da raiz tuberosa, índice de colheita, número de raízes, altura da planta, altura do ramo, níveis de ramificação, porção do tronco com folhas) são descritos, sendo cogitados para aprimorar a morfologia da planta, importante para o aumento do potencial de rendimento (OKOGBENIN; FREGENE, 2003).

Doze QTL para características de arquitetura da planta (altura do primeiro ramo e altura da planta) foram detectados em um estudo de dois anos (2007 e 2009) na Tailândia. Destes, um QTL de maior efeito para altura da planta foi associado ao microssatélite SSR155, explicando 17,9% de variação fenotípica, e com herdabilidade de 59%. Para altura do primeiro ramo, dois QTL principais (*loci* SSR323 e SSR236) explicaram de 23,5% e 22,6% da variação fenotípica, respectivamente, com herdabilidade de 73% (BOONCHANAWIWAT et al., 2011). Altas herdabilidades para estas características também foram relatados por Okogbenin e Fregene (2003) com 91% para altura do primeiro ramo e 94% para altura da planta, evidenciando que o componente genético tem um grande efeito sobre estes fenótipos. No entanto, Mora-Moreno et al. (2016) também avaliando a arquitetura de mandioca ao longo do tempo (altura da planta, número de brotos e distância entre nós) não encontraram QTL com efeito constante para estas características, o que atribuíram a expressão ser controlada por diferentes QTL e/ou genes envolvidos nas diferentes fases do desenvolvimento da planta, sendo que

tanto no estudo de Mora-Moreno et al. (2016), quanto nos trabalhos citados anteriormente, os diferentes locais e anos influenciaram a identificação do QTL. Assim, estudos para verificar a estabilidade dos QTL são importantes (OKOGBENIN; MARIN; FREGENE, 2008).

Para teor de matéria seca nas raízes, característica altamente influenciada pelo ambiente e de controle genético não compreendido, Kizito et al. (2007) relataram seis QTL. Um destes foi mapeado na mesma posição que um QTL para compostos cianogênicos, sugerindo pleiotropia ou íntima ligação destes QTL. Entretanto, foi verificado neste estudo baixa correlação fenotípica e genotípica entre estas duas características e o fato de que a maioria dos QTL para teor de matéria seca não foram mapeados próximos aos de compostos cianogênicos, evidenciando controle parcial distinto para estas características, com dois QTL intimamente ligados, cada um controlando uma das características (KIZITO et al., 2007). Neste estudo o teor de matéria seca foi relatado por ser influenciado pela idade da planta, genótipo, local e época da colheita.

Estudos de QTL para características de amido nas raízes são amplamente realizados para diferentes cereais, mas limitados para mandioca, em parte devido a preocupações sobre a variação observada no teor e qualidade de amido (THANYASIRIWAT et al., 2014). Esses autores verificaram um grande número de QTL (48) para características de propriedades da pasta de amido como parâmetros de viscosidade, moderada e baixa herdabilidade foram relatados, indicando que o controle genético é realizado por muitas regiões do genoma. Entretanto, para temperatura da pasta de amido (temperatura mínima necessária para o cozimento do amido) dois QTL de grande efeito foram identificados determinando mais de 70% da variação do fenótipo. Estes QTL foram mapeados em diferentes ambientes; evidenciando potencial de uso em seleção assistida por marcadores, em auxílio ao desenvolvimento de alternativas às indústrias de amido.

No estudo de Thanyasiriwat et al. (2014) a sobreposição de QTL entre características foi sugerida como pleiotropia, de um gene ou vários genes ligados que afetam as propriedades da pasta de amido. Claramente, alguns componentes da qualidade do amido podem ser afetados por condições da colheita e do crescimento, sendo discutido que o clima seco prolongado pode levar as plantas a

usarem suas reservas de amido para sobreviverem (ASAOKA et al., 1992; BENESI et al., 2004).

4 MATERIAL E MÉTODOS

4.1 MATERIAL VEGETAL E DELINEAMNETO EXPERIMENTAL

Para este trabalho foi utilizada uma população F₁, de 141 indivíduos, oriunda de cruzamento biparental entre as cultivares Fécula Branca e BRS Formosa pela Embrapa Mandioca e Fruticultura. A primeira caracterizada por apresentar película da raiz clara, cor da polpa branca, hábito de crescimento ereto, altamente produtiva, exigente em fertilidade, medianamente resistente à bacteriose e ao superalongamento, com alto teor de matéria seca e de amido, de fácil colheita e boa aceitação entre os consumidores (TAKAHASHI et al., 2002; FOLONI et al., 2010; TALMA, 2012). BRS Formosa foi desenvolvida pelo Programa de Melhoramento Genético da Mandioca na Embrapa Mandioca e Fruticultura (BA), apresenta cor da película da raiz marrom-claro, polpa branca, hábito de crescimento ereto, boa produtividade de raízes e de parte aérea, alto rendimento de farinha, amido e teor de matéria seca nas raízes, alta resistência à bacteriose, tolerante à seca e ciclo de cultivo de 18 meses (FUKUDA, 2008; LUCENA; ALMEIDA, 2016).

Para a avaliação das características fenotípicas foi conduzido um experimento em campo na safra de 2014/2015 na área experimental da EMBRAPA (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária) Mandioca e Fruticultura, na cidade de Laje – Bahia, Brasil, em parceria com a empresa Bahiamido Servicos Agroindustriais S.A. O delineamento experimental utilizado foi em blocos ao acaso com duas repetições e 16 plantas por parcela. O plantio foi realizado utilizando estacas de 15-20 cm em linhas individuais, no espaçamento de 0,9 m entre fileiras e 0,8 m entre plantas respectivamente. As práticas culturais de fertilização e controle de plantas daninhas foram realizadas de acordo com as recomendações da cultura (SOUZA et al., 2006). A colheita foi realizada 11 meses após o plantio.

4.2 AVALIAÇÃO FENOTÍPICA

De cada genótipo foram avaliadas as características: altura das plantas (AP) em m, proveniente da medição, por meio de trena graduada em mm, da distância desde a superfície do solo até o ápice do broto vegetativo mais alto em relação ao solo; produtividade de parte aérea (PPA) em $t\ ha^{-1}$, avaliada a partir da pesagem do material vegetal, cortado a 10 cm do solo, logo após a colheita, em cada parcela; produtividade total de raízes frescas (PTR) em $t\ ha^{-1}$, determinada pela pesagem das raízes tuberosas, de todas as plantas colhidas na área da parcela; teor de matéria seca da raiz (MS) em %, foi determinada pelo método da balança hidrostática, de acordo com metodologia descrita por Kawano et al. (1978) e a produtividade de amido (PROD-AMD) em $t\ ha^{-1}$, obtida pela relação entre a produtividade de raízes tuberosas e a porcentagem de teor de amido (MS subtraído de 4,65) (GROSSMANN; FREITAS, 1950) (Produtividade de amido = produtividade de raízes tuberosas x porcentagem de amido).

4.3 ANÁLISES MOLECULARES

A genotipagem dos indivíduos da população foi realizada utilizando marcadores SNPs, microssatélites e minissatélites. A obtenção dos SNPs foi feita de acordo com Ferguson et al. (2012), utilizando plataforma de sequenciamento Illumina's GoldenGate. Os SNPs foram oriundos de regiões gênicas transcritas, utilizando uma variedade de mandioca da Tailândia, cultivada sob calor, seca, alta concentração de alumínio/baixo pH e condições de deterioração fisiológica pós-colheita (SAKURAI et al., 2007), bem como a partir de bibliotecas de cDNA de plantas submetidas a condições normais, de desidratação e encharcamento de origem do Oeste Africano (ANDERSON et al., 2004). Visando à redução de *gaps* e de grupos de ligação no mapa genético, foram utilizados marcadores distribuídos em regiões não transcritas no genoma, dos quais 59 microssatélites (Anexo A) e 100 minissatélites (Anexo B).

Para análise dos marcadores microssatélites e minissatélites o DNA genômico dos parentais e dos indivíduos F_1 (Anexo 3) foi purificado usando o método de extração de DNA total de plantas proposto por Doyle e Doyle (1990) com modificações a partir de folhas liofilizadas. No qual foi utilizado 200 mg de tecido

fresco e 800 µL de tampão de extração acrescido de 0,1 mg/mL de proteínase K. Para os procedimentos, após incubação, as amostras foram mergulhadas em gelo para que retornassem a temperatura ambiente, sendo adicionado 750 µL de clorofórmio: álcool isoamílico (24:1) e centrifugadas por 15 minutos a 1.000 rpm. O sobrenadante foi transferido para novos microtubos e refez-se o passo anterior. Em seguida, em novos tubos, à fase superior foi adicionado 0,7 volume de isopropanol gelado, invertendo-se a mistura por 10 vezes e centrifugando-se novamente. Após esta etapa, o precipitado foi lavado com etanol 70%, centrifugado e descartado o sobrenadante. Uma segunda lavagem com álcool 95% foi realizada com posterior secagem à temperatura ambiente. Os *pellets* foram ressuspensos em TE, pH 8,0 (Tris-HCl 10 mM e EDTA 1 mM) com 40 µg/mL de RNase, incubadas a 37 °C, e as amostras armazenadas a -30 °C. A integridade do DNA foi verificada por eletroforese em gel de agarose 0,8% (p/v), corado com brometo de etídio (10 mg/mL), em tampão TBE 1X (Tris, ácido bórico e EDTA), a quantificação e a pureza por espectrofotometria em leitura da absorbância a 260 nm e 280nm.

Um total de 59 microssatélites foram testados quanto ao polimorfismo nos pais. As reações de amplificação foram realizadas no termociclador Applied Biosystems (modelo Veriti) e consistiram de 10 ng de DNA, 0,3 mM de cada primer, 1U (unidade) de Taq DNA polimerase (Phoneutria), 0,3 mM de dNTPs, 1,8 mM de MgCl₂ e 1X de tampão em um volume final de 15 µL. As condições de amplificação consistiram de: desnaturação inicial à 94 °C, por 4 min., seguida de 29 ciclos: 94 °C (desnaturação), por 1 min., anelamento entre 55 e 60 °C por 1 min. a depender do *primer*, e extensão de 72 °C, por 1 min., com extensão final de 72 °C, por 7 min.

Para os minissatélites, 100 foram testados nas mesmas condições de PCR dos SSR, com exceção das concentrações de DNA (20ng), dNTPs (0,25Mm) e do MgCl₂ (2,0Mm), com desnaturação inicial de 94°C, por 4 min., seguida de 30 ciclos: 94°C (desnaturação), por 50seg., anelamento entre 53 a 61°C a depender do primer por 50 seg., e extensão de 72°C, por 1 min., com extensão final de 72°C, por 7 min.

Os produtos de PCR foram verificados por diferentes meios de separação a depender da distinção alélica observada, sendo as maiores diferenças observadas em gel de agarose 1,8% (p/v) por 2 horas e meia e/ou poliacrilamida 10% por 4 horas em TBE 1X, a 100 volts, coradas com GelRed e fotografados sob luz ultravioleta.

Para os marcadores com tamanhos de alelos muito próximos, após a amplificação, os produtos da PCR foram diluídos e então distribuídos em placas específicas contendo 96 poços para eletroforese capilar no aparelho Fragment Analyzer™ (Advanced Analytical). O marcador DNA Ladder (Invitrogen, USA) de 250 pares de base (pb) foi empregado em um poço em cada placa durante as corridas para determinar o tamanho dos fragmentos amplificados. Paralelamente uma outra placa de 96 poços contendo os marcadores de 35 e 500pb foi utilizada para injeção junto com cada amostra, e assim os fragmentos amplificados foram separados entre este intervalo com uma resolução de aproximadamente 5pb. O DNA contido nas placas foi transportado para os capilares juntamente com os marcadores onde foram submetidos à uma corrida de 120 minutos à uma corrente de 8.000 v (volts). Os genótipos das plantas F₁ foram determinados com base nos genótipos dos dois pais, no qual as imagens resultantes da eletroforese capilar foram analisadas e codificadas utilizando código numérico para cada alelo por loco, descrito da seguinte maneira: um loco apresentando dois alelos foi representado por a e b para formas homozigotas e ab para formas heterozigotas.

4.4 ANÁLISES ESTATÍSTICAS E MAPEAMENTO

As características fenotípicas avaliadas foram submetidas a análises descritivas, de curtose e assimetria. A distribuição normal foi testada ($P < 0,05$) com o teste de Shapiro e Wilk (1965). A partir dos dados fenotípicos foi realizada a análise de variância e análise de correlação de Pearson entre as características e testadas para a significância ($P < 0,05$) com o auxílio do programa GENES (CRUZ, 2013). As estimativas dos parâmetros genéticos foram obtidas com informações das esperanças de quadrados médios da análise de variância, segundo Cruz et al. (2004).

O teste Qui-quadrado (χ^2), para cada um dos marcadores, foi realizado para verificar a segregação mendeliana, com um nível de significância de 0,05, corrigido de acordo com o método sequencial de Bonferroni-Holm (RICE, 1989). Uma análise de QTL por marca individual por contraste de média foi realizada com o programa GQMOL, utilizando todos os marcadores (SCHUSTER; CRUZ, 2004).

Com o auxílio do programa OneMap (MARGARIDO; SOUZA; GARCIA, 2008), desenvolvido para análises de mapas de ligação em espécies com progênes segregantes F_1 foi gerado um mapa integrado para mandioca. Uma vantagem deste programa é que podem ser utilizados marcadores com diferentes tipos de segregação (1:1, 3:1, 1:2:1 e 1:1:1:1).

Para a construção do mapa de ligação foi gerada uma matriz de dados genotípica de acordo com Wu et al. (2002) para os padrões de polimorfismo e conseqüentemente de segregação, assumindo-se a presença de até quatro alelos por *locus*, denominados por a, b, c ou d, todos estes dominantes em relação ao alelo nulo 0. No qual os loci "A" são aqueles que segregaram na proporção de 1: 1: 1: 1, podendo envolver: dois alelos e dois alelos nulos ($a0xb0$); três alelos e um alelo nulo ($abxc0$); ou três ($abxac$) ou quatro alelos não nulos ($abxcd$). Loci "B" são heterozigotos em ambos os pais e segregam na proporção de 1:2:1, sendo subdividido em "B₁" ($abxa0$), "B₂" ($a0xab$) e "B₃" ($abxab$), enquanto que loci "C" são heterozigotos em ambos os pais e segregam de um modo 3:1 como $a0xa0$, não detectados no presente estudo. Os loci "D" são heterozigotos para um dos pais e homozigoto para o outro, subdivididos em marcadores do tipo "D₁" (denotado por $abxcc$, $abxaa$, $abx00$, $b0xaa$ e $a0x00$) e "D₂" que apresenta configuração genética invertido em relação a "D₁". As fases de ligação entre as combinações de marcadores ("D₁" vs. "D₂") foram estimados indiretamente, quando possível. Detalhes sobre a montagem da matriz podem ser encontradas em Margarido; Souza e Garcia (2008) e no tutorial do programa encontrado na página da internet (<http://www.r-project.org/>).

O procedimento para construção do mapa foi realizado como descrito por Garcia et al (2006). Primeiramente, os grupos de cosegregação foram estabelecidos utilizando LOD de 6,0 e uma frequência de recombinação de 0,3 com estimativa simultânea das distâncias e das fases de ligação com base em probabilidades posteriores utilizando o algoritmo EM (DEMPSTER et al., 1977). Posteriormente a ordem dos marcadores dentro dos grupos de cosegregação foi estimada utilizando o delineamento em cadeia rápida (DOERGE, 1996) com janelas de seis marcadores baseado na soma da fração de recombinação adjacentes (SARF); e janelas de três marcadores com base na probabilidade de cada subordem (LU et al., 2004). Finalmente, as estimativas de três pontos das frequências de recombinação foram

calculadas e convertidas em distâncias de ligação usando a função de mapeamento de Kosambi (KOSAMBI, 1944).

Para a construção do mapa, marcadores com distorção de segregação foram retirados da análise, bem como marcadores que geravam lacunas muito maiores que os critérios estabelecidos para a formação de grupos e não puderam ser corrigidos pelo aumento dos parâmetros, sendo necessária curadoria manual. Assim, foram identificados por ensaio-e-erro e removidos, como relatado por Oliveira et al. (2008). Após este passo, um GL que continha uma grande lacuna foi dividido em duas partes.

4.6 MAPEAMENTO DE QTL

O programa FsQtlMap, desenvolvido para família de irmãos completos e baseado em Windows, foi utilizado para a realização de mapeamento por intervalo (TONG et al., 2012), e pressupõe que o padrão de segregação em um QTL pode ser 1: 1, 1: 2: 1 ou 1: 1: 1: 1 e utiliza o modelo LEC (Critério de Laplace-empírico), AIC (Critério de Informação de Akaike) e BIC (Critério de informação Bayesiana) como um critério de seleção do modelo para determinar a segregação do QTL. FsQtlMap também fornece uma função que executa testes de permutação para produzir o *threshold* de LOD de todo o genoma para afirmar que um determinado pico do perfil é um QTL para cada um dos três modelos de QTL. Neste estudo a determinação do LOD *threshold* foi feita por grupo de ligação avaliado. Além disto o programa fornece estimativas simultâneas do padrão de segregação QTL, sua localização e efeitos.

As sequências de SNPs utilizados foram alinhadas no genoma de referência da mandioca no phytozome (<https://phytozome.jgi.doe.gov/pz/portal.html>) e as posições de cada marcador determinada, bem como a anotação dos marcadores detectados nos intervalos dos QTL.

5 RESULTADOS

5.1 ANÁLISES FENOTÍPICAS

Para todas as características avaliadas verificou-se variação na população, como observado nos valores de máximo e mínimo, principalmente para PTR e PROD-AMD. As características AP, PTR e PROD-AMD apresentaram distribuição normal. Uma distribuição próxima a normalidade foi observada para PPA, por apresentar assimetria positiva de 0,86 e curtose próximo de zero (0,46), mostrando uma tendência central, o que não ocorreu para MS com assimetria negativa (-2,58, fortemente desviada para a esquerda) e um pico (curtose) de 16,51 (Tabela 3). A variação fenotípica nos pais foi menos evidente em relação à população. A média da população foi superior à dos pais para PTR, PROD-AMD e MS.

Tabela 3. Medidas descritivas e análise de normalidade para as variáveis altura das plantas (AP), produtividade de parte aérea (PPA), produtividade total de raízes (PTR), teor de matéria seca (MS) e produtividade de amido (PROD-AMD) para genótipos oriundos de um cruzamento biparental de *Manihot esculenta* Crantz

Parâmetros	AP (m)	PPA (t ha ⁻¹)	PTR (t ha ⁻¹)	MS (%)	PROD-AMD (t ha ⁻¹)
Média Formosa	1,4	11,65	21,65	33,6	7,11
Média Fécula Branca	1,6	22,58	20,1	32,3	5,49
Média População	1,58	14,72	26,41	34,04	7,7
Máximo	2,45	31,94	47,57	39,68	13,71
Mínimo	0,87	4,34	10,14	16,88	2,87
Desvio	0,26	5,92	8,02	2,48	2,32
Curtose	0,45	0,46	-0,15	16,51	-0,35
Assimetria	0,17	0,86	0,37	-2,58	0,22
Teste de Shapiro-Wilk	0,99 ^{ns}	0,94*	0,98 ^{ns}	0,82*	0,99 ^{ns}

^{ns} Não significativo (variável apresenta distribuição normal) e *Significativo ao nível de 5% de probabilidade (variável não apresenta distribuição normal).

As características avaliadas apresentaram correlações fenotípicas significativas positiva, exceto para teor de matéria seca (MS), não correlacionada com nenhuma outra. Características de produtividade foram altamente correlacionadas (PTR e PROD-AMD, 0,98), bem como características de arquitetura da planta (AP e PPA, 0,64). Menores valores de correlações significativas foram entre AP e PROD-AMD (0,35) e AP com PTR (0,37) (Figura 1).

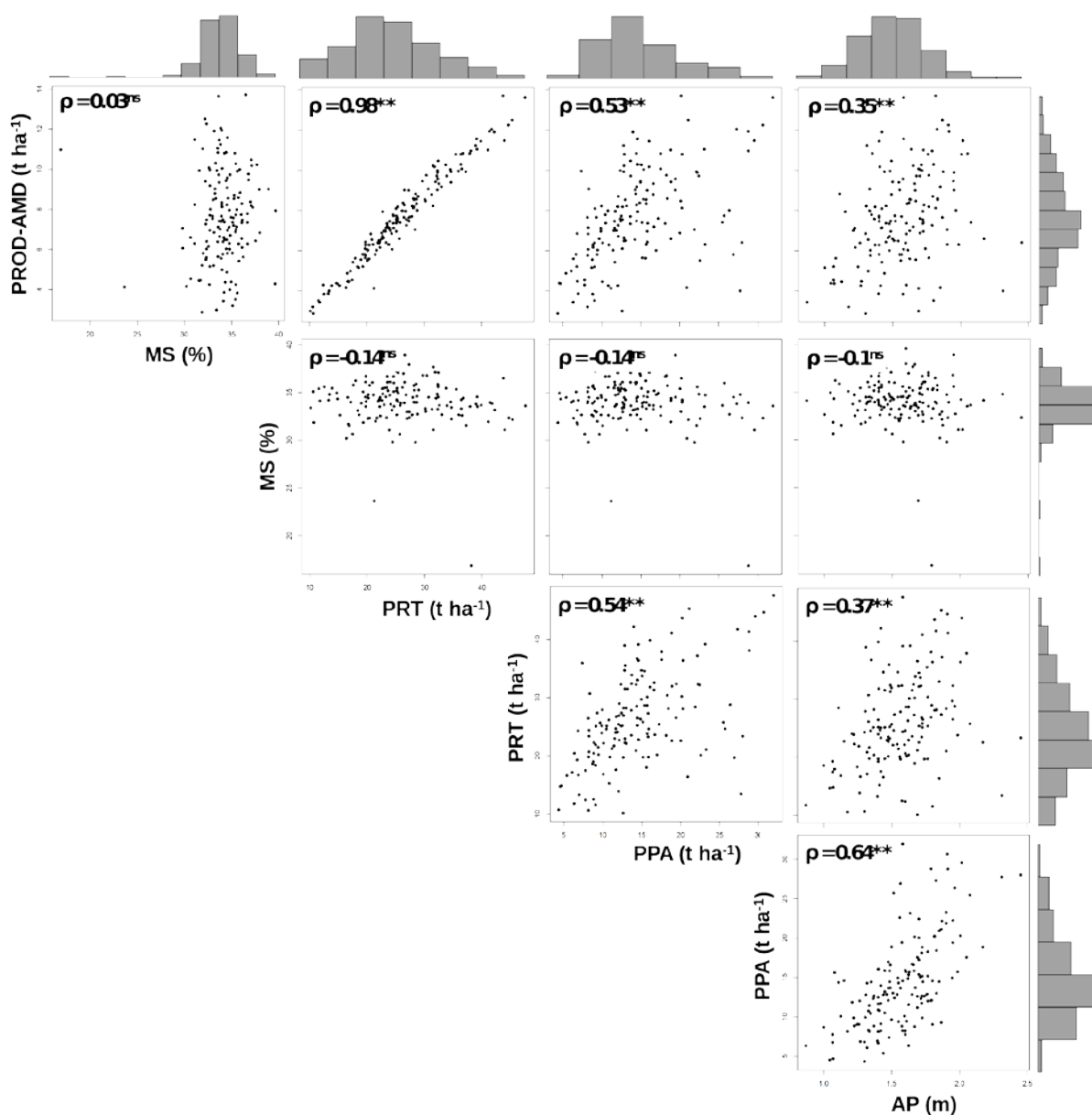


Figura 1. Distribuição de frequência da população F_1 oriunda do cruzamento entre Fécula Branca e BRS Formosa (*Manihot esculenta*) para as características avaliadas: AP - altura de plantas; PPA - produtividade de parte aérea; PTR - produtividade total de raízes; MS - teor de matéria seca e PROD-AMD - produtividade de amido (variáveis na horizontal: distribuição na parte superior; variáveis na vertical: distribuição à direita) e correlação de Pearson entre as variáveis.

** significativo a 1% de probabilidade; ^{ns} Não significativo.

Diferenças significativas entre os genótipos foram detectadas para todas as características avaliadas pela análise de variância ($P < 0,01$), caracterizando que existe variabilidade. Quanto aos parâmetros genéticos avaliados por característica, a estimativa da herdabilidade no sentido amplo variou de 74,29% para AP à 44,18% para PROD-AMD (Tabela 4). Em geral os valores de coeficiente de variação

genotípica (CV_g) foram elevados para a maioria das características, com exceção de MS (5,31) e a razão do CV_g pelo coeficiente de variação ambiental (CV_a) foi alta para AP e PPA (Tabela 4).

Tabela 4. Quadrado médio dos genótipos (QMG) e dos resíduos (QMR), estatística F (F), variância genotípica (σ_g^2), fenotípica (σ_f^2), e ambiental (σ_a^2), herdabilidade no sentido amplo (h_n^2), coeficiente de variação ambiental (%) (CV_a), genotípica (%) (CV_g) e razão genótipo/ambiental (CV_g / CV_a), de variáveis fenotípicas a partir da população segregante F1 oriundos de cruzamento biparental de *Manihot esculenta* Crantz

Valores	AP (m)	PPA (t ha ⁻¹)	PTR (t ha ⁻¹)	MS (%)	PROD-AMD (t ha ⁻¹)
QMG	0,145	70,33	129,24	12,49	10,94
QMR	0,037	26,61	68,75	5,96	6,1
F	3,89**	2,64**	1,87**	2,09**	1,79**
σ_g^2	0,054	21,859	30,246	3,268	2,418
σ_f^2	0,072	35,165	64,622	6,248	5,473
σ_a^2	0,018	13,305	34,376	2,98	3,054
h_n^2	74,29	62,16	46,8	52,31	44,18
CV_a	12,22	35,82	31,53	7,17	32,27
CV_g	14,69	32,46	20,91	5,31	20,3
CV_g / CV_a	1,20	0,90	0,66	0,74	0,62

** Significativo ao nível de 1% de probabilidade pelo teste F; Altura das plantas (AP); produtividade de parte aérea (PPA); produtividade total de raízes (PTR); teor de matéria seca (MS) e; produtividade de amido (PROD-AMD).

5.2 MAPA DE LIGAÇÃO

Foram genotipados 1051 SNPs, dos quais 453 foram polimórficos nos pais e utilizados inicialmente para a construção do mapa genético e identificação de QTL. Para os microssatélites dos 59 avaliados, 57 foram polimórficos nos pais e 44 genotipados, 25 foram utilizados em análises posteriores. Enquanto que para os minissatélites, dos 100 avaliados, 42 foram polimórficos nos pais e genotipados sendo 19 utilizados. Totalizando 497 marcadores, submetidos a análise para a identificação de QTL por contraste entre médias.

Destes 497 marcadores, 416 (83,70%) apresentaram a segregação Mendeliana esperada. Trinta marcadores (6%) apresentaram distorção grave, a

exemplo do marcador MEF.c.2277 no qual o esperado era segregação de 1:2:1, entretanto foi observado somente indivíduos de um tipo de genótipo. 51 marcadores (10%) foram moderadamente distorcidos, a exemplo do MEF.c.1360, em que a segregação esperada era de 1:1, mas os indivíduos da população apresentaram 2:1. Marcadores com distorção foram retirados das análises de mapeamento.

Vários mapas foram construídos e os intervalos dos marcadores por grupo foram conferidos quanto ao tamanho e a ordem, tomando como referência mapas disponíveis na literatura. Intervalos maiores que os definidos nos critérios para a construção do mapa tiveram seus marcadores analisados e se necessário retirados. O mapa de ligação final foi obtido com 283 marcadores, distribuídos em 32 grupos de ligação, que consistiram de 2 a 27 marcas por grupo de ligação. O mapa cobriu 2044,14 cM, com média de 8,8 *loci* por grupo de ligação e um intervalo médio de 7,43 cM (Figura 2)

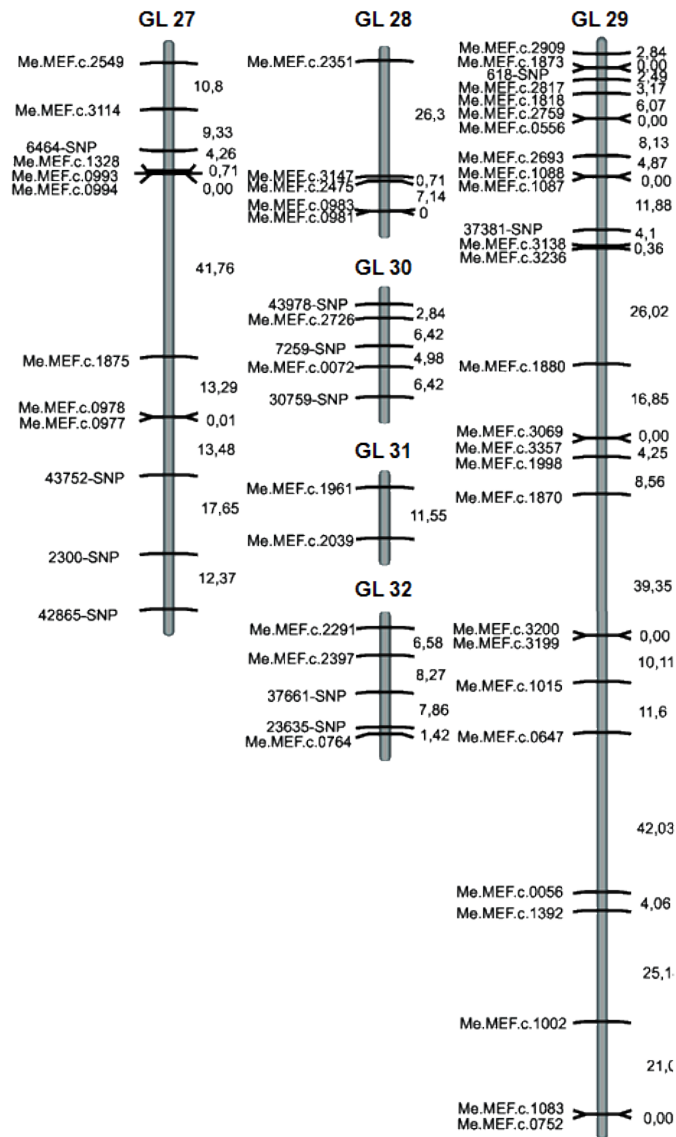


Figura 2. (Continuação).

5.3 ANÁLISE DE QTL

Por análise de contraste entre médias o número de marcadores significativos por característica variou de 32 a 40, com um total de 120 (Tabelas 5). Verificou-se 32, 38, 40, 39 e 34 marcadores com significância para altura da planta, produtividade de parte aérea, produtividade total de raiz fresca, teor de matéria seca e produtividade de amido, respectivamente. Os marcadores Mini 48 e 19231-SNP (cromossomo 9) foram comuns a quatro das cinco características avaliadas (AP, PPA, PTR e PROD-AMD).

Os marcadores em comum para as características PPA, PTR e PROD-AMD distribuíram-se ao longo dos cromossomos (Tabela 5). Três no cromossomo 9 (19231-SNP, Mini48 e Me.MEF.c.1154), bem como nos cromossomo 10 (42424-SNP, Me.MEF.c.1094 e Me.MEF.c.3226) e 15 (Me.MEF.c.0758, Me.MEF.c.2432, Me.MEF.c.2567). Nos cromossomos 4 (Me.MEF.c.0385), 16 (Me.MEF.c.0444), 3 (Me.MEF.c.0466) e 1 (Me.MEF.c.2758) foram ligados apenas um marcador em cada. Para PTR, PROD-AMD e AP apenas os marcadores 19231-SNP, 6104-SNP, Mini48 e SSRY 143 foram comuns.

Dos 32 marcadores significativos para altura da planta (AP), 9 foram comuns com produtividade de parte aérea (PPA). Os marcadores 442865-SNP e Me.MEF.c.1587 foram comuns para as características de PPA e PTR. A maioria dos marcadores que foram significativos para produtividade de amido (PROD-AMD) também foram para produtividade total de raiz (PTR), exceto dois, 19264-SNP (cromossomo 2) e Me.MEF.c.2371 (cromossomo 12), exclusivos para PROD-AMD. Dos 40 marcadores significativos para PTR, apenas quatro foram somente desta característica (13969-SNP, Me.MEF.c.1818, Me.MEF.c.1877, Me.MEF.c.2197) e oito não foram comuns para PROD-AMD. Em contrapartida, dos 39 marcadores significativos para teor de matéria seca (MS), 35 foram exclusivos e quatro comuns com PTR (Me.MEF.c.0401, Me.MEF.c.0654, Me.MEF.c.2384, Me.MEF.c.2515), destes dois também foram significativos para PROD-AMD (Me.MEF.c.2384 e Me.MEF.c.2515).

Tabela 5. Análise de QTL por contraste entre médias para as características altura das plantas (AP), produtividade de parte aérea (PPA), produtividade total de raízes (PTR), produtividade de amido (PROD-AMD) e teor de matéria seca (MS) para genótipos oriundos de um cruzamento biparental de *Manihot esculenta* Crantz

Marcador	Características					Cromossomo	Posição ¹	
	AP	PPA	PTR	PROD-AMD	MS		Início	Final
13969-SNP			*			1	34174965	34174865
24939-SNP		*				1	25752083	25751983
27-SNP			*	*		1	22756534	22756434
29474-SNP			*	*		1	2749147	2749047
Me.MEF.c.0271			**	**		1	14868486	14869035
Me.MEF.c.2368			**	**		1	4610494	4609945
Me.MEF.c.2758		*	**	**		1	8966776	8966275
Me.MEF.c.2784			*	*		1	2464386	2463778
Me.MEF.c.3223			*	*		1	32664400	32664719
19264-SNP				*		2	6752859	6752759
42823-SNP	*					2	1049249	1049149
6104-SNP	*		*	*		2	4311679	4311579
Me.MEF.c.1133					**	2	31312776	31312392
Me.MEF.c.1877			*			2	5986461	5986103
Me.MEF.c.2371				*		2	6700038	6699351
Me.MEF.c.3196					**	2	22285431	22286001
Me.MEF.c.0466		*	*	*		3	992400	992696
Me.MEF.c.1818			*			3	25390503	25390789
Me.MEF.c.1873			*	*		3	25891453	25891985
Me.MEF.c.0385		*	**	**		4	22006484	22006065
Me.MEF.c.0401			*		*	4	468691	468394
Me.MEF.c.0551			*	*		4	24860548	24860150
Me.MEF.c.0654			*		*	4	23963308	23962971
Me.MEF.c.2197			**			4	22044978	22046394
Me.MEF.c.2384			**	*	**	4	23337338	23338024
Me.MEF.c.2515			**	*	*	4	793792	794125
Me.MEF.c.2542	*	*				4	6045268	6044736
SSRY179		*				4	18390464	18390484
SSRY31					*	4	2188462	2188485
11873-SNP					*	5	14983917	14983817
35256-SNP		*				5	8344264	8344364
Me.MEF.c.0841					*	5	14884284	14884551
Me.MEF.c.1527					*	5	20201011	20201943
Me.MEF.c.1733	**					5	154841	155098
Me.MEF.c.2304	**					5	1360638	1361165
Me.MEF.c.2358	**	*				5	804918	805243
29309-SNP					*	6	19286091	19285991
30759-SNP	*					6	27588086	27587986
Me.MEF.c.0072	*					6	25705134	25705444
Me.MEF.c.0013					*	7	721096	721613
Me.MEF.c.0597					*	7	650306	651248
Me.MEF.c.2642					*	7	669210	668356
Me.MEF.c.2798					*	7	704143	703516
Me.MEF.c.2799					*	7	704143	703516
Me.MEF.c.2946					*	7	2697258	2698041
Me.MEF.c.1960					*	8	16716404	16716880
Me.MEF.c.1961					*	8	16716404	16716880

Continua...

Tabela 5. (Continuação)

Me.MEF.c.3336			**	*	8	29082316	29081720
19231-SNP	*	*	**	**	9	6607618	6607518
Me.MEF.c.1154		*	**	**	9	10604711	10605226
Mini48	**	*	**	**	9	10774781	10774799
SSRY182				*	9	5185771	5185750
42424-SNP		*	**	**	10	3541257	3541357
Me.MEF.c.1094		*	*	*	10	1275057	1276074
Me.MEF.c.1507				*	10	17944403	17944777
Me.MEF.c.1611				*	10	14529137	14528475
Me.MEF.c.2473			*	**	10	4185130	4184488
Me.MEF.c.2625				**	10	7997678	7996954
Me.MEF.c.3226			**	*	10	1575588	1576332
Me.MEF.c.0031	*				11	25219743	25219917
Me.MEF.c.2337		*			11	1160983	1160266
Me.MEF.c.2698				*	11	23133465	23132905
Me.MEF.c.3229				*	11	24182644	24182299
Me.MEF.c.3265				**	11	24487032	24486575
SSRY143	*		**	**	11	1571027	1571045
2486-SNP				*	12	30852962	30852862
2526-SNP				*	12	31407585	31407485
31174-SNP	*				12	28873592	28873492
Me.MEF.c.0459	*				12	4903817	4904515
Me.MEF.c.0461	*				12	4903817	4904515
Me.MEF.c.1723				*	12	29371839	29371384
Me.MEF.c.2508				*	12	31374962	31375339
Me.MEF.c.3348		*			12	1071807	1072152
SSRY103				*	12	5160988	5160968
SSRY28	**				12	7541198	7541174
SSRY83	*				12	3678973	3678995
2300-SNP	**	**			13	24832517	24832417
42865-SNP		**	*		13	26399364	26399264
43752-SNP		*			13	23289995	23290095
EME345	**	**			13	24691145	24691166
Me.MEF.c.0189	*	**			13	24700683	24700366
Me.MEF.c.0155		*			14	239783	238825
Me.MEF.c.0156		*			14	239783	238825
Me.MEF.c.1376		*			14	6447177	6446758
Me.MEF.c.2043		*			14	5260865	5261200
Me.MEF.c.2231		*			14	5778244	5777819
43055-SNP				*	15	903951	903851
Me.MEF.c.0758	*	**	**		15	12890530	12889945
Me.MEF.c.1509				*	15	2297933	2297548
Me.MEF.c.1810		**	**		15	10825727	10825990
Me.MEF.c.1855	**				15	23357993	23358130
Me.MEF.c.2189				*	15	3660184	3659818
Me.MEF.c.2248				*	15	933975	934469
Me.MEF.c.2419				*	15	1037588	1037904
Me.MEF.c.2432		*	**	**	15	13560081	13560395
Me.MEF.c.2455			**	**	15	10829631	10830267
Me.MEF.c.2567		*	**	**	15	13961049	13960816
Me.MEF.c.2714			**	**	15	10218466	10219089
25143-SNP		*			16	23978596	23978696
Me.MEF.c.0444	**	*	*	*	16	23392939	23392564
Me.MEF.c.1587		*	*		16	22861301	22860834
Me.MEF.c.1684	*	*			16	636583	635790
Mini73		**			16	6060360	6060381
24808-SNP		*			17	19824747	19824647

Continua...

Tabela 5. (Continuação)

Me.MEF.c.2713	*				17	24500433	24500895
Me.MEF.c.3188	*				17	24051626	24052868
2100-SNP	*				18	12237259	12237159
43129-SNP	**				18	10353345	10353445
Me.MEF.c.0677	*				18	3815579	3816062
Me.MEF.c.0752	**				18	15788441	15787811
Me.MEF.c.0753	**				18	15788441	15787811
Me.MEF.c.1081	**				18	13613942	13613440
Me.MEF.c.2465				*	18	441388	441126
MH077.N08-MR-SNP				*	18	1150583	1150683
43443-SNP	*				-	-	-
Me.MEF.c.0003			*	*	-	-	-
Me.MEF.c.0052	*	*			-	-	-
Me.MEF.c.0236				*	-	-	-
Mini94	**				Scaffold01590	8966	8947

¹ Posição de acordo com o genoma de referência da mandioca; * e ** Significativo a 5% e 1%, respectivamente, pelo teste *t*.

5.4 MAPEAMENTO, IDENTIFICAÇÃO E CARACTERIZAÇÃO DE QTL

Diferentes QTL em sete cromossomos foram identificadas com efeitos significativos para as características avaliadas. As segregações dos QTL variaram de 1:2:1; 1:1; e 1:1:1:1, sendo mais comum o último caso, principalmente no cromossomo 10 (Tabela 6). Neste cromossomo foram identificados QTL para todas as características, com efeitos variando de 1,4 para AP à 34,48 para MS. Entretanto, a existência de uma grande região com vários intervalos significativos para todas as características, evidencia a existência de QTL fantasmas neste grupo. Desta forma, diferentes análises deverão ser realizadas para a delimitação destes QTL e correta caracterização. No intervalo deste cromossomo, Me.MEF.c.2473 - Me. MEF.c.1094, foi detectado QTL para três das cinco características, exceto para MS e PTR, com o maior efeito detectado para PPA (15,46), embora a maior herdabilidade tenha ocorrido para a característica PROD-AMD (14,3%). Estes resultados indicam que no cromossomo 10 há uma importante região para o controle destas características. Novas análises deverão ser realizadas para melhor definição da posição e da caracterização dos QTL.

Doze QTL foram detectados para as características de arquitetura da planta (AP e PPA) (Tabela 6). Os efeitos individuais destes QTL variaram entre 1,44 a 24,52. Os QTL detectados para a característica AP (cromossomos 1 e 10) apresentaram baixo efeito (1,4 a 1,7), mas no cromossomo 1 a herdabilidade foi de

46,2%, com padrão de segregação de 1:2:1. Para PPA foram localizados QTL em três cromossomos, com efeitos variando de 11,52 a 24,52 e herdabilidades acima de 59,5% nos cromossomos 3 e 17, nos dois casos com segregação de 1:2:1.

Para PTR, uma região importante foi detectada no cromossomo dez com efeito superior a 20 e herdabilidade próxima de 49% (Tabela 6) sendo que três destas regiões também foram detectados QTL para PROD-AMD no cromossomo 10, entretanto de efeito pequeno (6,49 a 8,53). Para esta característica também foi detectado um QTL exclusivo de menor efeito (6,84) no cromossomo 12, com padrão de segregação de 1:1.

Para MS foram detectados QTL nos cromossomos 13, 18 e 10 (Tabela 6), todos de grande efeito (superior a 33) e com alta herdabilidade (acima de 91%). A utilização do parâmetro LEC foi importante para definir o tipo de segregação do QTL no cromossomo 18 nesta característica, que foi de 1:1:1:1, em negrito na Tabela 6 (Figura 3).

Uma anotação gênica dos marcadores presentes em cada intervalo dos QTL detectados foi realizada com base no banco de dados *Gene Ontology Consortium* e estão apresentadas no Anexo E.

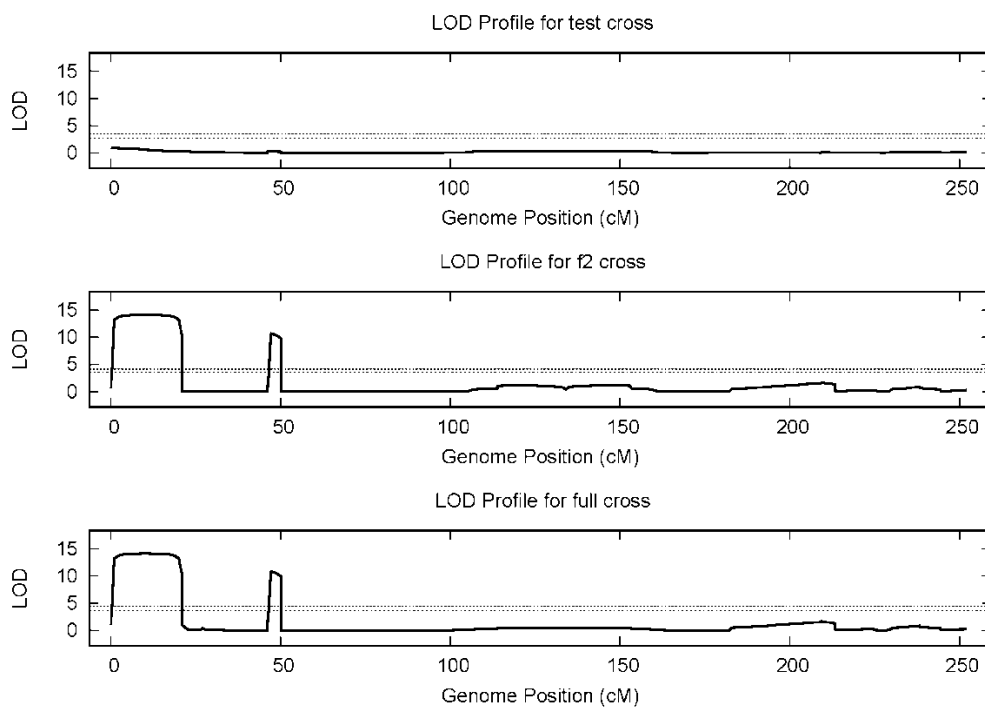


Figura 3. Identificação de QTL para teor de matéria seca (MS) de raiz de mandioca no cromossomo 18 (GL 16) por intervalo no programa FsQTL considerando os diferentes tipos de segregação 1:1, 1:2:1 e 1:1:1:1. Os picos indicam dois QTL distintos.

Tabela 6. QTL localizados para a população de 141 indivíduos F₁ derivados do cruzamento entre Fécula Branca e BRS Formosa (*Manihot esculenta* Crants)

Características	Nome do QTL	Cromossomo/ GL	Intervalo	Segregação do QTL ¹	Intervalo/ Posição (cM)	LOD	LEC	Efeito	Herdab.
AP	qtl_AP_1	10/6	Me.MEF.c.1980 - Me.MEF.c.2625	Fullcross	4/0	274,21	-1244,9	1,4759	0,228**
	qtl_AP_2	10/6	Me.MEF.c.2625 - Me.MEF.c.2473	Fullcross	5/20	272,41	-1236,9	1,4456	0,24**
	qtl_AP_3	10/6	Me.MEF.c.2473 - Me.MEF.c.1094	Fullcross	6/25	257,54	-1171,2	1,5867	0,071**
	qtl_AP_4	10/6	Me.MEF.c.1094 - Me.MEF.c.3226	Fullcross	7/5	257,5	-1172,3	1,5663	0,002**
	qtl_AP_5	1/7	Me.MEF.c.1598 - 24639 - SNP	F ₂ cross	9/13	3,63	1,6382	1,758	0,462*
PPA	qtl_PPA_1	10/6	Me.MEF.c.1611 - Me.MEF.c.2333	F ₂ cross	2/23	3,73	884,49	19,768	0,331*
	qtl_PPA_2	10/6	Me.MEF.c.1980 - Me.MEF.c.2625	Fullcross	4/0	275,11	-364,13	12,1218	0,527**
	qtl_PPA_3	10/6	Me.MEF.c.2625 - Me.MEF.c.2473	Fullcross	5/14	275,26	-362,84	11,5283	0,649**
	qtl_PPA_4	10/6	Me.MEF.c.2473 - Me.MEF.c.1094	Fullcross	6/25	257,78	-285,92	15,4657	0,059**
	qtl_PPA_5	10/6	Me.MEF.c.1094 - Me.MEF.c.3226	Fullcross	7/5	257,67	-289,94	14,8585	0,015**
	qtl_PPA_6	3/16	Me.MEF.c.3200 - Me.MEF.c.1870	F ₂ cross	8/17	5,75	875,669	24,5207	0,658**
	qtl_PPA_7	17/19	Me.MEF.c.0532 - Me.MEF.c.3089	F ₂ cross	6/25	5,02	880,487	22,8477	0,595**
PTR	qtl_PTR_1	10/6	Me.MEF.c.1980 - Me.MEF.c.2625	Fullcross	4/0	275,1	-267,44	23,6495	0,207**
	qtl_PTR_2	10/6	Me.MEF.c.2625 - Me.MEF.c.2473	Fullcross	5/2	272,5	-253,09	20,6449	0,49**
	qtl_PTR_3	10/6	Me.MEF.c.2625 - Me.MEF.c.2473	Fullcross	5/15	272,7	-256,38	22,6016	0,46**
	qtl_PTR_4	10/6	Me.MEF.c.2625 - Me.MEF.c.2473	Fullcross	5/25	273,61	-259,17	21,7936	0,31**
	qtl_PTR_5	10/6	Me.MEF.c.1094 - Me.MEF.c.3226	Fullcross	7/3	258,02	-192,18	29,046	0,072**
MS	qtl_MS_1	10/6	Me.MEF.c.1980 - Me.MEF.c.2625	Fullcross	4/2	271,65	-580,09	33,4614	0,081**
	qtl_MS_2	10/6	Me.MEF.c.2625 - Me.MEF.c.2473	Fullcross	5/28	271,49	-578,31	33,4902	0,123**
	qtl_MS_3	10/6	Me.MEF.c.1094 - Me.MEF.c.3226	Fullcross	7/5	257,97	-516,99	34,6568	0,026**
	qtl_MS_4	18/16	Me.MEF.c.1083 - Me.MEF.c.1002	Fullcross	1/9	14,12	605,811	34,3885	0,914**
	qtl_MS_5	18/16	Me.MEF.c.1392 - Me.MEF.c.0056	F ₂ cross	3/1	10,66	621,566	34,1215	0,932**
	qtl_MS_6	13/27	Me.MEF.c.0977 - Me.MEF.c.0978	F ₂ cross	4/0	9,99	626,257	34,4806	0,935**
PROD-AMD	qtl_AMD_1	10/6	Me.MEF.c.1980 - Me.MEF.c.2625	Fullcross	4/0	275,31	-618,91	6,8835	0,21**
	qtl_AMD_2	10/6	Me.MEF.c.2625 - Me.MEF.c.2473	Fullcross	5/25	273,7	-611,22	6,345	0,298**
	qtl_AMD_3	10/6	Me.MEF.c.2473 - Me.MEF.c.1094	Fullcross	6/15	257,92	-540,66	8,6181	0,143**
	qtl_AMD_4	10/6	Me.MEF.c.1094 - Me.MEF.c.3226	Fullcross	7/3	258,1	-544,1	8,5322	0,081**
	qtl_AMD_5	12/22	Me.MEF.c.3158 - Me.MEF.c.2313	Testcross	1/0	2,83	634,167	6,8441	0,095*

AP: altura da planta; PPA: produtividade de parte aérea; PTR: produtividade total de raiz fresca; MS: teor de matéria seca da raiz; PROD-AMD: produtividade de amido; GL: grupo de ligação; Herdab: herdabilidade; LOD: logaritmo de base 10 da razão de verossimilhança; LEC: Critério de Laplace-empírico;

¹ Fullcross: 1:1:1:1; F₂cross: 1:2:1; Testcross: 1:1;

* e ** Significativo a 5 e 1%, respectivamente.

6 DISCUSSÃO

6.1 ANÁLISES FENOTÍPICAS

A partir de análises descritivas e das análises de variância das características observou-se grande variabilidade na população. Esta variabilidade genética pode ter ocorrido pelo fato de se tratar de uma espécie de polinização cruzada, que, naturalmente, apresenta genótipos altamente heterozigotos (RAY; SWAIN, 2012). Assim, é necessário o conhecimento das relações genéticas entre genótipos que podem ser usados em cruzamentos, e ser a base para a tomada de decisões na escolha dos melhores genótipos (TAKAHASHI et al., 2002).

Para as características que apresentaram distribuição normal ou próximas à normalidade pressupõem-se controle genético quantitativo (BOONCHANAWIWAT et al., 2011) evidenciando a influência do componente ambiental nas mesmas e um controle de um maior número de genes. Segregação transgressiva foi observada em todas as características em ambas as direções, demonstrada pelas distribuições de frequências, indicando complementariedade de alelos favoráveis dos parentais em indivíduos da população segregante, beneficiando a seleção de genótipos superiores no melhoramento e a obtenção de ganhos genéticos.

As altas correlações fenotípicas encontradas entre a maioria das características, indicaram a possibilidade de ligação ou pleiotropia no controle genético das mesmas, favorecendo a seleção indireta. Forte correlação entre altura da planta e características de produtividade é relatada na literatura (OKOGBENIN; FREGENE, 2003) e a arquitetura da planta tem sido considerada como um fator fundamental para compreender as bases fisiológicas de rendimento, visando o aumento de produção (MORA-MORENO et al., 2016). São exemplos destes estudos as correlações positivas entre altura da planta e produção em batata (MAITY; CHATTERIEE, 1977), bem como com o número de tubérculos por planta (HAYDAR et al., 2007). Entretanto, em variedades de mandioca os efeitos exercidos pelo ambiente sobre a morfologia e arquitetura da planta podem ser drásticos (MORA-MORENO et al., 2016), sendo a arquitetura típica de uma variedade em um

ambiente, bastante diferente em outras condições de solo e clima (SUAREZ; MEDEROS, 2011).

O teor de matéria seca não foi correlacionado com as demais características, bem como na análise por contraste de média apresentou marcadores significativos e QTL exclusivos indicando que esta característica pode ser controlada por poucas regiões. Na literatura existem dados conflitantes sobre o controle genético desta característica, no qual Benesi et al. (2004) sugeriram ausência de influência ambiental e maior influência genética, corroborando com Peres et al. (2001) que evidenciaram o controle da característica por um ou poucos genes de efeito maior. Entretanto, no trabalho do CIAT (1995) é sugerido que o desempenho dos genótipos de mandioca quanto ao teor de matéria seca depende fortemente das condições climáticas e agronômicas.

O teor de matéria seca está intimamente relacionado ao teor de amido nas raízes de mandioca, deste 700-900kg⁻¹ é amido (BENESI et al., 2004). A translocação de carboidratos para as raízes tem alta influência da idade da planta e entre os diferentes genótipos de mandioca (OKOBENIN; FREGENE 2002). Desta forma, teor de matéria seca e o teor de amido são influenciados pela idade e genótipo da planta, sendo difícil comparar as estimativas de herdabilidade dos diferentes estudos discutidos com diferentes materiais e idade da planta. Além de serem realizados em diferentes locais, estações e anos (KIZITO et al., 2007).

Os valores de herdabilidade identificados foram altos para AP, PPA e MS, evidenciando a importância do componente genético nestas características, permitindo ganhos genéticos com a seleção. Entretanto, foram moderados para PTR e PROD-AMD, características altamente correlacionadas. Herdabilidades altas têm sido demonstradas (91% e 59%) para altura da planta (OKOGBENIN; FREGENE, 2003; BOONCHANAWIWAT et al., 2011) e moderada para produtividade de amido (0,50%) e teor de matéria seca (0,56%) (OLIVEIRA et al., 2014), corroborando a importância do componente genético nestas características (KIZITO et al., 2007). Características de baixa herdabilidade tendem a dificultar o processo de seleção, devido à grande influência do ambiente (CARVALHO et al., 2001).

Os coeficientes de variação ambiental foram menores que 36% para PPA, PTR e PROD-AMD, enquanto que para AP e MS foi menor que 13%. Coeficientes de variação tem sido relatados na literatura para altura de planta (8,86 a 16,01);

rendimento de biomassa da parte aérea (16,38 a 31,77); produção de raízes comerciais (20,47 a 35,10) e teor de matéria seca (2,66 a 12,48) (GOMES et al., 2007; NICK et al., 2010). Assim, os coeficientes obtidos neste trabalho demonstram coerência com dados reportados na literatura.

Ganhos genéticos elevados são obtidos quando se dispõe de altas estimativas de herdabilidade e a relação entre os coeficientes de variação genético e ambiental é próximo ou superior a unidade (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012). Neste trabalho, constatou-se que, por suas maiores herdabilidades (74,29% e 62,16%) e relação entre os coeficientes de variação genético e ambiental (1,20% e 0,90%), maiores possibilidades de ganhos são para as características AP e PPA. Fukuda et al. (2002) reportam a importância destas características quando o objetivo é a seleção indireta para o rendimento de raízes. Logo, em função da possibilidade de aproveitamento da parte aérea, principalmente para alimentação animal, a avaliação da capacidade de produção de massa verde é relevante (CHIELLE et al., 2009). Para as características de PTR, MS e PROD-AMD com menores estimativas da razão CV_g/CV_a , o processo de seleção deverá ser realizado de maneira criteriosa, empregando procedimentos genéticos estatísticos com alta sensibilidade (VENCOVSKY; BARRIGA, 1992). Oliveira et al. (2014) observaram razões CV_g/CV_a de 1,18 para teor de matéria seca e de 1,02 para produtividade de amido, indicando uma alta possibilidade de ganhos de seleção para estas características. De acordo com Resende e Duarte (2007) mesmo com valores baixos para a razão CV_g/CV_a , é possível alcançar uma precisão $\geq 0,70$ se um número adequado de repetições é usado.

6.2 MAPEAMENTO GENÉTICO E DE QTL

A porcentagem de marcadores com distorção de segregação detectados na população (16,3%) foi inferior ao detectado em estudos anteriores para mandioca 27,0% e 23,4% (OKOGBENIN et al., 2006; BOONCHANAWIWAT et al., 2011). Okogbenin et al. (2006) relataram que um alto nível de distorção de segregação ocorre em espécies que apresentam polinização cruzada. Os 32 grupos de ligação formados, representaram 18 cromossomos de mandioca (SUN et al., 2008). A

formação de oito grupos de ligação com até quatro marcadores, mostram que parte do genoma não foi representado com os marcadores utilizados, portanto formando *gaps*. As regiões estudadas podem ser facilmente acessadas no genoma, pelo mapeamento das mesmas. A comparação entre o mapa obtido neste estudo e o publicado por Rabbi et al. (2012) mostraram colineariedade de grupos, pela manutenção da ordem dos marcadores, entretanto vários marcadores usados para a construção do presente mapa não estão no estudo de Rabbi et al. (2012) importantes para saturar o mapa.

Um mapa de ligação precisa de uma distância média entre os marcadores em cada GL menor que 10-20 cM para a identificação e localização de QTL (SUN et al., 2009), neste trabalho o intervalo médio foi de 7,43 cM. O excesso de grupos de ligação e baixa densidade de *loci* em algumas regiões do mapa pode ser devido ao número de indivíduos na população de mapeamento não ser grande o suficiente (XU et al., 2005), bem como a origem dos SNPs utilizados, refletirem apenas regiões transcritas do genoma. Ademais, distorção na segregação dos marcadores e altas frequências de eventos de recombinação em algumas regiões, podem levar a marcadores aparentemente não ligados (BOONCHANAWIWAT et al., 2011).

6.4 ANÁLISES DE QTL

Marcadores de DNA e métodos estatísticos para mapeamento de QTL são ferramentas poderosas para a compreensão da herança de características quantitativas (RAMI et al., 1998). Na análise de ligação dos marcadores às características por contraste entre médias, relativas à arquitetura da planta, AP e PPA, apresentaram nove marcadores comuns, dos quais três no cromossomo 13, e os demais marcadores dispersos em diferentes cromossomos. Para a análise de QTL por intervalo foram detectados cinco QTL para AP com baixo efeito (cromossomos 1 e 10), dando suporte a hipótese de herança quantitativa, em que efeitos de fatores individuais são pequenos (OKOGBENIN; FREGENE, 2003). Na literatura são reportados QTL para AP em mandioca, no qual Mora-Moreno et al. (2016) detectaram seis QTL, e Boonchanawiwat et al. (2011) sete, com variação fenotípica explicada de mais de 15%. Altos valores de herdabilidade para AP

detectados neste estudo (74,29%) e descritos na literatura, indicam a importância do componente genético sobre a característica. Além disso, tem-se relatado que características morfológicas ou de arquitetura da planta são relacionadas com características de produtividade em mandioca (OKOGBENIN; FREGENE, 2003; BOONCHANAWIWAT et al., 2011). Em soja, também houve associação de QTL entre a produção de sementes e altura da planta (ALCIVAR et al., 2007). Em arroz, QTL associados com maior rendimento de grãos apresentaram efeito de 18,7% a 31,2% de acordo com as condições ambientais (estresse hídrico) em diferentes localidades, alguns deles ligados a características como a altura da planta (SAIKUMAR et al., 2014).

Para PPA foram observados seis QTL na análise de intervalo, alguns de grande efeito, constituindo os primeiros relatos de QTL para esta característica. Esta característica apresentou alta correlação com AP e PTR, e na comparação de médias foram detectados 13 marcadores significativos entre as características PPA, PTR e PROD-AMD, e quatro marcas com AP, confirmando esta relação de características de arquitetura da planta com produtividade.

As relações entre produtividade da raiz de mandioca e características morfológicas, são exploradas em estratégias de melhoramento no desenvolvimento de cultivares de altos rendimentos, nos quais estas características adaptativas são utilizadas como critério de seleção (OKOGBENIN; FREGENE, 2003; OLIVEIRA; OLIVEIRA-FILHO; SANTOS, 2015). Assim identificar regiões genômica e posteriormente os genes subjacentes envolvidos na arquitetura vegetal permitirá estabelecer estratégias no melhoramento genético para alcançar maiores rendimentos em mandioca (MORA-MORENO et al., 2016).

Os resultados também identificam regiões genômicas comuns entre as características de produtividade de raiz (PTR, PROD-AMD e MS) que apresentaram três QTL comuns. Além disso, houve grande coincidência entre os marcadores encontrados para PTR que também foram relacionados com PROD-AMD (32 marcadores) pela análise de contraste entre médias, indicando que pode ser feita seleção indireta, visto que grande parte do peso seco da raiz é amido (BENESI et al., 2004).

A colocação de QTL envolvidos no controle de características relacionadas implica que estes QTL afetam diferentes características e são

encontrados próximos, mais frequentemente do que seria esperado por acaso (OKOGBENIN; FREGENE, 2003). Isto sugere que, ou alguns QTL individuais tem efeitos pleiotrópicos (BOONCHANAWIWAT et al., 2011) ou que diferentes QTL tendem a formar grupos (PATERSON et al., 1991). Pleiotropia ou estreita ligação tem sido sugerido por vários estudos (OKOGBENIN; FREGENE, 2003; OKOGBENIN; MARIN; FREGENE, 2008; BOONCHANAWIWAT et al., 2011; CHEN et al., 2012) como uma possível explicação para este fenômeno, por exemplo Chen et al. (2012) relataram 15 QTL em dez GLs com efeitos pleiotrópicos. Paterson et al. (1991) também explicou a possibilidade de que a supressão de recombinação em algumas regiões do genoma podem fazer genes parecem mais próximos que realmente são fisicamente. A distinção entre ligação e pleiotropia é importante para fins de melhoramento, mas sem mapeamentos de alta resolução tais distinções são difíceis de serem resolvidas (CHEN et al., 1999). Além disso, grandes efeitos epistáticos foram relatados no trabalho de Cach et al. (2005) para diversas variáveis analisadas em mandioca, entre elas produção de raízes frescas e teor de matéria seca, no qual ajudam a explicar as dificuldades em encontrar QTL que explicam satisfatoriamente a variação fenotípica observada em características complexas, tais como produção (KAO; ZENG, 2002).

Para MS pela análise de intervalo os seis QTL identificados nos cromossomos 10, 18 e 13, alguns com altos valores de herdabilidade, corroboram com a hipótese de que um ou poucos genes controlam teor de matéria seca nesta cultura (BENESI et al., 2004). Também é reportado na literatura que a influência do genótipo em matéria seca de raiz de mandioca é muito maior do que a do ambiente (KIZITO et al., 2007). Ademais, a maioria dos marcadores associados foram exclusivos para esta característica, indicando que esta característica pode ser controlada por poucas regiões do genoma. Tendo em vista a relação desta característica com teor de amido, e a importância deste para a cultura (BENESI et al., 2004) QTL para esta característica devem ser priorizados.

Além disso, Kizito et al. (2007) reportou efeitos aditivos, de dominância ou sobredominância, no qual pode ser um resultado de dois QTL intimamente ligados ambos mostrando efeitos de dominância para teor de matéria seca. Este efeito está em contraste com o estudo de Cach et al. (2005), onde o efeito aditivo desempenhou um papel mais importante. Isto pode ser devido a especificidade dos

cruzamentos, as diferenças nas condições ambientais e da idade das plantas no momento da colheita. Além disso, estes estudos enfatizam que podem não ter uma visão completa da arquitetura genética para teor de matéria seca, uma vez que é provável que não detectaram todos os QTL para esta característica, o que pode ter ocorrido também no presente estudo.

Apesar da alta correlação fenotípica reportada na literatura para MS em relação ao teor de amido em mandioca (BENESI et al., 2004), esta correlação não foi observada no presente estudo. Além disso, apenas dois marcadores foram comuns para MS e PROD-AMD, o que pode ser devido a diferenças na forma de avaliação das características na qual teor de amido leva em conta apenas a sua porcentagem, enquanto que a produtividade de amido é obtida pela relação entre a produtividade de raízes tuberosas e a porcentagem de teor de amido (GROSSMANN; FREITAS, 1950). Entretanto, no presente estudo QTL detectados para MS também foram encontrados para PROD-AMD, no cromossomo 10 (GL 6) em mandioca, indicando relação das mesmas, mas com maior efeito em MS. Estes mesmo QTL identificados para MS e PROD-AMD também foram localizados para PTR, bem como a maioria dos marcadores significativos foram comuns para PTR e PROD-AMD reforçando a correlação entre estas características e confirmando que ambas as características são controladas por regiões semelhantes.

PROD-AMD na análise de QTL por intervalo múltiplo apresentou cinco QTL com baixo efeito. Há uma série de explicações para os pequenos efeitos observados: em primeiro lugar, QTL importantes para essa característica pode não ter segregado no cruzamento escolhido para o experimento se eles já foram fixados na população impedindo sua identificação. Resultados anteriores com outras espécies de importância econômica têm demonstrado que QTL com grandes efeitos são fixos na população, tornando-se cada vez mais provável de detectar aqueles de menores efeitos (SHRIMPTON; ROBERTSON, 1988; PATERSON et al., 1990). Para o melhoramento genético das culturas, os genes de pequenos efeitos poderiam ser muito valiosos, onde QTL de grandes efeitos já foram fixados.

Em segundo lugar, a estrutura da população de mapeamento F_1 de pais não-consanguíneos não é adequada para identificar esses QTL. A heterogeneidade dos diferentes tipos de cruzamento numa população F_1 torna a detecção de QTL ainda mais complexa e menos eficiente em comparação com linhagens (WILLIAMS, 1998).

Em terceiro lugar, ainda existem lacunas no mapa que levam a alguns marcadores não serem ligados. A disponibilidade de mais marcadores iria melhorar a resolução do mapeamento de QTL. Além de aumentar o número de descendentes, que devem ser estudados a fim de detectar QTL (LANDER; BOTSTEIN, 1989). Somente QTL com efeitos suficientes serão detectados em um determinado cruzamento enquanto que aqueles com efeitos muito menores vão passar despercebidos (PATERSON et al., 1991). Young (1999) relataram que os tipos de população de mapeamento mais frequentemente utilizados com 100-200 indivíduos, apenas uma fração dos verdadeiros QTL são localizados. O número de QTL detectados devem, portanto, ser considerados como limites inferiores. E em quarto lugar, alguns dos QTL apresentam efeitos pequenos, porque eles são dependentes de interação com outros *loci* e uma população relativamente pequena (menos de 150 plantas), como neste cruzamento, as configurações alélicas ótimas podem ocorrer raramente (PATERSON et al., 1991).

Neste trabalho foram identificados vários QTL, alguns deles com grandes efeitos e herdabilidades, o que os torna interessantes para identificação de regiões e possíveis genes candidatos envolvidos no controle das características avaliadas.

7. CONCLUSÃO

Foi possível a construção do mapa genético para mandioca com regiões dos 18 cromossomos amostradas pelo método que considerou as diferentes fases de ligação dos marcadores. Com este tipo de metodologia, também foram identificados QTL e marcadores ligados às diferentes características, com QTL comuns para estas, o qual indicam a possibilidade de ligação ou pleiotropia, favorecendo a seleção indireta.

Maiores possibilidades de ganhos são para as características altura da planta e produtividade de parte aérea, no qual foi evidenciado a importância do componente genético nestas características. Para teor de matéria seca vários marcadores e três QTL exclusivos desta característica tiveram grandes efeitos e altos valores de herdabilidade, sendo importantes para a seleção assistida.

REFERÊNCIAS

- AINA, O. O.; DIXON, A. G. O.; AKINRINDE, E. A. Effect of soil moisture stress on growth and yield of cassava in Nigeria. **Pakistan Journal of Biological Sciences**, [S.l.], v. 10, n. 18, p. 3085-9090, 2007.
- ALCIVAR, A.; JACOBSON, J.; RAINHO, J.; MEKSEM, K.; LIGHTFOOT, D. A.; KASSEM, A. Genetic analysis of soybean plant height, hypocotyl and internode lengths. **Agricultural, Food, and Environmental Sciences**, v. 1, p. 1-16, 2007.
- ALVES, A. A. C. Cassava botany and physiology. In: HILLOCKS, R. J.; TRES, J. M.; BELLOTTI, A. C. (Ed.). **Cassava: biology, production and utilization**. CABI Publishing, p. 67-89, 2002.
- ANDERSON, J. V.; DELSENY, M.; FREGENE, M. A.; JORGE, V.; MBA, C.; LOPEZ, C.; RESTREPO, S.; SOTO, M.; PIEGU, B.; VERDIER, V.; COOKE, R.; TOHME, J.; HORVATH, D. P. An EST resource for cassava and other species of Euphorbiaceae. **Plant Mol Biol** v. 56, p. 527–539, 2004.
- ARMOUR, J. A. L.; ALEGRE, A. S.; MILES, S.; WILLIAMS, L. J.; BADGE, R. Minisatellites and mutation processes in tandemly repetitive DNA. In: GOLDSTEIN, D.B.; SCHLOTTERER, C. **Microsatellites evolution and applications**. Oxford University Press, p. 24-33, 2000.
- ARUS, P.; OLARTE, C.; ROMERO, M.; VARGAS, F. Linkage analysis of 10 isozyme genes in F₁ segregating almond progenies. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 119, p. 339-344, 1994.
- ARYEE, F. N. A.; ODURO, I.; ELLIS, W. O.; AFUAKWA, J. J. The physicochemical properties of flour samples from the roots of 31 varieties of cassava. **Food Control**, v. 17, p. 916-922, 2006.
- ASAOKA, M.; BLANSHARD, J. M. V.; RICKARD, J. E. Effects of cultivar and growth season on the gelatinization properties of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) starch. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v. 59, p. 53-58, 1992.
- BALAGOPALAN, C. Cassava Utilization in Food, Feed and Industry. Cap. 15, p. 301-318. In: HILLOCKS, R. J.; THRESH, J. M.; BELLOTTI, A. C. (ed.). **Cassava: Biology, Production and Utilization**, CABI Publishers, Wallingford, Oxon, United Kingdom, 2002.
- BARROS, R. S.; MERCÊS, W. C.; ALVIM, R. Sink strength and cassava productivity. **HostScience**, Alexandria, v. 12, n. 4, p. 474-475, 1978.
- BENESI, I. R. **Characterization of Malawian cassava germplasm for diversity, starch extraction and its native and modified properties**. f. 199. PhD Thesis, Department of Plant Sciences, University of the Free State, South Africa, 2005.

- BENESI, I. R. M.; LABUSCHAGNE, M. T.; DIXON, A. G. O.; MAHUNGU, N. M. Stability of native starch quality parameters, starch extraction and root dry matter of cassava genotypes in different environments. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v. 84, p. 1381-1388, 2004.
- BOONCHANAWIWAT, A., SRAPHET, S., BOONSENG, O., LIGHTFOOT, D. A., & TRIWITAYAKORN, K. QTL underlying plant and first branch height in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). **Field Crops Research**, v. 121, n. 3, p. 343-349, 2011.
- BRYNE, P. F.; MCMULLEN, M. D.; WISEMAN, B. R.; SNOOK, M. E.; MUSKET, T. A.; THEURI, J. M.; WIDSTROM, N. W.; COE, E. H. Maize silk maysin concentration and corn earworm antibiosis: QTL and genetic mechanisms. **Crop Science**, v. 38, p. 461-471, 1998.
- CACH, N. T.; PEREZ, J. C.; LENIS, J. I.; MORANTE, N.; CEBALLOS, H. Epistasis in the expression of relevant traits in Cassava (*Manihot esculenta* Crantz) for subhumid tropics. **Journal of Heredity**, v. 96, n. 5, p. 586-592, 2005.
- CARVALHO, F. I. F.; SILVA, S. A.; KUREK, A. J. **Estimativas e implicações da herdabilidade como estratégia de seleção**. Pelotas: Ed. Universitária da UFPel, 2001. 99 p.
- CEBALLOS, H.; IGLESIAS, C. A.; PÉREZ, J. C.; DIXON, A. G. O. Cassava breeding: opportunities and challenges. **Plant Molecular Biology**, v.56, p.503-516, 2004.
- CEBALLOS, H.; OKOGBENIN, E.; PÉREZ, J. C.; BECERRA, L. L.; DEBOUCK, D. Cassava. Cap. 2, p. 53–96. In: BRADSHAW, J. E. (ed.). **Root and tuber crops**, vol. 7. New York: Springer; 2010.
- CEBALLOS, H.; SÁNCHEZ, T.; MORANTE, N.; FREGENE, M.; DUFUOR, D.; SMITH, A. M.; DENYER, K.; PEREZ, J. C.; CALLE, F.; MESTRES, C. Discovery of an amylase-free starch mutant in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v. 55, p. 7469-7476, 2007.
- CEREDA, M. P.; VILPOUX, O. F.; TAKAHASHI, M. Balança hidrostática como forma de avaliação do teor de massa seca e amido, p. 30-46. In: CEREDA, M. P.; VILPOUX, O. F. **Tecnologias, usos e potencialidades de tuberosas amiláceas latino americanas**. v. 3. São Paulo: Fundação Cargill, 2003.
- CHACÓN, J.; MADRIÑÁN, S.; DEBOUCK, D.; RODRIGUEZ, F.; TOHME, J. Phylogenetic patterns in the genus *Manihot* (Euphorbiaceae) inferred from analyses of nuclear and chloroplast DNA regions. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 49, p.260-267, 2008.
- CHEN, X.; XIA, Z.; FU, Y.; LU, C.; WANG, W. Constructing a Genetic Linkage Map Using an F₁ Population of Non-inbred Parents in Cassava (*Manihot esculenta* Crantz). **Plant Molecular Biology Reporter**, v. 28, p. 676-683, 2010.
- CHEN, X.; FU, Y.; XIA, Z.; JIE, L.; WANG, H.; LU, C.; WANG, W. Analysis of QTL for yield-related traits in cassava using an F₁ population from non-inbred parents.

Euphytica, v. 187, p. 227-234, 2012.

CHIELLE, Z. G.; MORALES, C. F. G.; DORNELLES, C. D. T.; TEIXEIRA, C. D.; BECKER, L. Desempenho agrônômico de cultivares e seleções de mandioca em Rio Pardo, Rio Grande do Sul, Brasil. **Pesquisa Agropecuária Gaúcha**, v. 15, n. 1, p. 53-56, 2009.

CIAT, **Annual Report, 1995**. International Center of Tropical Agriculture, Cali, Colombia, 1995.

CONAB – Companhia Nacional de Abastecimento. **Conjuntura mensal: Mandioca**, 2016. Acesso em: 18 jul. 2016. Disponível em: http://www.conab.gov.br/OlalaCMS/uploads/arquivos/16_04_01_09_37_05_mandiocamarco2016.pdf

CORDEIRO, I.; SECCO, R.; SILVA, M. J. DA; SODRÉ, R. C.; MARTINS, M. L. L. **Manihot in Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 2015. Acesso em: 20 jul. 2016. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB17600>.

CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. v.1, 3. ed. Viçosa: UFV, 2004. 480p.

CRUZ, C.D.; REGAZI, A. J.; CARNEIRO, P.C.S. **Modelos biométricos Aplicados ao Melhoramento Genético**. v. 1, 4. ed. Viçosa: UFV, 2012. 514p.

DEMPSTER, A. P.; LAIRD, N. M.; RUBIN, D. B. Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm. **Journal of the Royal Statistical Society: Series B**, v. 39, p. 1-38, 1977.

DOERGE, R. W. Constructing genetic maps by rapid chain delineation. **Journal of Agricultural Genomics**, v. 2, p. 6, 1996.

EKANAYAKE, I. J.; OSIRU, D. S. O.; PORTO, M. C. M. **Physiology of cassava**. IITA Research Guide 55. Training Program, IITA, Ibadan, Nigeria, 1998. 22 p.

EMMANUEL, O. A.; CLEMENT, A.; AGNES, S. B.; CHIWONA-KARLTUN, L. Chemical composition and cyanogenic potential of traditional and high yielding CMD resistant cassava (*Manihot esculenta* Crantz) varieties. **International Food Research Journal**, v. 19, p. 175-181, 2012.

FAO - FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATION. **Save and grow: Cassava**. A guide to sustainable production intensification. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nation, 2013.

FAOSTAT - FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS STATISTICS DIVISION. **Production quantities by country: Average 1993 – 2013**. Disponível em: <http://faostat3.fao.org/browse/Q/QC/S>. Acesso em: 12 jul 2016.

FARIAS, A. R. N.; SOUZA, L. S.; MATTOS, P. L. P.; FUKUDA, W. M. G. **Aspectos socioeconômicos e agrônômicos da mandioca**. 1ª ed. Cruz das Almas: Embrapa Mandioca e Fruticultura Tropical, p.112, 2006.

FERGUSON, M. E.; HEARNE, S. J.; CLOSE, T. J.; WANAMAKER, S.; MOSKAL, W. A.; TOWN, C. D.; YOUNG, J.; MARRI, P. R.; RABBI, I. Y.; VILLIERS, E. P. Identification, validation and high-throughput genotyping of transcribed gene SNPs in cassava. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 124, p. 685–695, 2012.

FERREIRA, M.; GRATTAPAGLIA, D. **Introducción al uso de marcadores moleculares en el análisis genético**. Brasilia: EMBRAPA-CENARGEN, 1998. 221p. (EMBRAPA-CENARGEN – Documento 20).

FOLONI, J. S. S.; TIRITAN, C. S.; SANTOS, D. H. Avaliação de Cultivares de Mandioca na Região Oeste do Estado de São Paulo. **Revista Agrarian**, v. 3, n. 7, p. 44-50, 2010.

FREGENE, M.; OKOGBENIN, E.; MBA, C.; ANGEL, F.; SUARE, M. C.; GUTIERREZ, J.; CHAVARRIAGA, P.; ROCA, W.; BONIERBALE, M.; TOHME, J. Genome mapping in cassava improvement: Challenges, achievements and opportunities. **Euphytica**, v. 120, p. 159-165, 2001.

FREITAS, J. P. X.; SANTOS, V. S.; OLIVEIRA, E. J. Inbreeding depression in cassava for productive traits. **Euphytica**, v. 209, n. 1, p. 137-145, 2016.

FUKUDA, W. M. G.; FIALHO, J. F.; FUKUDA, C.; VASCONCELOS, O.; FOGAÇA, J. L.; NEVES, H. P.; CARNEIRO, G. T. **Formosa: novo híbrido de mandioca resistente à bacteriose, recomendado para o Sudoeste do Estado da Bahia**. Cruz das Almas: Embrapa Mandioca e Fruticultura, 2003. (Folder).

GARCIA, A. A. F.; KIDO, E. A.; MEZA, A. N.; SOUZA, H. M. B.; PINTO, L. R.; PASTINA, M. M.; LEITE, C. S.; DA-SILVA, J. A. G.; ULIAN, E. C.; FIGUEIRA, A.; SOUZA, A. P. Development of an integrated genetic map of a sugarcane (*Saccharum* spp.) commercial cross based on a maximum likelihood approach for estimation of linkage and linkage phases. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 112, p. 298-314, 2006.

GAZAFFI, R.; MATTA, F. P.; GARCIA, A. A. F. Métodos genético-estatísticos para mapeamento de QTL. In: FERREIRA, A.; LIMA, A. B. P.; MATTA, F. P.; AMARAL, J. A. T.; LOPES, J. C.; PEZZOPANE, J. E. M.; FERREIRA, M. F. S.; POLANCZYK, R. A.; SOARES, T. C. B. (Eds.). **Tópicos especiais em produção vegetal I** -1. ed. - Alegre, ES: UFES, Centro de Ciências Agrárias, cap. 4, p. 57-74, 2009.

GERSCHENSON, L. N.; FLORES, S. K. Use of cassava starch for edible films and coatings formulation, cap. 5, p. 99-120. PACE, C. M. (ed.). In: **Cassava: farming, uses, and economic impact**. New York: Nova Science Publishers, 2012.

GOMES, C. N.; CARVALHO, S. P.; JESUS, A. M. S.; CUSTÓDIO, T. N. Caracterização morfoagronômica e coeficientes de trilha de caracteres componentes da produção em mandioca. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 42, p. 1121-

1130, 2007.

GRESSEL, J. Transgenics are imperative for biofuel crops. **Plant Science**, v. 174, p. 246-263, 2008.

GROSSMANN, J.; FREITAS, A. C. Determinação do teor de matéria seca pelo peso específico em raízes de mandioca. **Revista Agrônômica**, v. 160-162, n. 4, p. 75-80, 1950.

HAYDAR, A.; AHMED, M. B.; HANNAN, M. M.; RAZVY, M. A.; MANDAL, M. A.; SALAHIN, M.; KARIM, R.; HOSSAIN, M. Analysis of Genetic Diversity in Some Potato Varieties Grown in Bangladesh. **Middle-East Journal of Scientific Research**, v. 2, p. 143–145, 2007.

HISANO, H.; PIETRO, P. S.; BARROS, M. M.; PEZZATO, L. E. Composição bromatológica e digestibilidade aparente da parte aérea seca da mandioca na alimentação de tilápias-do-nilo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 48, n. 8, p. 1119-1123, 2013.

HUE, K. T.; THANH VAN, D. T.; LEDIN, I.; WREDLE, E.; SPÖRNDLY, E. Effect of Harvesting Frequency, Variety and Leaf Maturity on Nutrient Composition, Hydrogen Cyanide Content and Cassava Foliage Yield. **Asian-Australian Journal Animal Science**, v. 25, n. 12. p. 1691-170. 2012.

HUE, K. T.; VAN, D. T.T.; LEDIN, I.; SPORNDLY, E.; WREDLE, E. Effect of feeding fresh, wilted and sun-dried foliage from cassava (*Manihot esculenta*, Crantz) on the performance of lambs and their intake of hydrogen cyanide. **Livestock science**, v. 131, n. 2, p. 155-161, 2010.

IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Levantamento Sistemático da Produção Agrícola (LSPA)**, 2016. Acesso em: 10 jun. 2016. Disponível em: <http://www.sidra.ibge.gov.br/bda/prevsaf/default.asp?t=2&z>

ICGMC - International Cassava Genetic Map Consortium. High-resolution linkage map and chromosome-scale genome assembly for cassava (*Manihot esculenta* Crantz) from 10 populations. **G3** (Bethesda) v. 5, p. 133-144, 2015.

JARVIS, A; RAMIREZ-VILLEGAS, J; CAMPO, B. V. H; NAVARRO-RACINES, C. Is cassava the answer to African climate change adaptation? **Tropical Plant Biology**, v. 5, n. 1, p. 9-29, 2012.

KAO, C. H.; ZENG, Z. B. Modeling epistasis of quantitative trait loci using Cockerham's model. **Genetics**, v. 160, n. 3, p. 1243-1261, 2002.

KAWANO, K.; AMAYA, A.; DAZA, P.; RIOS, M. Factors affecting efficiency of hybridization and selection in cassava. **Crop Science**, v. 18, n. 3, p. 373-376, 1978.

KIZITO, E. B; RÖNNBERG-WÄSTLJUNG, A. C; EGWANG, T; GULLBERG, U. FREGENE, M.; WESTERBERGH, A. Quantitative trait loci controlling cyanogenic glucoside and dry matter content in cassava (*Manihot esculenta* Crantz) roots.

Hereditas, n. 144, p. 129-136, 2007.

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

LANDER, E. S.; BOTSTEIN, D. Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. **Genetics**, v. 126, p. 735-742, 1989.

LEBOT, V. **Tropical Root and Tuber Crops, Cassava, Sweet Potato, Yams and Aroids**. Crop Production Science in Horticulture 17. CABI, Wallingford, 2009.

LENIS, J. I.; CALLE, F.; JARAMILLO, G.; PEREZ, J. C.; CEBALLOS, H.; COCK, J. H. Leaf retention and cassava productivity. **Field Crops Research**, v. 95, n. 2-3, p. 126-134, 2006.

LUCENA, C. C.; ALMEIDA, C. O. **Pesquisa Participativa**: estudo de caso da adoção da variedade de mandioca BRS Formosa na microrregião de Guanambi, BA. Cruz das Almas, Ba: Embrapa Mandioca e Fruticultura, 2016. 23 p. (Embrapa Mandioca e Fruticultura. Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento 75).

MAITY, S., CHATTERJEE, B. N. Growth attributes of potato and their interrelationship with yield. **Potato Research**, v. 20, p. 337–341, 1977.

MALIEPAARD, C.; JANSEN, J.; VAN OOIJEN, J. W. Linkage analysis in a full-sib family of an outbreeding plant species: Overview and consequences for applications. **Genetics Research**, v. 70, p. 237-250, 1997.

MARGARIDO, G. R. A.; SOUZA, A. P.; GARCIA, A. A. F. OneMap: software for genetic mapping in outcrossing species. **Hereditas**, v. 144, p. 78-79, 2007.

MERCANTE, F. M.; SILVA, R. F. da; FRANCELINO, C. S. F.; CAVALHEIRO, J. C. T.; OTSUBO, A. A. Biomassa microbiana, em um Argissolo Vermelho, em diferentes coberturas vegetais, em área cultivada com mandioca. **Acta Scientiarum Agronomy**, Maringá, v. 30, n. 4, p. 479-485, 2008.

MEZETTE, T. F.; CARVALHO, C. R. L.; MORGANO, M. A.; SILVA, M. G.; PARRA, E. S. B.; GALERA, J. M. S. V.; VALLE, T. L. Seleção de clones-elite de mandioca de mesa visando a características agronômicas, tecnológicas e químicas. **Bragantia**, v. 68, n. 3, p. 601-609, 2009.

MORA MORENO, R. E.; SOTO, J. C.; LÓPEZ, C. Identificación de QTL asociados a caracteres de arquitectura vegetal en yuca (*Manihot esculenta*). **Acta Biológica Colombiana**, v. 21, n. 1, p. 99-109, 2016.

MOREIRA, G. L. P.; VIANA, A. R. S.; CARDOSO, A. D.; SANTOS, V. S.; SYLVANA NAOMI MATSUMOTO, S. N.; ANDRADE, A. C. B. INTERVALOS ENTRE PODAS DE DUAS VARIEDADES DE MANDIOCA. **Bioscience Journal**, v. 30, n. 6, p. 1757-1767, 2014.

NARINA, S. S. E.; ODENY, D. Cassava. Cap. 13. In: KOLE, C.; JOSHI, C. P.; SHONNARD, D. R. **Handbook of bioenergy crop plants**. New York: CRC Press, p. 303-313, 2012.

NICK, C.; DE CARVALHO, S. P.; JESUS, A. M. S.; CUSTÓDIO, T. N.; MARIM, B. G.; DE ASSIS, L. H. B. Divergência genética entre subamostras de mandioca. **Bragantia**, v. 69, n. 2, p. 289-298, 2010.

NUWAMANYA, E.; BAGUMA, Y.; EMMAMBUX, N.; RUBAIHAYO, P. Crystalline and pasting properties of cassava starch are influenced by its molecular properties. **African Journal of Food Science**, v. 4, p. 8-15, 2010.

NWEKE, F. I.; SPENCER, D. S. C.; LYNAM, J. K. **The Cassava Transformation: Africa's Best-Kept Secret**. Michigan State University Press, East Lansing, MI, 2002.

OKOGBENIN, E.; FREGENE, M. Genetic mapping of QTL affecting productivity and plant architecture in a full-sib cross from non-inbred parents in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). **Theoretical and Applied Genetics**, v. 107, p. 1452-1462, 2003.

OKOGBENIN, E.; MARIN, J.; FREGENE, M. An SSR-based molecular genetic map of cassava. **Euphytica**, v. 147, p. 433-440, 2006.

OKOGBENIN, E.; MARIN, J.; FREGENE, M. QTL analysis for early yield in a pseudo F₂ population of cassava. **African Journal of Biotechnology**, v. 7, p. 131-138, 2008.

OLIVEIRA, E. J.; CARMO, C. D. Análise in silico para identificação de minissatélites para a cultura da mandioca (*Manihot esculenta* Crantz). Resumo apresentado no Congresso Brasileiro de Mandioca, Bahia, 2013.

OLIVEIRA, E. J.; OLIVEIRA FILHO, O. S.; SANTOS, V. S. Classification of cassava genotypes based on qualitative and quantitative data. **Genetics and Molecular Research**, v. 14, n. 1, p. 906-924, 2015.

OLIVEIRA, E. J.; SANTANA, F. A.; OLIVEIRA, L. A.; SANTOS, V. S. Genotypic variation of traits related to quality of cassava roots using affinity propagation algorithm. **Scientia Agricola**, v. 72, n. 1, p. 53-61, 2015.

OLIVEIRA, E. J.; SANTANA, F. A.; OLIVEIRA, L. A.; SANTOS, V.S. Genetic parameters and prediction of genotypic values for root quality traits in cassava using REML/BLUP. **Genetics and Molecular Research**, v. 13, n. 3, p. 6683-6700, 2014.

OLIVEIRA, E. J.; SANTOS, P. E. F.; PIRES, A. J. V.; TOLENTINO, D. C.; SANTOS, V. S. SELECTION OF CASSAVA VARIETIES FOR BIOMASS AND PROTEIN PRODUCTION IN SEMIARID AREAS FROM BAHIA. **Bioscience Journal**, v. 32, n. 3, p. 661-669, 2016.

OLSEN, K. M.; SCHAAL, B. A. Evidence on the origin of cassava: phylogeography of *Manihot esculenta*. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 96, n. 10, p. 5586-91, 1999.

ORLANDIN, P.; LIMA, L. R. Sinopse do gênero *Manihot* Mill. (Euphorbiaceae) no Estado de São Paulo, Brasil. **Hoehnea**, v. 41, p. 51-60, 2014.

OSPINA, B.; CEBALLOS, H. Cassava in the third millennium: Modern production, processing, use, and marketing systems. In: Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). **Latin American and Caribbean Consortium to support Cassava Research and Development** (CLAYUCA). Cali, Colombia: Technical Centre for Agricultural and Rural Cooperation (CTA); 2012. 574p.

PASSOS, A. M. A.; FERRO, G. O.; PAULA, N. M. G.; SILVA JÚNIOR, J. S. DESEMPENHO DE GENÓTIPOS DE MANDIOCA EM UM ARGISSOLO EUTRÓFICO NA REGIÃO SUDOESTE DA AMAZÔNIA. **Enciclopédia Biosfera**, Centro Científico Conhecer, Goiânia, v. 10, n. 19; p. 721-731, 2014.

PATERSON, A. H.; DAMON, S.; HEWITT, J. D.; ZAMIR, D.; RABINOWITCH, H. D.; PATERSON, A. H.; DEVERNA, J. W.; LANINI, B.; TANKSLEY, S. D. Fine mapping of quantitative trait loci using selected overlapping recombinant chromosomes, in an interspecies cross of tomato. **Genetics**, v. 124, p. 735-742, 1990.

PEREZ, J. C.; MORANTE, N.; LOPEZ, J.; LENIS, J. I.; JARAMILLO, G.; CEBALLOS, H.; CALLE, F. Advantages of the new cassava breeding scheme at CIAT. In: TAYLOR, N. J.; OGLE, F.; FAUQUET, C. M. DONALD DANFORTH PLANT SCIENCE CENTER (Ed.) **Fifth International Scientific Meeting of the Cassava Biotechnology Network**, St Louis, Missouri, 2001.

RABBI, I. Y.; KULEMBEKA, H. P.; ESTHER MASUMBA, E.; MARRI, P. R.; FERGUSON, M. An EST-derived SNP and SSR genetic linkage map of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). **Theoretical and Applied Genetics**, v. 125: p. 329-342, 2012.

RAMI, J. F.; DUFOUR, P.; TROUCHE, G.; FLIEDEL, G.; MESTRES, C.; DAVRIEUX, F.; BLANCHARD, P.; HAMON, P. Quantitative trait loci for grain quality, productivity, morphological and agronomical traits in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench). **Theoretical and Applied Genetics**, v. 97, p. 605-616, 1998.

RAY, R. C.; SWAIN, M. R. Bio-Ethanol, Bio-Plastics and Other Fermented Industrial Products from Cassava Starch and Flour, cap. 1, p. 1-33. PACE, C. M. (ed.). In: **Cassava: farming, uses, and economic impact**. New York: Nova Science Publishers, 2012.

RESENDE, M. D. V.; DUARTE, J. B. Precisão e controle da qualidade de experimentos para avaliação de cultivares. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 37, p. 182-194, 2007.

RESENDE, M. D. V.; SILVA, F. F. E.; AZEVEDO, C. F. **ESTATÍSTICA MATEMÁTICA, BIOMÉTRICA E COMPUTACIONAL: Modelos Mistos, Multivariados, Categóricos e Generalizados (REML/BLUP), Inferência Bayesiana, Regressão Aleatória, Seleção Genômica, QTL-GWAS, Estatística Espacial e Temporal, Competição, Sobrevivência**. 1. ed. Visconde do Rio Branco: Suprema, v.

1, p. 448-502, 2014.

RICE, W. R. Analyzing tables of statistical tests. **Evolution**, v. 43, p. 223-225, 1989.

RIMOLDI, F.; VIDIGAL FILHO, P. S.; SCAPIM, C. A.; VIDIGAL, M. C. G. Avaliação de cultivares de mandioca nos municípios de Maringá e Rolândia no Estado do Paraná. **Acta Scientiarum**, v. 25, p. 459-465, 2003.

RITTER, E.; GEBHARDT, C.; SALAMINI, F. Estimation of recombination frequencies and construction of RFLP linkage maps in plants from crosses between heterozygous parents. **Genetics**, v. 125, p. 645-654, 1990.

RITTER, E.; SALAMINI, F. The calculation of recombination frequencies in crosses of allogamous plant species with applications to linkage mapping. **Genetics Research**, v. 67, p. 55-65, 1996.

ROGERS, D. J.; APPAN, S. J. *Manihot, Manihotoides* (Euphorbiaceae). **Flora Neotropica**, monograph 13. New York: Hafner Press., 1973. 271p.

SAIKUMAR, S.; KALMESHWER, P.; SAIHARINI, A.; MOOHAN, C.; VINEESHA, O.; PADMAVATHI, G.; SHENOY, V. V. Major QTL for enhancing rice grain yield under lowland reproductive drought stress identified using an *O. sativa/O glaberrima* introgression line. **Field Crops Research**, v. 163, p. 119-131, 2014.

SAKURAI, T.; PLATA, G.; RODRIGUEZ-ZAPATA, F.; SEKI, M.; SALCEDO, A.; TOYODA, A.; ISHIWATA, A.; TOHME, J.; SAKAKI, Y.; SHINOZAKI, K.; ISHITANI, M. Sequencing analysis of 20,000 full-length cDNA clones from cassava reveals lineage specific expansions in gene families related to stress response. **BMC Plant Biol** v.7, n. 66, 2007.

SARMENTO, S. B. S.; REIS, M. M.; FERREIRA, M. M. C.; CEREDA, M. P.; PENTEADO, M. V. C.; ANJOS, C. B. P. Análise quimiométrica de propriedades físico-químicas e funcionais de féculas de mandioca. **Brazilian Journal of Food Technology**, v. 2, n.1/2, p. 131-137, 1999

SCHUSTER, I.; CRUZ, C. D. **Estatística genômica aplicada a populações derivadas de cruzamentos controlados**. Editora UFV, Viçosa, 2004. 568 p.

SHAPIRO, S. S.; WILK, M. B. An Analysis of Variance Test for Normality (Complete Samples). **Biometrika**, v. 52, n. 3/4, p. 591-611, 1965.

SHRIMPSON, A. E.; ROBERTSON, A. The isolation of polygenic factors controlling bristle score in *Drosophila melanogaster*. II. Distribution of third chromosome bristle effects within chromosome sections. **Genetics**, v. 118, p. 445-459, 1988.

SILVA, J. G. I.; SANTOS, M. R.; SOUSA, R. M.; PEREIRA, N. B. 11089 - Protocolo para propagação rápida de mandioca nas condições de Uruçuí-PI. **Cadernos de Agroecologia**, v. 6, n. 2, 2012.

SOTO, J. C.; ORTIZ, J. F.; JIMÉNEZ, L. P.; VÁSQUEZ, A. X.; BECERRA, L. A. L. L.;

MATHEW, B.; LÉON, J.; BERNAL, A. J.; BALLVORA, A.; LÓPEZ, C. E. A genetic map of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) with integrated physical mapping of immunity-related genes. *BMC Genomics*, v. 16, p. 190, 2015.

SRIROTH, K.; PIYACHOMKWANA, K.; WANLAPATITA, S.; NIVITCHANYONGC, S. The promise of a technology revolution in cassava bioethanol: From Thai practice to the world practice. *Fuel*, v. 89, p. 1333-1338, 2010.

SUAREZ, L.; MEDEROS, V. Apuntes sobre el cultivo de yuca (*Manihot esculenta* Crantz) tendencias actuales. *Cultivos Tropicales*, v. 32,n. 3, p. 27-35, 2011.

SUN, W.; ZHANG, Y.; LE, W.; ZHANG, H. Construction of a genetic linkage map and QTL analysis for some leaf traits in pear (*Pyrus* L.). *Frontiers of Agriculture in China*, v. 3, p. 67-74, 2009.

SUN, Z.; LIU, P.; LI, J.; MENG, X.; ZHANG, X. Construction of a genetic linkagemap in *Fenneropenaeus chinensis* (Osbeck) using RAPD and SSR markers. *Hydrobiologia*, v. 596, p. 133-141, 2008.

TAKAHASHI, M.; FONSECA, J. R. N. S.; TORRECILLAS, S. M. **Mandioca no Paraná: antes agora e sempre**. Curitiba: IAPAR, 2002. 209p. (Circular Técnica, 123).

TALMA, S. V. **AVALIAÇÃO DA QUALIDADE DE RAÍZES DE MANDIOCA (*Manihot esculenta* Crantz) DE DIFERENTES VARIEDADES DE INTERESSE PARA AS REGIÕES NORTE E NOROESTE FLUMINENSES**. 90 f. 2012. Dissertação (Mestrado em Produção Vegetal), Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes – RJ, 2012.

THANYASIRIWAT, T.; SRAPHET, S.; WHANKAEW, S.; BOONSENG, O.; BAO, J.; LIGHTFOOT, D. A.; TANGPHATSORNRUANG, S.; TRIWITAYAKORN K. Quantitative trait loci and candidate genes associated with starch pasting viscosity characteristics in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *Plant Biology*, v. 16, p. 197-207, 2014.

TONG, C.; ZHANG, B.; LI, H.; SHI, J. Model selection for quantitative trait loci mapping in a full-sib Family. *Genetics and Molecular Biology*, v. 35, n° 3, p. 622-631, 2012. Disponível em: <<http://fgbio.njfu.edu.cn/tong/FsQtlMap/FsQtlMap.htm>> Acesso em: agosto de 2016.

VAN-OIJEN, J. W.; VOORRIPS, D R.E. JoinMap, version 3.0, software for the calculation of genetics linkage maps. *Plant Research International*, Wageningen, The Netherlands, 2001.

VENCOVSKY, R. BARRIGA, P. **Genética biométrica no fitomelhoramento**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1992. 466p.

VIDIGAL FILHO, P. S.; PEQUENO, M. G.; SCAPIM, C. A; VIDIGAL, M. C. G.; MAIA, R. R; SGRILLO, E.; SIMON, G. A.; LIMA, R. S. Avaliação de Cultivares de Mandioca na Região Noroestes do Paraná. *Bragantia*, v.59, n.1, p. 69-75, 2000.

WHANKAEW, S.; POOPEAR, S.; KANJANAWATTANAWONG, S.; TANGPHATSORNRUANG, S.; BOONSENG, O.; LIGHTFOOT, D. A.; TRIWITAYAKORN, K. A genome scan for quantitative trait loci affecting cyanogenic potential of cassava root in an outbred population. **BMC Genomics**, v. 12, p.266, 2011.

WILLIAM, C. G. QTL mapping in outbred pedigrees. In: PATTERSON, A. H. (Ed.) **Molecular dissection of complex traits**. CRC Press: Florida, p. 81-94, 1998.

WU, R.; MA, C. X.; PAINTER, I.; ZENG, Z.-B. Simultaneous maximum likelihood estimation of linkage and linkage phases in outcrossing species. **Theoretical Population Biology**, v. 61, p. 349-363, 2002.

XU, Z.; ZOU, F.; VISION, T. J. Improving quantitative trait loci mapping resolution in experimental crosses by the use of genotypically selected samples. **Genetics**, v. 170, p. 401-408, 2005.

YAN, Q. X.; LI, K. M.; LI, Q. X.; HUANG, D. Y.; ZHANG, X. Q.; YE, J. Q.; CHEN, S. B. Quantitative Trait Locus Analysis for Yield Traits of Cassava (*Manihot esculenta* Crantz). **Applied Mechanics and Materials. Trans Tech Publications**, v. 651-653 p. 277-288, 2014.

YOUNG, S. D. A cautiously optimistic vision for markerassisted breeding. **Molecular Breeding**, v. 5, p. 283-299, 1999.

ZISKA, L. H.; RUNION, G. B.; TOMECEK, M.; PRIOR, S. A.; TORBET, H. A.; SICHER, R. C. An evaluation of cassava, sweet potato and field corn as potential carbohydrate sources for bioethanol production in Alabama and Maryland. **Biomass Bioenergy**, v. 33, p. 1503-1508, 2009.

ANEXOS

ANEXO A: MARCADORES MICROSSATÉLITES.

Primer	Forward	Reverse	Alelo (pb)	TM
EME118	GCAGCATGGACATGGACC	GCCAAGTTAAGACCAGCAAAGC	250	58
EME170	GTAGAGGTTGTGCAAGGTGA	TCCTTCTATGATTTCTGTTTCC	1000	58
EME177	ATACAGAGGCATCCTTCCC	GCAGTCGTCATTGTTGTGTC	180	58
EME189	CAGAGCACATCCAGAAATTGTT	GAAATAGATCAAGTGCCCCATC	170-200	58
EME205	CCAGAGCGTATAACTGGAAC	TGCAGGAGTGTGGATATGGTT	250	58
EME254	CAGACAGGGAGATGCTGCT	GCGATAGAACTTGAGGAGC	250	58
EME260	GTTGGAGTTGTAGTTGCTGC	CATGGGCTGTGAAAATGAACT	160	58
EME280	AGGGGCTTTTGTCTACTGAGG	CTTAGTTCTCACTGTCCCTTCG	200	58
EME303	ATTGGGAAGCATTGGTGTAGAA	CACAAACAAAACCCTGTGACCT	180	58
EME309	GTAGTGATATTGGTGATCCCG	AACTGCACATCCGTTGACAC	120-180	58
EME313	AGCAGGGATCTTCTGGTCAG	CGCATCATTCACTCTTCATTC	180	58
EME319	CGGGTCGCAGCTTCAATAAG	TCTGGGTTGCTCTCATCTTG	370	58
EME331	GAAGAGCATCAGGGCAAATC	GATTGTAGGGATTGACGGCT	160	58
EME345	CTGTGGCTACTCCGTTCAAGTAA	AGTCACCCCATTTCTTTTAC	190	58
EME395	TCAAAGGTATCGGGGAGGTAG	AGGCACAAACATTGAAGCAG	200	58
EME425	AAATTGGACAGGAGAGGTTGG	ACGGAGGAGAGTTGGATTTACA	110-150	58
EME445	CCTCCACAACCTTATCAATCA	CGGTAGCCATAGCCATAACA	300	58
EME512	CTCCCAATATCCACTCATCCAT	AATAGCTTGTGCCATCTGTGAA	100-150	58
EME54	GTCGATGGCAAGGACCCTAA	GAAACATCCTTAAATATCCAAAAACC	190	58
EME59	GGAGTGAGTGAGTGAGAGA	CACTGCTCCCAATCCCATTCC	300	58
EME637	ATCTATCGCCTCCTGAAACCTT	CAAACCAAATCTCATATCGCC	200	58
EME710	TGTGGAACGGGTCTGTGG	AGGCACAAACATTGAAGCAG	300	58
EME713	TTTTTGTGAAGACCTTGACTG	GGTGAAGGGTTGATTCCCTTC	200	58
EME87	GCTAGGGTGTGATTGG	CAGAGAGCAATTGTGACACTC	180	58
NS158	GTGCGAAATGGAAATCAATG	TGAAATAGTGATACATGCAAAAGGA	166	56
SSRY040	TATCACAAATCGAAACCGACG	TTTTCCAACAATCTGATACTCGT	231	56
SSRY101	GGAGAATACCACCGACAGGA	ACAGCAGCAATCACCATTTC	213	58
SSRY103	TGAGAAGGAAACTGCTTGCAC	CAGCAAGACCATCACCAGTTT	272	55
SSRY105	CAAACATCTGCACTTTTGGC	TCGAGTGGCTTCTGGTCTTC	225	58
SSRY106	GGAAACTGCTTGCACAAAGA	CAGCAAGACCATCACCAGTTT	270	55
SSRY12	AACTGTCAAACCATTCTACTTGC	GCCAGCAAGGTTTGTACAT	266	55
SSRY13	GCAAGAATCCACCAGGAAG	CAATGATGGTAAGATGGTGCAG	234	58
SSRY143	GCTCATGAAGTGAAGCCTTCA	AGCAGATCCAAATCACTGAAA	153	58
SSRY165	AAATGAGTTGCAAAGGCCAA	GGTAAACAAATGATGTGGTGTTT	243	58
SSRY168	ACAGCCACACTTGTCTCCA	CTGCAATCTCCAACAGCAAC	277	60
SSRY170	TCTCGATTTGGTTTGGTTCA	TCATCCTTGTGACGCGTTA	299	50
SSRY175	TGACTAGCAGACACGGTTTCA	GCTAACAGTCCAATAACGATAAGG	136	55
SSRY179	CAGGCTCAGGTGAAGTAAAGG	GCGAAAGTAAGTCTACAACTTTTCTAA	226	55
SSRY180	CCTTGGCAGAGATGAATTAGAG	GGGGCATTCTACATGATCAATAA	163	55
SSRY182	GGAATTCCTTGTGTTATGATGCC	TTCTTTACAATTCTGGACGC	253	55
SSRY27	CCATGATTGTTAAGTGCGG	CCATTGGAGAAGTTGGCAAC	277	55
SSRY28	TTGACATGAGTGATATTTTCTTGAG	GCTGCGTGCAAAACTAAAAT	180	55
SSRY30	CCATCCACTAGAACTTTAAAAGCA	CAACTCAGCGGAGCTTTTTTC	220	58
SSRY31	CTTCATCACGTGTTAATACCAATC	ATTGTTGTGGTTGCAGGACA	188	58
SSRY49	TGAAAATCTCACTGGCATTATTT	TGCAACCATAGTGCCAAGC	300	58
SSRY68	GCTGCAGAATTTGAAAGATGG	CAGCTGGAGGACCAAAAATG	287	60
SSRY72	AAGCATCAGTGGCTATCAACA	TTTTGCTGTGCTATTTCTGAGC	141	55
SSRY75	TCTGGTAAACCTACTAGTGCTCCA	TTCATGCACGTCCTGATACA	284	55
SSRY77	CAGGAGGTGGCAGATTTTGT	GCATGTTCCACCTGCATAAG	275	58
SSRY8	AGTGGTTTGAGAAGACTGGTGA	TTTCCAAAATGGAACCTCAA	250-189	56
SSRY80	TTCCTGAAATGTCCTTAGATG	TGGCACATGCAACAATTAGC	299	58
SSRY81	GGCGATTTTCATGTCATGCTT	TGATTTTCTGCGTGATGAGC	204	55
SSRY82	TGTGACAATTTTTCAGATAGCTTCA	CACCATCGGCATTAACCTTTG	211	55
SSRY83	TGGCTAGATGGTGATTATTGCTT	TGCTTACTCTTTGATTCCACG	239	58
SSRY93	TTTGTGCTCACATGAAAACG	CAGATTTCTTGTGGTGCGTG	289	55
SSRY94	AGGATGGACTTGGAGATGGA	GGTGGAAAGTAAGGCTGTTAGTG	268	58
RME 1	ATGTTAATGTAATGAAAGAGC	AGAAGAGGGTAGGAGTTATGT	700	58
NS169	GTGCGAAATGGAAATCAATG	GCCTTCTCAGCATATGGAGC	319	58
NS198	TGCAGCATATCAGGCATTTT	GGAAGCATGCATCAAATGT	196	55

ANEXO B: MARCADORES MINISSATÉLITES.

Primer	Forward	Reverse	Alelo (pb)	TM
MEMini01	GCGATTATGGGATGTGTGG	TCGGAGGAAATGGAAATCG	249	60
MEMini02	CAAGGCTTAACCTGTGCAT	AACCCATCTAAAGCAAGCTC	182	56
MEMini03	GCTATGGCCTCGGGTGTTA	TGGACCAGAGCTCAAACCA	247	61
MEMini04	AATCATATCAGGGGCTGGTG	CGAGGGAAATGCTGACCTT	220	51
MEMini05	TTGCTTCCAATCTTCTCACA	GATCAAAACGGGCTTCAAAT	233	58
MEMini06	GAGAGGATCACCACCACCA	GTGGTCCGGCTGGTTATTG	257	60
MEMini07	CAATTCGTAGAAGGGTATTT	TGCATTACCACCAGGCTA	597	56
MEMini08	TGAAGATGATAGGGGATAGAA	TTTGCTCCTAAGGGAAGGT	232	55
MEMini09	TCAAATTGATTAAATGGAGAA	CTTCGTCAACGAAATAGTCA	845	53
MEMini10	TTGCATTCTCCTCTTATCTGA	AAAAGGGAAGGTACACAGCA	289	56
MEMini11	GCTAAGCGCCTGTAACGAC	TCGCCTCTGGAGAGAACCT	685	59
MEMini12	CAGAGGGGAGAGGCCGAAC	CCGATCAAACCGAAAATAACC	284	60
MEMini13	TGCTGTCAACTTAACAAAAA	AATTCTTCTCCTTCGTCTTT	241	52
MEMini14	TCAACTCGGATGAAATCAGTT	TGAAATCAAACCCATACATT	943	56
MEMini15	CAGAGAATGGGAGTGAACGT	TTACATAGGGTTAAGGATT	385	54
MEMini16	CAGCAGCAACCCAACAAAT	TCTTCCCTCTCCTTCTACTGC	396	59
MEMini17	TGACGTCGTTTTGACAATTT	CGGAGAGAGGGAAGTGTGA	366	58
MEMini18	AAAAATCCAAACCGTATACAT	CCAAACTGAAGTTTTCGTCA	225	54
MEMini19	CGACGGAGAGAGGGAAGTG	CGACGTCGTTTTGACAATTT	385	60
MEMini20	TTTTCTCTGTACCAAGGCTTA	GAAAACCAGGCTTAACAGG	229	56
MEMini21	CGATGTCGTTTTGACAATTT	TGTGACTTTAGCAAAATGGAA	396	56
MEMini22	TTTTGACAATTTAAGGGATACTAAAAA	AAAATGGAAAAATAAATGAGGGATT	398	59
MEMini23	GTTTGTCTTTTCATGGGCTTA	CGCACTTGTGGCATGTCT	223	58
MEMini24	AAAGCCCAAAACCCATTA	CCACTATCACAATCTCACAGA	297	55
MEMini25	CGACGGAAACGGTTCTTCT	CGAGGGCTAATGGGTCATC	479	60
MEMini26	CGGCTCCTTATGTGGTCTT	TTCAAATCAGCTTATTCAGGA	294	56
MEMini27	TCGTTATTTTTGTTGCTCCA	GGGAGGCCATCTATAGTGAAG	250	57
MEMini28	AGCCGATTTCTGCTCACCT	ATGACGTCGTTTTGACAATTT	324	59
MEMini29	AATGCCCTTCTCTCCATGTG	TGGCAATTTGATGGATGAAG	249	60
MEMini30	TCCACCTCCTCCTCCTCTG	TTCTCTTCTCCTCATCCTTCA	390	59
MEMini31	CGGCTCCTTATGTGGTCT	TCCCTTATAGAGGAATCCAA	238	55
MEMini32	CTAAAAGCCCAAAGCACAT	TGTGATAGAGTCCTTCATCTG	282	54
MEMini33	TTCACTACATCCAACACAGA	TCCCGATCCTCTTCTTTCTTT	292	58
MEMini34	GTCATTAATCCCTCCCGTTA	CTTCCCGTTAGGTTGTTGCT	333	58
MEMini35	CCCAAAAACCCCTAAAAT	CATGAGTTTCGGATCTAGAGG	300	57
MEMini36	GTTTCCGGGTCGTTACATC	TGCTTTCTTTTATTGCTTTCA	388	57
MEMini37	TTGCTTCTTTTATTGCTTTCA	AAATGATCGAATCCACAGAGA	373	56
MEMini38	GAATGGTGTGGCGCAGA	ACCCACCTGGATCATACCC	286	60
MEMini39	ACTACCACCCCTGCTCCAC	GCAGGAGCTGGAACCTGA	377	60
MEMini40	ACAGGGAATTGAGAATTACC	TCCAACAACCTGAAGTGGA	400	56
MEMini41	TGGAGGTCACCTTCTCATCA	CCTGGAAAGGCAAAAAGGA	279	60
MEMini42	TCCAACAACCTGAAGTGGA	GGGAGCTGAAAAGACACTTCC	592	59
MEMini43	GCCTAAGGCCAAGGATGT	AATCAACTCTCCGGCAACG	695	61
MEMini44	TGAAAGGAACGAATACACAGG	CCCCATTTTACTTTTACTGC	347	58
MEMini45	GCTTTATTTTATTGCTTTCA	TGATCGAATCCACAGAGAA	369	54
MEMini46	ACACACTGTTTGTCTTTTGG	ATTTGAGCGCACAGTTGA	964	55
MEMini47	GAATCCACAGGGAATTGAAA	TGTC AATGATCAATCCCAACA	462	59
MEMini48	GCGATGAGGGTGTGTTTCA	TCAACACCCACAGAAATTTGC	389	60
MEMini49	CCCCATTTTACTTTTACTGC	GGATCGAATCCACACGAAA	346	59
MEMini50	CGAATCCATAGGGAATTGAGA	AGCTTCAATGATCAGTCCAAA	487	58
MEMini51	CGCTCGGAAGCTCATTAGA	TTACTTGTCTGCCGACCA	586	60
MEMini52	AGTGGATCCAATTCTTTAACT	CCTTTCCGGTTATCAACA	499	53
MEMini53	CCCCATTTTACTTTTACTGC	CCTATTTTCTTATCAAGACC	422	53
MEMini54	TGAGGACTTACCTATTTTCTT	AATCCCCCATTTTACTGTT	300	53
MEMini55	GCCGGTCAAAAATAACCTTT	TTGCTTCTTTTATTGCTTTCA	400	57
MEMini56	ACCCCTCCCCCATTTTA	ACTTGACTTGC GGTTGTGCG	391	61
MEMini57	TCCAACAAGGAATTGAGAATT	TCCAACAACCTGAAGTGGA	399	57
MEMini58	TCCCTTGGTTGGAGTTTCA	CACCAAAAAGGATGAAGCA	590	59
MEMini59	CAGCCTGCACAGAATTCAC	AAGTGTGCAGTGGTACAAGG	655	57
MEMini60	CTCAATAAGGTCTAGCAAAA	CCGGCTTCTACCTTAGT	477	53
MEMini61	CTCAATAAGGTCTAGCAAAA	CCGGCTTCTACCTTAGT	477	53

Continua...

ANEXO B: (Continuação)

MEMini62	CCACGGGGAATTGAGAACT	CGGAGTCTAGCCGGGTATT	297	60
MEMini63	CAAACCCTCCATTTTTATTTTT	GAATCCACAGGGAATTGAAA	298	56
MEMini64	GAGCAAAGCCAAAATGGTA	TCCTTTTCAATGTATTCTTCC	596	55
MEMini65	GGGCAGGTTAAAAGCGTAA	TGGTTTGCCTTCTAGTATGA	589	58
MEMini66	TTGCTTTTCCAGCTTGACC	AACCGGGTATTACACAAACC	515	58
MEMini67	TTCAACAAACCCAAATAGAGT	TATGTGTTGCCATCGTGAA	811	55
MEMini68	TAGTGGTTTGACCTTGG	GAGCAACAACAAGGCAGA	946	57
MEMini69	CAATCCAAACAACCAAAGTGG	TGAAAGGATCGAATCCACAG	694	59
MEMini70	GCATCAATGCCCAAAGTCTC	CCTGGTCGCCTTTCTAACTG	847	60
MEMini71	TGCAGATAAACTCCAAAAGTAAGAA	GCTTCATGGTTGAGGCTCTT	589	59
MEMini72	GCTTAGGCGGGAAGAAAATG	TGTTCAACTGCCTCTCTTTGC	828	61
MEMini73	CATGGTATCAGAGCCATTCTCA	AACAATTTCCGTGAACAATGC	841	60
MEMini74	TGAACAGTGCCCGATGTCT	AGTGTGACGTCCACCTGCT	698	60
MEMini75	TCGCCCTTTCATTTTCTG	GAAAAGCATGAGTCGCAAAA	543	58
MEMini76	AAAGCAGCTTTTTCTTTCAG	TTGAGAGACGCAATCATG	833	57
MEMini77	AAAGTCAGAGTGGCAAGGACA	GCAAAGACCCGCCTTATGA	992	61
MEMini78	TTCGAGCTCTTAACTTTTCTT	AACGACGAGTGTCTCGTTA	594	55
MEMini79	CAACCAACCCAAAACAATCA	TTCAGTAGCGGCTGAAATAGG	777	59
MEMini80	AGCCCAAATCGCTAGTAAA	AGCTTTTTGGCTTTCTGGTC	518	58
MEMini81	TCGGCATAACAACCTTCTATT	TGGTGACAACGGATCAAT	398	54
MEMini82	GCAGTGCAAGTTTTTATTTTG	CGAGCTCTTGGCCTTTCT	559	57
MEMini83	GCAAGAGAGGCGAGATAGGA	TCGCGTGGTCTGGAAGATA	991	60
MEMini84	GCCAGGAGGACAAGATGAAA	TGTTTTGAGCTCTTGGCTTT	665	60
MEMini85	GGCTCTTAGGCATCATTCCG	GCTACAGGCCTGAATCTCG	586	58
MEMini86	ACGCATAACACTGGGAGAT	GAACAGATCTCAGAAGACCTC	557	54
MEMini87	TGGCTTGGTAGAATCCATCT	CCAAAAGCCAGAGAGGTGAG	975	59
MEMini88	TGTGCAACCTTTTATTTTGCAG	TCTGATAGCTTTTGGGCTCTT	600	59
MEMini89	AGGTGGGCTCCATAAGACC	CACATGGTTTGGCGGATAC	460	59
MEMini90	GAACCGTGAACAGTAACCGATA	CCCGGCTGTTTCAATAAAAAT	835	59
MEMini91	GCCAGGTCACAATCTGGAA	TGCTTTGTAGTGCATTTTGG	996	59
MEMini92	TTTCTTATTAGGAACGTTGAA	TCAGCCTGGCCTATAACC	997	53
MEMini93	CAGCCGCTACTTATCAACG	AGCGAGGCTAACACTTGA	984	56
MEMini94	TTCAATTCAGTTGCGACGAG	CGATGAACAGTACCCGATGA	846	60
MEMini95	TGCTGTTCAAATTAATAACGAAGC	GCGACCTTAAGTCGATCTGG	675	60
MEMini96	AAATGCAGTGCAAGTTTTTATTT	TGTGGCGAGAATGCTTATTG	642	59
MEMini97	GGGAGAGTGCCGTTAGCTT	AAGAACATAACCCGTGAACAG	698	58
MEMini98	CAAGGAACATTGGGAATGC	AACACCTGGTTCTAGCGATT	986	58
MEMini99	CTAGCGATATTAAGGGTTCAG	TTGCACGCCACAATATTTA	572	55
MEMini100	TCGTTTGGGCACTTAGGC	GCCTAGAAATCACCGGTAGG	600	59

ANEXO C: MARCADORES SNP (SINGLE NUCLEOTIDE POLYMORPHISMS).

SNP	SNP	SNP	SNP	SNP
11873-SNP	618-SNP	Me.MEF.c.0947	Me.MEF.c.1912	Me.MEF.c.2653
12752-SNP	6282-SNP	Me.MEF.c.0954	Me.MEF.c.1924	Me.MEF.c.2670
13479-SNP	6331-SNP	Me.MEF.c.0966	Me.MEF.c.1957	Me.MEF.c.2683
13969-SNP	6464-SNP	Me.MEF.c.0975	Me.MEF.c.1958	Me.MEF.c.2693
18552-SNP	6497-SNP	Me.MEF.c.0977	Me.MEF.c.1960	Me.MEF.c.2698
19174-SNP	6780-SNP	Me.MEF.c.0978	Me.MEF.c.1961	Me.MEF.c.2713
19231-SNP	6912-SNP	Me.MEF.c.0979	Me.MEF.c.1963	Me.MEF.c.2714
19264-SNP	7044-SNP	Me.MEF.c.0981	Me.MEF.c.1980	Me.MEF.c.2725
19393-SNP	7239-SNP	Me.MEF.c.0983	Me.MEF.c.1984	Me.MEF.c.2726
1979-SNP	7259-SNP	Me.MEF.c.0993	Me.MEF.c.1986	Me.MEF.c.2730
2100-SNP	7945-SNP	Me.MEF.c.0994	Me.MEF.c.1998	Me.MEF.c.2733
22205-SNP	Me.MEF.c.0003	Me.MEF.c.1002	Me.MEF.c.2039	Me.MEF.c.2742
22334-SNP	Me.MEF.c.0013	Me.MEF.c.1012	Me.MEF.c.2043	Me.MEF.c.2758
2257-SNP	Me.MEF.c.0019	Me.MEF.c.1015	Me.MEF.c.2046	Me.MEF.c.2759
22620-SNP	Me.MEF.c.0030	Me.MEF.c.1052	Me.MEF.c.2065	Me.MEF.c.2784
22768-SNP	Me.MEF.c.0031	Me.MEF.c.1061	Me.MEF.c.2066	Me.MEF.c.2785
2300-SNP	Me.MEF.c.0033	Me.MEF.c.1066	Me.MEF.c.2069	Me.MEF.c.2786
23076-SNP	Me.MEF.c.0036	Me.MEF.c.1074	Me.MEF.c.2078	Me.MEF.c.2794
23635-SNP	Me.MEF.c.0038	Me.MEF.c.1075	Me.MEF.c.2119	Me.MEF.c.2798
23736-SNP	Me.MEF.c.0039	Me.MEF.c.1081	Me.MEF.c.2120	Me.MEF.c.2799
23911-SNP	Me.MEF.c.0052	Me.MEF.c.1083	Me.MEF.c.2124	Me.MEF.c.2807
23966-SNP	Me.MEF.c.0053	Me.MEF.c.1087	Me.MEF.c.2125	Me.MEF.c.2815
24120-SNP	Me.MEF.c.0056	Me.MEF.c.1088	Me.MEF.c.2137	Me.MEF.c.2817
24191-SNP	Me.MEF.c.0063	Me.MEF.c.1094	Me.MEF.c.2189	Me.MEF.c.2829
24202-SNP	Me.MEF.c.0072	Me.MEF.c.1104	Me.MEF.c.2197	Me.MEF.c.2835
24639-SNP	Me.MEF.c.0088	Me.MEF.c.1128	Me.MEF.c.2231	Me.MEF.c.2845
24758-SNP	Me.MEF.c.0100	Me.MEF.c.1133	Me.MEF.c.2236	Me.MEF.c.2858
24808-SNP	Me.MEF.c.0114	Me.MEF.c.1149	Me.MEF.c.2248	Me.MEF.c.2859
2486-SNP	Me.MEF.c.0122	Me.MEF.c.1154	Me.MEF.c.2275	Me.MEF.c.2862
24939-SNP	Me.MEF.c.0155	Me.MEF.c.1162	Me.MEF.c.2277	Me.MEF.c.2873
2496-SNP	Me.MEF.c.0156	Me.MEF.c.1183	Me.MEF.c.2291	Me.MEF.c.2874
24971-SNP	Me.MEF.c.0189	Me.MEF.c.1218	Me.MEF.c.2296	Me.MEF.c.2881
25033-SNP	Me.MEF.c.0196	Me.MEF.c.1229	Me.MEF.c.2304	Me.MEF.c.2909
25091-SNP	Me.MEF.c.0229	Me.MEF.c.1231	Me.MEF.c.2313	Me.MEF.c.2940
25143-SNP	Me.MEF.c.0236	Me.MEF.c.1280	Me.MEF.c.2327	Me.MEF.c.2946
2526-SNP	Me.MEF.c.0238	Me.MEF.c.1284	Me.MEF.c.2333	Me.MEF.c.2953
2554-SNP	Me.MEF.c.0247	Me.MEF.c.1307	Me.MEF.c.2337	Me.MEF.c.2961
2569-SNP	Me.MEF.c.0268	Me.MEF.c.1314	Me.MEF.c.2341	Me.MEF.c.2971
262-SNP	Me.MEF.c.0271	Me.MEF.c.1315	Me.MEF.c.2346	Me.MEF.c.2977
27-SNP	Me.MEF.c.0278	Me.MEF.c.1317	Me.MEF.c.2351	Me.MEF.c.2980
28885-SNP	Me.MEF.c.0286	Me.MEF.c.1321	Me.MEF.c.2358	Me.MEF.c.3000
29095-SNP	Me.MEF.c.0369	Me.MEF.c.1328	Me.MEF.c.2364	Me.MEF.c.3021
29172-SNP	Me.MEF.c.0385	Me.MEF.c.1360	Me.MEF.c.2368	Me.MEF.c.3023
29192-SNP	Me.MEF.c.0401	Me.MEF.c.1361	Me.MEF.c.2371	Me.MEF.c.3039
29202-SNP	Me.MEF.c.0444	Me.MEF.c.1362	Me.MEF.c.2384	Me.MEF.c.3044
29309-SNP	Me.MEF.c.0445	Me.MEF.c.1376	Me.MEF.c.2397	Me.MEF.c.3056
29465-SNP	Me.MEF.c.0451	Me.MEF.c.1392	Me.MEF.c.2401	Me.MEF.c.3057
29474-SNP	Me.MEF.c.0453	Me.MEF.c.1399	Me.MEF.c.2402	Me.MEF.c.3064
29515-SNP	Me.MEF.c.0459	Me.MEF.c.1409	Me.MEF.c.2408	Me.MEF.c.3069
29733-SNP	Me.MEF.c.0461	Me.MEF.c.1436	Me.MEF.c.2419	Me.MEF.c.3088
30231-SNP	Me.MEF.c.0466	Me.MEF.c.1447	Me.MEF.c.2422	Me.MEF.c.3089
30275-SNP	Me.MEF.c.0478	Me.MEF.c.1454	Me.MEF.c.2425	Me.MEF.c.3094
30759-SNP	Me.MEF.c.0508	Me.MEF.c.1507	Me.MEF.c.2428	Me.MEF.c.3114
30907-SNP	Me.MEF.c.0532	Me.MEF.c.1509	Me.MEF.c.2432	Me.MEF.c.3116
31001-SNP	Me.MEF.c.0551	Me.MEF.c.1527	Me.MEF.c.2443	Me.MEF.c.3135
31174-SNP	Me.MEF.c.0556	Me.MEF.c.1564	Me.MEF.c.2445	Me.MEF.c.3138
31596-SNP	Me.MEF.c.0568	Me.MEF.c.1566	Me.MEF.c.2451	Me.MEF.c.3139
31615-SNP	Me.MEF.c.0583	Me.MEF.c.1570	Me.MEF.c.2452	Me.MEF.c.3141
317-SNP	Me.MEF.c.0597	Me.MEF.c.1575	Me.MEF.c.2455	Me.MEF.c.3147
35256-SNP	Me.MEF.c.0598	Me.MEF.c.1582	Me.MEF.c.2460	Me.MEF.c.3158
35347-SNP	Me.MEF.c.0604	Me.MEF.c.1584	Me.MEF.c.2465	Me.MEF.c.3170
35449-SNP	Me.MEF.c.0605	Me.MEF.c.1587	Me.MEF.c.2470	Me.MEF.c.3177

Continua...

ANEXO C: (Continuação).

35821-SNP	Me.MEF.c.0620	Me.MEF.c.1594	Me.MEF.c.2471	Me.MEF.c.3188
359-SNP	Me.MEF.c.0632	Me.MEF.c.1598	Me.MEF.c.2472	Me.MEF.c.3196
36118-SNP	Me.MEF.c.0647	Me.MEF.c.1611	Me.MEF.c.2473	Me.MEF.c.3199
36127-SNP	Me.MEF.c.0654	Me.MEF.c.1632	Me.MEF.c.2475	Me.MEF.c.3200
36634-SNP	Me.MEF.c.0677	Me.MEF.c.1641	Me.MEF.c.2490	Me.MEF.c.3209
37381-SNP	Me.MEF.c.0682	Me.MEF.c.1645	Me.MEF.c.2494	Me.MEF.c.3217
37420-SNP	Me.MEF.c.0701	Me.MEF.c.1676	Me.MEF.c.2497	Me.MEF.c.3223
37633-SNP	Me.MEF.c.0725	Me.MEF.c.1677	Me.MEF.c.2508	Me.MEF.c.3226
37661-SNP	Me.MEF.c.0732	Me.MEF.c.1684	Me.MEF.c.2510	Me.MEF.c.3229
37732-SNP	Me.MEF.c.0752	Me.MEF.c.1723	Me.MEF.c.2515	Me.MEF.c.3236
42424-SNP	Me.MEF.c.0753	Me.MEF.c.1730	Me.MEF.c.2524	Me.MEF.c.3257
42823-SNP	Me.MEF.c.0758	Me.MEF.c.1733	Me.MEF.c.2530	Me.MEF.c.3264
42865-SNP	Me.MEF.c.0764	Me.MEF.c.1757	Me.MEF.c.2542	Me.MEF.c.3265
42938-SNP	Me.MEF.c.0771	Me.MEF.c.1788	Me.MEF.c.2548	Me.MEF.c.3277
42961-SNP	Me.MEF.c.0788	Me.MEF.c.1794	Me.MEF.c.2549	Me.MEF.c.3282
42977-SNP	Me.MEF.c.0789	Me.MEF.c.1810	Me.MEF.c.2552	Me.MEF.c.3290
43055-SNP	Me.MEF.c.0802	Me.MEF.c.1818	Me.MEF.c.2557	Me.MEF.c.3313
43129-SNP	Me.MEF.c.0806	Me.MEF.c.1822	Me.MEF.c.2567	Me.MEF.c.3336
43213-SNP	Me.MEF.c.0810	Me.MEF.c.1830	Me.MEF.c.2570	Me.MEF.c.3345
43288-SNP	Me.MEF.c.0818	Me.MEF.c.1855	Me.MEF.c.2572	Me.MEF.c.3347
43376-SNP	Me.MEF.c.0835	Me.MEF.c.1866	Me.MEF.c.2574	Me.MEF.c.3348
43443-SNP	Me.MEF.c.0841	Me.MEF.c.1870	Me.MEF.c.2625	Me.MEF.c.3357
43502-SNP	Me.MEF.c.0842	Me.MEF.c.1873	Me.MEF.c.2639	Me.MEF.c.3371
43752-SNP	Me.MEF.c.0849	Me.MEF.c.1875	Me.MEF.c.2642	MH015.C02-MF-SNP
43978-SNP	Me.MEF.c.0859	Me.MEF.c.1877	Me.MEF.c.2644	MH025.K13-MR-SNP
43998-SNP	Me.MEF.c.0882	Me.MEF.c.1880	Me.MEF.c.2645	MH052.MEF.c.02-MR-SNP
6104-SNP	Me.MEF.c.0896	Me.MEF.c.1906	Me.MEF.c.2647	MH064.E24-MR-SNP
MH177.C23-MR-SNP	MH136.F22-MF-SNP	MH077.N08-MR-SNP	MH067.C15-MF-SNP	

ANEXO D: POPULAÇÃO F₁ DERIVADA DO CRUZAMENTO ENTRE FÉCULA BRANCA E BRS FORMOSA (*Manihot esculenta* Crantz)

Genótipos	Genótipos	Genótipos
Fécula Branca	2012-108-063	2012-108-143
BRS Formosa	2012-108-064	2012-108-144
2012-108-001	2012-108-065	2012-108-145
2012-108-002	2012-108-070	2012-108-147
2012-108-003	2012-108-071	2012-108-149
2012-108-005	2012-108-072	2012-108-150
2012-108-006	2012-108-073	2012-108-152
2012-108-007	2012-108-074	2012-108-155
2012-108-009	2012-108-075	2012-108-156
2012-108-011	2012-108-076	2012-108-157
2012-108-017	2012-108-079	2012-108-162
2012-108-018	2012-108-081	2012-108-165
2012-108-019	2012-108-083	2012-108-168
2012-108-020	2012-108-087	2012-108-169
2012-108-021	2012-108-088	2012-108-170
2012-108-022	2012-108-089	2012-108-171
2012-108-023	2012-108-090	2012-108-173
2012-108-025	2012-108-091	2012-108-179
2012-108-027	2012-108-092	2012-108-181
2012-108-028	2012-108-093	2012-108-182
2012-108-029	2012-108-095	2012-108-183
2012-108-030	2012-108-097	2012-108-185
2012-108-031	2012-108-098	2012-108-186
2012-108-032	2012-108-100	2012-108-187
2012-108-033	2012-108-101	2012-108-188
2012-108-034	2012-108-106	2012-108-189
2012-108-035	2012-108-108	2012-108-190
2012-108-036	2012-108-109	2012-108-191
2012-108-037	2012-108-111	2012-108-192
2012-108-038	2012-108-116	2012-108-193
2012-108-039	2012-108-117	2012-108-194
2012-108-040	2012-108-118	2012-108-198
2012-108-041	2012-108-119	2012-108-199
2012-108-042	2012-108-123	2012-108-200
2012-108-043	2012-108-124	2012-108-203
2012-108-044	2012-108-125	2012-108-204
2012-108-045	2012-108-126	2012-108-205
2012-108-046	2012-108-128	2012-108-206
2012-108-047	2012-108-129	2012-108-207
2012-108-049	2012-108-131	2012-108-208
2012-108-050	2012-108-132	2012-108-212
2012-108-051	2012-108-133	2012-108-215
2012-108-053	2012-108-134	2012-108-216
2012-108-054	2012-108-135	2012-108-217
2012-108-055	2012-108-136	2012-108-218
2012-108-057	2012-108-137	2012-108-219
2012-108-059	2012-108-138	2012-108-220
2012-108-062	2012-108-142	

ANEXO E. ANOTAÇÃO GÊNICA DOS MARCADORES EM CADA INTERVALO DO QTL POR BUSCA NA BASE DE DADOS *GENE ONTOLOGY CONSORTIUM*

Car.	Crom./ GL	Intervalo (Marc 1 - Marc2)	Suposta função (Marc1)	Função detalhada (Marc1)	Suposta função (Marc2)	Função detalhada (Marc2)
AP, PPA, PTR, MS PROD- AMD	10/6	Me.MEF.c.1980 - Me.MEF.c.2625	Peptidase S14, ClpP	Peptidase S14, ClpP:Biological Process: proteolysis, Molecular Function: endopeptidase Clp activity	Ferredoxin	Ferredoxin:Biological Process: electron transport, Molecular Function: electron carrier activity, Molecular Function: iron-sulfur cluster binding
AP, PPA, PTR, MS E PROD- AMD	10/6	Me.MEF.c.2625 - Me.MEF.c.2473	Ferredoxin	Ferredoxin:Biological Process: electron transport, Molecular Function: electron carrier activity, Molecular Function: iron-sulfur cluster binding	GAF	Signal transduction response regulator, receiver region: Molecular Function: two-component response regulator activity, Biological Process: two-component signal transduction system (phosphorelay), Biological Process: regulation of transcription, DNA-dependent ATP-binding region, ATPase-like:Molecular Function: ATP binding Signal transduction histidine kinase, subgroup 1, dimerisation and phosphoacceptor region: Molecular Function: two-component sensor activity, Biological Process: signal transduction, Cellular Component: membrane
AP, PPA PROD- AMD	10/6	Me.MEF.c.2473 - Me.MEF.c.1094	GAF	Signal transduction response regulator, receiver region: Molecular Function: two-component response regulator activity, Biological Process: two-component signal transduction system (phosphorelay), Biological Process: regulation of transcription, DNA-dependent ATP-binding region, ATPase-like: Molecular Function: ATP binding Signal transduction histidine kinase, subgroup 1, dimerisation and phosphoacceptor region:Molecular Function: two-component sensor activity, Biological Process: signal transduction, Cellular Component: membrane	Hs1pro-1, N-terminal	Hs1pro-1, C-terminal: Hs1pro-1, N-terminal

Continua...

ANEXO E. (Continuação)

AP,PPA, PTR, MS PROD- AMD	10/6	Me.MEF.c.1094 - Me.MEF.c.3226	Hs1pro-1, N-terminal	Hs1pro-1, C-terminal: Hs1pro-1, N-terminal	Heat shock protein Hsp20	Heat shock protein Hsp20
AP	1/7	Me.MEF.c.1598 - 24639 - SNP	Phenazine biosynthesis PhzC/PhzF protein	Phenazine biosynthesis PhzC/PhzF protein:Molecular Function: catalytic activity, Biological Process: biosynthetic process	-	-
PPA	10/6	Me.MEF.c.1611 - Me.MEF.c.2333	Zinc finger, RING-type	Zinc finger, RING-type: Molecular Function: protein binding, Molecular Function: zinc ion binding	D-isomer specific 2- hydroxyacid dehydrogenase, catalytic region	Amino acid-binding ACT: Biological Process: metabolic process, Molecular Function: amino acid binding D-isomer specific 2-hydroxyacid dehydrogenase, NAD-binding: Molecular Function: oxidoreductase activity, acting on the CH- OH group of donors, NAD or NADP as acceptor, Molecular Function: cofactor binding D-isomer specific 2-hydroxyacid dehydrogenase, catalytic region: Biological Process: metabolic process, Molecular Function: oxidoreductase activity, acting on the CH-OH group of donors, NAD or NADP as acceptor, Molecular Function: NAD binding
PPA	5/16	Me.MEF.c.3200 - Me.MEF.c.1870	K Homology, type 1	K Homology, type 1: Molecular Function: RNA binding K Homology, type 1: Molecular Function: RNA binding K Homology, type 1: Molecular Function: RNA binding	RNA recognition motif, RNP-1	Zinc finger, CCHC-type: Molecular Function: nucleic acid binding, Molecular Function: zinc ion binding RNA recognition motif, RNP-1: Molecular Function: nucleic acid binding
PPA	17/19	Me.MEF.c.0532 - Me.MEF.c.3089	Fumarate reductase/succinate dehydrogenase flavoprotein, N- terminal	Fumarate reductase/succinate dehydrogenase flavoprotein, C- terminal:Biological Process: electron transport, Molecular Function: oxidoreductase activity Fumarate reductase/succinate dehydrogenase flavoprotein, N-terminal: Biological Process: electron transport, Molecular Function: oxidoreductase activity	Dormancyauxin associated	Dormancyauxin associated

Continua...

ANEXO E. (Continuação)

MS	18/16	Me.MEF.c.1083 - Me.MEF.c.1002	Ribosomal protein L10e	Ribosomal protein L10e: Molecular Function: structural constituent of ribosome, Cellular Component: intracellular, Cellular Component: ribosome, Biological Process: translation		
MS	18/16	Me.MEF.c.1392 - Me.MEF.c.0056	Protein of unknown function DUF23	Protein of unknown function DUF23	Mitochondrial transcription termination factor- related	Mitochondrial transcription termination factor- related
MS	13/27	Me.MEF.c.0977 - Me.MEF.c.0978	NOT IN GENE	No Function Assigned	Alcohol dehydrogenase GroES-like	Alcohol dehydrogenase, zinc-binding: Alcohol dehydrogenase GroES-like
PROD- AMD	12/22	Me.MEF.c.3158 - Me.MEF.c.2313	Photosystem II manganese-stabilizing protein PsbO	Photosystem II manganese-stabilizing protein PsbO: Molecular Function: calcium ion binding, Cellular Component: oxygen evolving complex, Biological Process: photosynthesis, Cellular Component: extrinsic to membrane, Biological Process: photosystem II stabilization	Alpha/beta hydrolase fold-1	Alpha/beta hydrolase fold-1

Car.: Características; Crom.: Cromossomo; GL: Grupo de ligação; Marc.: Marcador.