

ANA PAULA ALVES DA MATA

**CONSTRUÇÃO DE MAPA GENÉTICO E MAPEAMENTO DE QTL PARA
CARACTERES AGRO-MORFOLÓGICOS EM *Ipomoea trifida*, UMA ESPÉCIE
DIPLOIDE ANCESTRAL DE BATATA-DOCE**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

Orientador: Guilherme da Silva Pereira

**VIÇOSA – MINAS GERAIS
2023**

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

M425c
2023
Mata, Ana Paula Alves da, 1999-
Construção de mapa genético e mapeamento de QTL para
caracteres agro-morfológicos em *Ipomoea trifida*, uma espécie
diploide ancestral de batata-doce / Ana Paula Alves da Mata. –
Viçosa, MG, 2023.

1 dissertação eletrônica (51 f.): il. (algumas color.).

Inclui apêndice.

Orientador: Guilherme da Silva Pereira.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa,
Departamento de Agronomia, 2023.

Referências bibliográficas: f. 42-48.

DOI: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2023.646>

Modo de acesso: World Wide Web.

1. *Ipomoea trifida* - Genética. 2. Mapeamento genômico
vegetal. 3. Herança poligênica. I. Pereira, Guilherme da Silva,
1986-. II. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de
Agronomia. Programa de Pós-Graduação em Genética e
Melhoramento. III. Título.

CDD 22. ed. 581.35

ANA PAULA ALVES DA MATA

**CONSTRUÇÃO DE MAPA GENÉTICO E MAPEAMENTO DE QTL PARA
CARACTERES AGRO-MORFOLÓGICOS EM *Ipomoea trifida*, UMA ESPÉCIE
DIPLOIDE ANCESTRAL DE BATATA-DOCE**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 25 de julho de 2023.

Assentimento:



Documento assinado digitalmente

ANA PAULA ALVES DA MATA

Data: 23/10/2023 10:31:36-0300

Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Ana Paula Alves da Mata
Autora



Documento assinado digitalmente

GUILHERME DA SILVA PEREIRA

Data: 23/10/2023 09:50:40-0300

Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Guilherme da Silva Pereira
Orientador

*A Deus, pelas oportunidades e portas abertas,
Aos meus pais, Rosa e Nilton, pelo apoio,
À minha irmã, Brenda, pela torcida,
Dedico*

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, pelas bênçãos e oportunidades concedidas, pelo caminho iluminado e por ser fonte de força e fé.

À Universidade Federal de Viçosa e ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, pela oportunidade e qualidade do ensino.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos.

Aos pesquisadores do Centro Internacional da Batata (CIP) por cederem os dados para a realização deste trabalho, e à Bill & Melinda Gates Foundation pelo financiamento do projeto Genomic Tools for Sweetpotato (GT4SP) Improvement.

Ao meu orientador, Prof. Guilherme da Silva Pereira, pela orientação, paciência e auxílio.

À Prof.^a Iara Gonçalves dos Santos, pelos ensinamentos e por ser fundamental no início da caminhada.

À Dr.^a Carla Cristina da Silva pela assistência e dicas, e ao Dr. João Ricardo Bachega Feijó Rosa pelas ideias e direções apontadas.

Ao Prof. Dr. Gabriel de Siqueira Gesteira, por fornecer os arquivos contendo os dados genotípicos pré-processados.

Aos professores e colegas de turma que foram importantes para minha formação.

À minha família, especialmente minha mãe, Rosa, meu pai, Nilton, e minha irmã, Brenda, pelo apoio incondicional, incentivo, orações e por sempre torcerem por mim.

À minha amiga de todas as horas, Brunna, pela ajuda, companhia, risadas e por ser essencial.

Aos amigos que conquistei, Núbia, Danúbia, Thiago e Amanda, pelo apoio, incentivo e momentos de descontração.

RESUMO

MATA, Ana Paula Alves da, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, julho de 2023. **Construção de mapa genético e mapeamento de QTL para caracteres agro-morfológicos em *Ipomoea trifida*, uma espécie diploide ancestral de batata-doce.** Orientador: Guilherme da Silva Pereira.

Ipomoea trifida G. Don ($2n=2x=30$) é considerada a ancestral silvestre mais próxima da batata-doce hexaploide [*Ipomoea batatas* (L.) Lam. ($2n=6x=90$)] e seu genoma diploide é completamente sequenciado. Este estudo teve como objetivo mapear locos de herança quantitativa (QTL) em uma progênie de 210 irmãos completos de *I. trifida*, do cruzamento M9×M19 a partir de um mapa genético de alta densidade para a espécie baseado em polimorfismos de único nucleotídeo (SNPs) originados de genotipagem por sequenciamento (GBS). A avaliação fenotípica foi realizada para 188 progênies no Centro Internacional da Batata (CIP) em San Ramón, Peru, em 2016 e 2017, em casa-de-vegetação (delineamento em blocos completos casualizados, quatro repetições) e campo (em delineamento inteiramente casualizado, duas repetições), respectivamente. Os caracteres avaliados incluíram contorno, tipo e número de lóbulos da folha, forma do lóbulo central, número de folhas/planta medido em 12 dias, 30 dias e 58-62 dias, altura de planta medido em 11 dias e 30 dias, diâmetro dos entrenós da vinha, tamanho da folha madura, comprimento do pecíolo, número e peso fresco de raízes do tipo lápis, área foliar, pesos seco, fresco e número de raízes, pesos seco e fresco das vinhas, e superfície total de folhagem por unidade de área do solo. A análise de modelos mistos para cada experimento foi realizada no pacote R *sommer* v.4.1.2. Para 2016, as herdabilidades variaram de 0,37 a 0,80, e para 2017, as herdabilidades variaram de 0 a 0,43. Correlações em 2016 variaram de -0,37 a 1, e para 2017, de -0,26 a 0,97. Um mapa genético com 15 grupos de ligação e 6.410 SNPs, com comprimento total de 2440,47 cM, foi construído usando o pacote R *Onemap* v.3.0. Verificou-se a presença de erros de montagem nos cromossomos 2, 3 e 7. O mapeamento de QTL foi realizado usando a abordagem de mapeamento de intervalo composto para cada combinação ano-característica usando o pacote R *fullsibQTL* v.0.0.901. A procura de QTL foi realizada a cada 1 cM ajustando até dez cofatores por caráter. O tamanho da janela utilizado foi 20 cM, e 1.000 permutações foram realizadas para definir os limites de detecção do QTL a 5% de significância. Ao todo, 99 QTL foram encontrados com *LOD score* variando de 5,83 a 35,29. Espera-se que os resultados deste estudo possam auxiliar em futuros estudos de *I. trifida* e programas de melhoramento da batata-doce.

Palavras-chave: SNP. Mapeamento por intervalo composto. QTL. Locos de herança quantitativa. Mapa de ligação.

ABSTRACT

MATA, Ana Paula Alves da, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, July, 2023. **Linkage map construction and QTL mapping for agro-morphological traits in *Ipomoea trifida*, a diploid sweetpotato relative.** Advisor: Guilherme da Silva Pereira.

Ipomoea trifida G. Don ($2n=2x=30$) is considered the closest wild ancestor of hexaploid sweetpotato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam. ($2n=6x=90$)], and its diploid genome is completely sequenced. This study aimed to map quantitative inheritance loci (QTL) in a 210 *I. trifida* M9×M19 full-sib progeny based on a high-density genetic map using single nucleotide polymorphisms (SNPs) derived from genotyping-by-sequencing (GBS). The phenotypic evaluation was carried out for 188 progenies at the International Potato Center (CIP) in San Ramón, Peru, in 2016 and 2017, under screenhouse (randomized complete block design, four replications) and field conditions (completely randomized design, two replications), respectively. The evaluated traits included leaf general outline, leaf lobes type and leaf lobe number, leaf central lobe shape, number of leaves per plant measured at 12 days, 30 days, and 58-62 days, plant height measured at 11 days, and 30 days, vine internode diameter, mature leaf size, petiole length, number and fresh weight of pencil roots, leaf area, dry and fresh weight of storage roots, and number of storage roots, dry and fresh weight of vines, and leaf area index. Mixed model analyses were carried out for each experiment using sommer v.4.1.2 R package. For 2016, the heritabilities ranged from 0.37 to 0.80, and for 2017, from 0 to 0.43. Correlations in 2016 ranged from -0.37 to 1, and for 2017, from -0.26 to 0.97. We constructed a genetic map with 15 linkage groups and 6,410 SNPs spanning 2,440.47 cM using Onemap v.3.0 R package. We verified misassemblies on chromosomes 2, 3 and 7. QTL mapping was carried out using the composite interval mapping approach for each year-trait combination separately using fullsibQTL v.0.0.901 R package. We performed QTL search every 1 cM including up to ten cofactors per trait. The window size was 20 cM, and we performed 1,000 permutations to define the LOD score thresholds at 5% significance. Altogether, we found 99 QTL with LOD scores ranging from 5.83 to 35.29. The results of this study can contribute to the advancement of genetic and genomic studies of *I. trifida* and for sweet potato breeding programs.

Keywords: SNP. Composite interval mapping. QTL. Quantitative trait loci. Linkage map.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	8
2. REVISÃO DE LITERATURA	10
2.1 O gênero <i>Ipomoea</i>	10
2.2 Métodos de mapeamento de QTL.....	11
2.3 Estimativas de parâmetros genéticos por meio da abordagem de modelos mistos	13
3. MATERIAIS E MÉTODOS	15
3.1 Análise fenotípica	15
3.2 Análise genotípica.....	17
3.2.1 Mapa genético	17
3.2.2 Análise de QTL.....	18
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	19
4.1 Análise fenotípica	19
4.2 Análise genotípica.....	24
4.2.1 Mapa genético	24
4.2.2 Análise de QTL.....	32
5. CONCLUSÕES.....	41
REFERÊNCIAS	42
APÊNDICE A – Resultados complementares.....	49

1. INTRODUÇÃO

Ipomoea batatas (L.) Lam. ($2n = 6x = 90$), a batata-doce cultivada, pertence à família Convolvulaceae e é uma das culturas alimentares mais importantes de países nas áreas tropicais e subtropicais do mundo. Seu cultivo remonta há mais de 10.000 anos e a América é considerada seu centro de origem e hoje é cultivada em mais de 100 países (Austin, 1988). Por possuir genoma complexo e extenso, há uma dificuldade em se realizar estudos genéticos e genômicos com a espécie (Li et al., 2019; Wu et al., 2018).

Rica em minerais, vitaminas e carboidratos, suas raízes de armazenamento possuem alto valor nutricional (Chen et al., 2019; Hong et al., 2022; Liu et al., 2022; Wu et al., 2018) e suas folhas também podem ser fontes de alimentação animal e humana. Além de poder ser utilizada para fabricação de produtos alimentícios e na indústria de cosméticos (Hong et al., 2022; Tang et al., 2023), também pode ser utilizada como ornamental em jardins e canteiros, pois possui variedades com folhas exuberantes, com brilho, cores e formatos diferentes (Fischer et al., 2015; Sousa et al., 2018).

Ipomoea trifida G. Don ($2n = 2x = 30$) é uma espécie que está inserida em um complexo de poliploidia, que vai do diploide ao hexaploide (Nishiyama et al., 1975; Shiotani & Kawase, 1989), e é considerada a ancestral silvestre mais próxima da batata-doce. Com características botânicas semelhantes às da batata-doce, tem um genoma menor, completamente sequenciado e é utilizada como genoma de referência para batata-doce (Hirakawa et al., 2015; Li et al., 2019, 2022; Nishiyama, 1971; Wu et al., 2018; Yang et al., 2019).

Com o objetivo de introduzir o uso de marcadores moleculares no melhoramento da espécie, faz-se necessário conhecer a base genética do controle de caracteres de interesse. Locus de herança quantitativa (do inglês, *Quantitative Trait Loci* – QTL) são regiões do cromossomo que contribuem para variação da expressão desses caracteres. Seu mapeamento possibilita a estimativa da localização, os efeitos genéticos dessas regiões sob determinado caráter e suas contribuições para variâncias fenotípicas totais.

Entre os vários métodos utilizados para o mapeamento de QTL, destacam-se o mapeamento por intervalo composto (CIM) e mapeamento por intervalo múltiplo (MIM). CIM combina informações de marcadores flanqueadores para melhorar a precisão do mapeamento e é o método mais utilizado hoje em dia, e o MIM é um método mais avançado que mapeia vários QTL ao mesmo tempo e permite identificar efeitos epistáticos. Embora mais preciso, não há um software disponível para análise de espécies de cruzamento obrigatório, como *I. trifida*, que se utilize deste método (Kao et al., 1999; Zeng, 1994).

Este trabalho teve como objetivo mapear QTL em *I. trifida* diploide para caracteres agronômicos e morfológicos em uma população F₁ segregante, a partir de um mapa genético de alta densidade para a população baseado em polimorfismos de único nucleotídeo (do inglês, *single nucleotide polymorphisms* – SNPs) originados de genotipagem-por-sequenciamento. Além disso, buscou-se caracterizar a população de *I. trifida* para os caracteres morfológicos e agronômicos, estimando suas variâncias genóticas, herdabilidades e correlações genéticas a partir das análises de modelos mistos para os experimentos conduzidos em dois anos.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 O gênero *Ipomoea*

A batata-doce, *I. batatas*, pertence à família Convolvulaceae. É uma cultura de grande importância na alimentação humana e animal, especialmente em regiões tropicais e subtropicais (Lu et al., 2019). É a sétima cultura alimentar mais importante do mundo e a segunda raiz mais cultivada, atrás apenas da mandioca (El Sheikha & Ray, 2017; Yang et al., 2019). Originária da América do Sul, no final da década de 1980, já era cultivada em mais de 100 países (Austin, 1988). A cultura desempenha um papel fundamental no combate à insegurança alimentar na África-Subsaariana, e sua produção e consumo também são importantes na América Latina (Lu et al., 2019; Zhang et al., 2018) e em países asiáticos como a China, a maior produtora mundial (El Sheikha & Ray, 2017; Yang et al., 2019).

No Brasil, a batata-doce é muito presente na agricultura familiar e de subsistência por seu baixo custo de produção, ser relativamente tolerante à seca (Ghuman & Lal, 1983; Low et al., 2017), possuir alta adaptabilidade e ser relativamente fácil de cultivar (Lu et al., 2019; S. Wu et al., 2018). Além das raízes de armazenamento, caule e folhas de batata-doce também podem ser consumidas (Ishida et al., 2000; Li et al., 2012; Sun et al., 2014; Wang et al., 2016). As raízes possuem alto valor nutricional e são uma excelente fonte de carboidratos, proteínas, fibras, vitaminas e micronutrientes, além de minerais como cálcio, potássio e ferro (Bovell-Benjamin, 2007; Chen et al., 2019; Hong et al., 2022; Liu et al., 2022; Wang et al., 2016; Wu et al., 2018).

Pode ser utilizada na indústria de cosméticos, alimentícia e na produção de biocombustível (Hong et al., 2022; Tang et al., 2023). Apesar de não tão utilizada no Brasil, ao redor do mundo, principalmente em países europeus e os norte-americanos, é muito utilizada na composição de arranjos, na ornamentação de jardins e canteiros. De acordo com a variedade, além das flores, apresenta folhas com cores, formatos, texturas e volumes diferentes, características de interesse no paisagismo (Fischer et al., 2015; Sousa et al., 2018).

Por ser autohexaploide ($2n = 6x = 90$) de cruzamento obrigatório, com alto grau de heterozigosidade e extenso genoma (1.6 Gb), a batata-doce apresenta estrutura genômica complexa o que dificulta os estudos genéticos, como o de mapeamento de locos que controlam caracteres quantitativos (Arumuganathan & Earle, 1991; Elameen et al., 2008; Li et al., 2019; Pereira et al., 2020; Woolfe, 1992; S. Wu et al., 2018).

Ipomoea trifida ($2n = 2x = 30$), uma espécie exogâmica apontada como um dos possíveis ancestrais silvestres diploides da batata-doce cultivada, apresenta características botânicas semelhantes às da batata-doce, como trepadeiras com folhas em formato de coração e raízes

tuberosas. Teve seu genoma sequenciado e, desde então, tem sido utilizado como genoma de referência para batata-doce. De fato, Austin (1988) relata uma estreita relação entre *I. batatas* e *I. trifida* e trabalhos ressaltam a possibilidade de *I. trifida* facilitar o melhoramento molecular da batata-doce (Chen et al., 2019; Li et al., 2019; Lu et al., 2019; Yang et al., 2019).

A primeira tentativa de desenvolver um genoma de referência que pudesse ser usado em batata-doce foi feita por Hirakawa et al. (2015), mas, apenas em 2018, Wu et al. reportaram uma montagem de genoma de alta qualidade de dois de seus possíveis ancestrais diploides, *I. trifida* e *I. triloba*. Os autores sugerem a utilização de *I. trifida* como referência no estudo genômico e melhoramento da batata-doce e *I. triloba*, outra espécie relacionada, como referência complementar.

Nos últimos anos, marcadores moleculares, principalmente SNPs, têm sido usados em muitas culturas para identificar, genotipar, mapear e selecionar genes. Os SNPs são marcadores bialélicos e codominantes que podem ocorrer em regiões codificantes ou não-codificantes do genoma (Caetano, 2009). Com o advento dos marcadores moleculares, o mapeamento de QTL se mostrou viável. QTL são regiões do cromossomo que contribuem para variação da expressão de caracteres, tal como peso e altura de indivíduos. Seu mapeamento possibilita estimar a localização, efeitos genéticos dessas regiões sob determinado caráter e suas contribuições para variâncias fenotípicas totais. Geralmente, o mapeamento de QTL se baseia na diferença entre médias de genótipos para um loco, existindo diferentes abordagens para mapear QTL, as quais serão brevemente descritas a seguir.

2.2 Métodos de mapeamento de QTL

O método da análise de marcas únicas (do inglês, *single marker analysis* – SMA), proposto por Edwards et al., em 1987, detecta associações entre marcadores moleculares e caracteres de interesse do indivíduo por meio de testes estatísticos, como teste comparativo de médias ou pela abordagem de regressão linear. Esse método não requer mapa de ligação. Nele, atribui-se escores para os genótipos do marcador e é feita a regressão desses escores em relação ao valor fenotípico do caráter. O efeito significativo da regressão pode indicar a existência de associação. As limitações desse método incluem a impossibilidade de determinar a localização do QTL relativa ao marcador pois a frequência de recombinação se confunde com o valor genotípico, e dois ou mais marcadores adjacentes podem detectar o mesmo QTL ou diferentes QTLs e não há como distinguir se as detecções se tratam do mesmo ou de diferentes QTL.

Proposto por Lander & Botstein, em 1989, o mapeamento por intervalo (do inglês, *interval mapping* – IM) é um método que estima a localização do QTL em relação a locos

marcadores flanqueadores, com base em probabilidades dos genótipos do QTL dado o mapa. O método analisa, dentro de um grupo de ligação, todos os intervalos entre dois marcadores adjacentes. Embora tenha representado um avanço em relação a SMA por conta da possibilidade de permitir a localização de QTL em mapa genético, sua correta localização fica prejudicada no caso de dois ou mais QTL estarem presentes em uma mesma região cromossômica. Em outras palavras, o método não é capaz de distinguir QTL fantasmas dos verdadeiros.

O mapeamento por intervalo composto (do inglês, *composite interval mapping* – CIM) foi proposto por Zeng, em 1994. Este modelo utiliza um subconjunto de marcadores como covariáveis para melhorar a precisão do mapeamento, combina a análise do IM com análises de regressão de marcadores múltiplos para controlar os efeitos de QTL em outros intervalos enquanto localiza outro QTL de forma independente. Embora marcadores sejam usados para controlar a variação do QTL fora da região que está em análise, o CIM ainda se caracteriza por ser um modelo de único QTL e, como tal, não permite detectar efeitos epistáticos. Esse é o método mais utilizado atualmente.

Um outro método para mapear QTL é o mapeamento de intervalos múltiplos (do inglês, *multiple interval mapping* – MIM). Proposto em 1999 por Kao et al., este método estatístico utiliza de intervalos de marcadores para ajustar os múltiplos QTL de forma conjunta, tornando o mapeamento de QTL um problema de seleção de modelo. Sua precisão para mapear QTL é a melhor dentre os métodos citados anteriormente, pois mapeia vários QTL simultaneamente. MIM permite a estimativa do valor genético baseado no QTL, minimiza a possibilidade de identificar falsos QTL e possibilita estimar epistasia entre os QTL, algo que não é diretamente possível com os outros modelos.

Mano et al. (2007), em sua análise de mapeamento de QTL da formação de aerênquima radicular de um cruzamento de milho e outra espécie do gênero *Zea*, relatam que, além de terem encontrado epistasia entre dois pares de QTL, o modelo MIM forneceu evidências para dois QTL que não foram detectados na análise CIM. Taylor et al. (2006), utilizando o método MIM, identificaram dois QTL relacionados à mecanismos de resistência à mancha-de-ascochyta em duas populações de lentilha e, embora não tenha sido detectada epistasia entre os QTL, também utilizaram o modelo para investigar o fenômeno.

Sun et al. (2012) mapearam QTL em soja e, comparando CIM e MIM na população analisada, nove QTL foram detectados por CIM, enquanto 14 QTL foram detectados por MIM, totalizando 23 QTL, demonstrando maior poder de detecção do segundo método. Dahleen et al. (2012) também fizeram um mapeamento utilizando os dois modelos e, pelo CIM, identificaram

17 QTL associados a pelo menos um dos seis caracteres que analisaram, já o MIM identificou mais sete que não foram detectados pelo CIM. A decisão sobre qual modelo utilizar, no entanto, também esbarra na disponibilidade de software. Para espécies de cruzamento obrigatório, como *I. trifida*, não há software disponível para realização de MIM.

2.3 Estimativas de parâmetros genéticos por meio da abordagem de modelos mistos

Para predição de valores genéticos e genotípicos, eventualmente utilizados no mapeamento de QTL, e na seleção de indivíduos em uma população, a abordagem de modelos mistos pode ser utilizada. Trata-se de uma abordagem estatística que reúne efeitos fixos e aleatórios, simultaneamente, levando em conta a interdependência entre observações causadas por razões genéticas, como o parentesco entre indivíduos, ou experimentais.

Com esta classe de modelos, pode-se obter tanto melhores estimadores lineares não-enviesados (do inglês, *Best Linear Unbiased Estimators* – BLUEs) para efeitos fixos, quanto melhores preditores lineares não-enviesados (do inglês, *Best Linear Unbiased Predictors* – BLUPs) para os efeitos aleatórios. A obtenção de BLUPs requer conhecimento das variâncias e covariâncias para os efeitos aleatórios. Entretanto, esses valores não são conhecidos, mas sim estimados por métodos tais como o da máxima verossimilhança restrita (do inglês, *Restricted Maximum Likelihood* – REML).

A utilização de BLUPs tem como principal vantagem a possibilidade de analisar dados desbalanceados ou não-independentes acumulados em diferentes ensaios. A técnica lida com desbalanceamento enquanto pondera diferenças na quantidade de informações disponíveis para cada indivíduo avaliado (Bernardo, 2020). Uma outra vantagem é a exploração da informação de parentesco entre indivíduos, motivo pelo qual há estudos envolvendo modelos mistos para ranquear genótipos relacionados, avaliação de cruzamentos, predição de genótipos não-realizados, entre outros (Borges et al., 2010).

Uma vez obtidos valores genéticos para os indivíduos e variância dos efeitos aleatórios na população, é possível estimar outros parâmetros genéticos tais como herdabilidade e correlações. A herdabilidade é uma medida da proporção da variância genética em relação à variância fenotípica. É o quanto da variação do fenótipo que pode ser explicado pela variação do genótipo. Assim, quanto mais alta a herdabilidade, mais alta a correlação entre valores genotípicos e fenotípicos. A herdabilidade é estimada pela razão entre variâncias, podendo ter sentido amplo (H^2), caso toda a variância genotípica seja considerada, ou sentido restrito (h^2), quando somente a porção aditiva da variância genotípica é utilizada. Jones (1986) afirma que a

interpretação de valores estimados de herdabilidade não é direta, mas algo que depende da cultura, do caráter, do sistema de melhoramento, etc.

Correlação linear avalia a possível associação linear entre pares de variáveis, que, em genética, pode ser causada pela transmissão conjunta de genes em uma população. Nem sempre significa causa e efeito, mas se duas variáveis estão ligadas por uma relação de causa e efeito, estão, inevitavelmente, correlacionadas. Há vários tipos de coeficientes de correlação e, embora a de Pearson seja inadequada para variáveis que não são normalmente distribuídas, ela é a mais utilizada por se basear na covariância (Mukaka, 2012; Yoon et al., 2018). Geralmente representada pela letra grega ρ , uma correlação varia de -1 a 1 . Quando a correlação é igual a -1 , significa relação perfeita e negativa. Mesmo raciocínio é válido para valores de correlação iguais a 1 , que mostra relação perfeita e positiva. Quando a correlação é zero, há indicação da não existência de correlação linear entre as duas variáveis (Sajjad et al., 2022).

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 Análise fenotípica

A população de mapeamento utilizada foi previamente descrita no trabalho de Wu et al. (2018) e consiste de 210 genótipos de irmãos-completos originados do cruzamento M9×M19 realizado no Centro Internacional da Batata (CIP). Uma amostra de 188 indivíduos foi avaliada em San Ramón, Peru, nos anos de 2016 e 2017, em condições de casa-de-vegetação e campo, respectivamente, conforme descritos na Tabela 1. O experimento em casa-de-vegetação foi instalado em delineamento em blocos completos casualizados (DBC) com quatro repetições, enquanto o experimento em campo foi realizado em delineamento inteiramente casualizado (DIC) com duas repetições.

O modelo misto utilizado para analisar os dados do experimento conduzido em casa-de-vegetação em 2016 pode ser descrito como segue:

$$y_{ij} = \mu + b_j + g_i + e_{ij}$$

em que y_{ij} refere-se à observação do i -ésimo genótipo avaliado no j -ésimo bloco, μ é o intercepto, b_j é o efeito fixo do j -ésimo bloco, g_i é o efeito aleatório do i -ésimo genótipo com $g_i \sim N(0, \sigma_g^2)$, em que σ_g^2 é a variância genética, e e_{ij} é o erro aleatório associado ao i -ésimo genótipo avaliado no j -ésimo bloco, com $e_{ij} \sim N(0, \sigma_e^2)$, em que σ_e^2 é a variância residual.

O modelo utilizado para os dados do experimento conduzido em condições de campo, em 2017, pode ser descrito como:

$$y_{ij} = \mu + g_i + e_{ij}$$

em que y_{ij} refere-se à observação do i -ésimo genótipo na j -ésima repetição, μ é o intercepto, g_i é o efeito aleatório do i -ésimo genótipo com $g_i \sim N(0, \sigma_g^2)$, em que σ_g^2 é a variância genética, e e_{ij} é o erro aleatório associado ao i -ésimo genótipo avaliado na j -ésima repetição, com $e_{ij} \sim N(0, \sigma_e^2)$, em que σ_e^2 é a variância residual.

Os componentes de variância foram estimados via REML e a significância da variância genotípica verificada pelo teste da razão de verossimilhança (do inglês, *Likelihood Ratio Test* – LRT) a 5% de probabilidade. As médias ajustadas para cada caráter foram obtidas a partir dos BLUPs.

Herdabilidades no sentido amplo foram calculadas como segue:

$$H^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \frac{\sigma_e^2}{r}}$$

em que r é o número de repetições.

Tabela 1. Caracteres morfológicos e agronômicos avaliados para os anos 2016 e 2017.

Ano	Categoria	Característica	Unidade de medida
2016	Morfológicos	Contorno da folha (LEAFSHAP1)	notas de 1 a 7
		Tipo de lóbulo da folha (LEAFSHAP2)	notas de 0 a 9
		Número de lóbulos da folha (LEAFSHAP3)	notas de 1 a 9
		Forma do lóbulo central (LEAFSHAP4)	notas de 0 a 9
		Número de folhas/planta medido em 12 dias (LEFTPP_TP1)	
		Número de folhas/planta medido em 30 dias (LEFTPP_TP2)	
		Número de folhas/planta medido em 58-62 dias (LEFTPP_TP3)	
		Altura de planta medido em 11 dias (PLANTH_TP1)	cm
		Altura de planta medido em 30 dias (PLANTH_TP2)	cm
		Diâmetro dos entrenós da vinha (VINDIA)	mm
		Tamanho da folha madura (LFSIZE)	cm
		Comprimento do pecíolo (PETIOL)	notas de 1 a 9
		Área foliar (LA)	mm ²
	Agronômicos	Peso seco da raiz (SRDW)	g
		Peso fresco da raiz (SRFW)	g
		Peso seco da vinha (VDW)	g
Peso fresco da vinha (VFW)		g	
Número de raízes do tipo lápis (PTRN)			
Peso fresco de raízes do tipo lápis (PTRFW)			
Número de raízes (NOSR)		Raiz/planta	
2017	Morfológicos	Tamanho da folha madura (LFSIZE)	cm
		Comprimento do pecíolo (PETIOL)	notas de 1 a 9
		Diâmetro dos entrenós da vinha (VINDIA)	mm
Agronômicos	Peso seco da raiz (SRDW)	g	
	Peso fresco da raiz (SRFW)	g	
	Peso seco da vinha (VDW)	g	
	Peso fresco da vinha (VFW)	g	
	Número de raízes do tipo lápis (PTRN)		
	Peso fresco de raízes do tipo lápis (PTRFW)		
	Número de raízes (NOSR)	Raiz/planta	
	Superfície total de folhagem por unidade de área do solo (LAI)		

As correlações genéticas foram obtidas para os pares de caracteres por meio da correlação de Pearson a partir dos BLUPs como segue:

$$\rho = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sqrt{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2} \cdot \sqrt{\sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2}}$$

em que x_1, x_2, \dots, x_n e y_1, y_2, \dots, y_n são os BLUPs referentes às duas variáveis.

Todas as análises foram realizadas no software R, com o auxílio do pacote *sommer* v.4.1.2 (Covarrubias-Pazarán, 2018).

3.2 Análise genotípica

3.2.1 Mapa genético

Os dados moleculares consistiram na genotipagem da população de *I. trifida* e dos dois genótipos parentais, i.e. 210 indivíduos, em relação a 21.314 SNPs a partir da metodologia genotipagem por sequenciamento (do inglês, *genotyping-by-sequencing* – GBS) conforme descrito por Wu et al. (2018). Verificou-se que havia dados perdidos, então foi feita uma filtragem para marcadores com 20% de informação perdida. Também foi feita uma filtragem para indivíduos com 50% de informação perdida.

Em seguida, foi verificada a segregação dos marcadores por meio do teste de Qui-quadrado (nível de significância global de 5% usando a correção de Bonferroni). Esse teste avaliou se os marcadores seguem as segregações esperadas de 1:1 (originados de cruzamentos do tipo D1.10 $aa \times ab$ ou D2.15 $ab \times aa$) ou 1:2:1 (do tipo B3.7 $ab \times ab$), a depender dos genótipos dos genitores para marcadores bialélicos (Wu et al., 2002).

O próximo passo foi a construção do mapa de ligação. Para isso, foram calculadas as frequências de recombinação entre pares de marcadores e feito o agrupamento desses marcadores, primeiro, aproveitando-se do genoma de referência e, depois, com base nas estimativas de frequência de recombinação (*de novo*) em grupos de ligação utilizando o método de agrupamento de pares não-ponderado com média aritmética (*unweighted pair group method with arithmetic mean* – UPGMA). O agrupamento foi, então, comparado com a informação genômica contida no genoma de referência.

O ordenamento dos marcadores foi, inicialmente, baseado no genoma de referência (Wu et al., 2018). Eventuais discordâncias entre ordenamento genômico e fração de recombinação foram avaliadas utilizando mapas de calor (*heatmaps*). *Gaps* superiores a 10 cM entre marcadores determinaram a separação dos marcadores em subgrupos para posterior correção manual; subgrupos de até 10 marcadores e marcadores originados de outros cromossomos foram submetidos à função *try_seq()*, que testa a posição desses marcadores, um por um, ao longo do grupo de ligação com o qual apresentou evidência de ligação e determina as melhores posições de acordo com a verossimilhança daquela ordem. Esta análise foi feita somente depois das grandes inversões terem sido corrigidas. Na estimação final do mapa, considerou-se um erro global na cadeia oculta de Markov foi de 0,15.

A conversão de fração de recombinação em distância genética foram realizadas utilizando a função de mapeamento de Kosambi (1943). Essas análises foram feitas no software R, com o auxílio do pacote *Onemap* v.3.0 (Margarido et al., 2007).

3.2.2 Análise de QTL

Para o mapeamento de QTL, foi utilizada a abordagem de mapeamento por intervalo composto (CIM) para cada caráter. O ponto de partida foi um arquivo (.raw) exportado do *Onemap* contendo a informação dos marcadores utilizados na construção do mapa, bem como a informação de mapa propriamente dita, mais as médias ajustadas de caracteres fenotípicos das combinações caráter-ano. Para a realização do CIM, o cálculo da probabilidade multiponto de genótipos do QTL, condicional à informação de mapa, foi realizado a cada 1 cM.

O mapeamento por intervalo composto foi conforme o modelo abaixo:

$$y_j = Z_j\gamma + \alpha_p^*x_{pj}^* + \alpha_q^*x_{qj}^* + \delta_{pq}^*x_{pj}^*x_{qj}^* + \varepsilon_j$$

em que y_j é o fenótipo do j -ésimo indivíduo ($j = 1, 2, \dots, n$); α_p e α_q são os efeitos aditivos do QTL para os respectivos genitores; δ_{pq} é o efeito da interação intra-locos (efeito de dominância); x_{pj}^* e x_{qj}^* são as respectivas variáveis indicadoras; e $\varepsilon_j \sim N(0, \sigma_\varepsilon^2)$ é o erro. Z_j é a matriz da j -ésima linha; γ é o vetor $(1 + 3c) \times 1$ contendo o intercepto μ e c , os coeficientes dos parâmetros de regressão linear múltipla (α_{pc} , α_{qc} e δ_{pqc}) para cada cofator. As variáveis indicadoras recebem os seguintes valores:

$$x_{pj}^* \begin{cases} 1 \text{ se } P^1Q^1 \\ 1 \text{ se } P^1Q^2 \\ -1 \text{ se } P^2Q^1 \\ -1 \text{ se } P^2Q^2 \end{cases} \text{ e } x_{qj}^* \begin{cases} 1 \text{ se } P^1Q^1 \\ -1 \text{ se } P^1Q^2 \\ 1 \text{ se } P^2Q^1 \\ -1 \text{ se } P^2Q^2 \end{cases}$$

Os cofatores permitem o controle dos efeitos de QTL localizados fora da região de mapeamento, aumentando o poder do CIM quando comparado ao IM, por exemplo. No máximo, 10 cofatores foram selecionados e fixados ao longo do genoma para cada caráter, separadamente de acordo com o Critério de Informação de Akaike ($k = 2$) (Akaike, 1973). O tamanho de janela (*window size*) igual a 20 cM evitou que cofatores fossem adicionados ao modelo quando a busca foi realizada dentro desta janela.

Foram realizadas 1.000 permutações para definir o limite de detecção do QTL a 5% de significância. Após a determinação do número e das posições dos QTLs, foi realizada a caracterização de cada um baseado nas localizações dos picos, identificando, assim, seus efeitos significativos, padrões de segregação e fases de ligação com cada marcador flanqueador. Essas análises foram feitas no software R, com o auxílio do pacote *fullsibQTL* v.0.0.901 (Gazaffi et al., 2014).

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Análise fenotípica

Após uma análise exploratória dos dados e a análise de modelos mistos para os dois anos, foi possível obter as herdabilidades no sentido amplo para cada caráter e seus componentes de variância (Tabela 2). As médias ajustadas para cada ano (Figura 1 e Figura 11. *Boxplots* das médias ajustadas dos dados brutos com as contagens de observações para cada ano. Figura 11) foram utilizadas nos cálculos das correlações (Figura 2 e Figura 3).

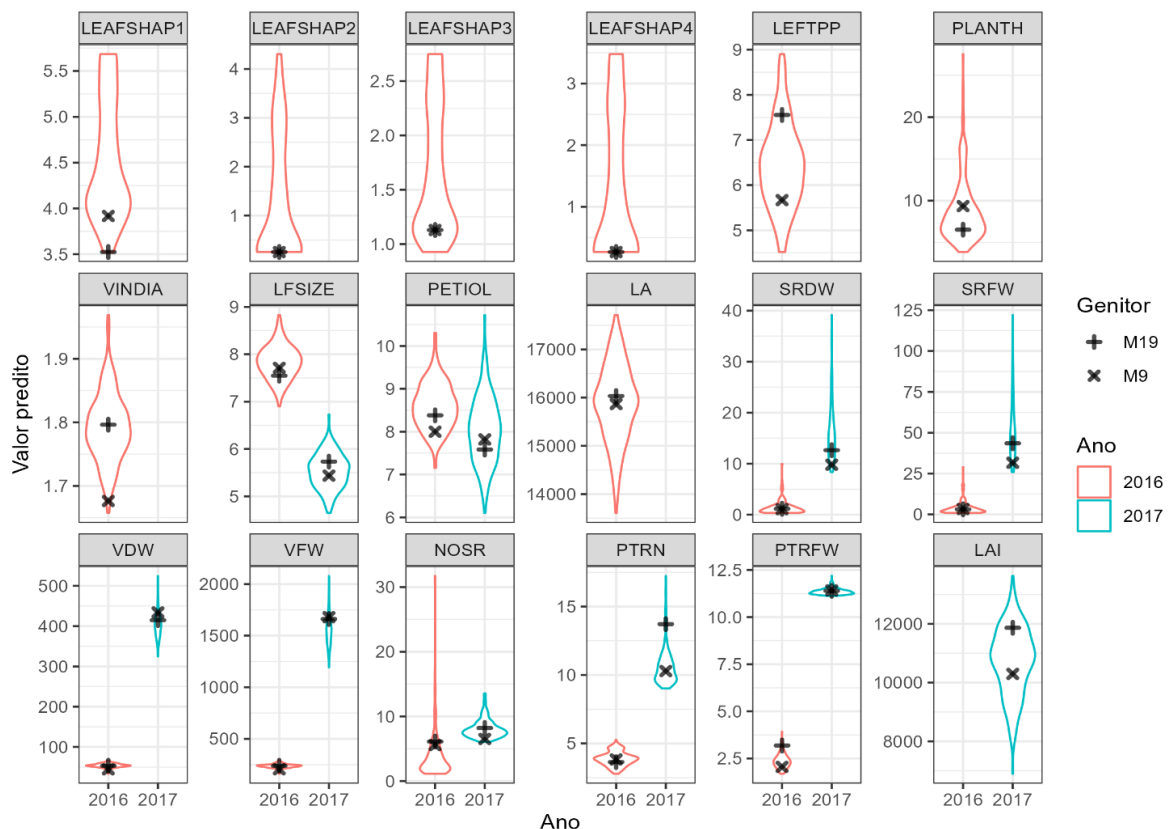


Figura 1. Médias ajustadas para os caracteres dos anos 2016 e 2017.

Para 2016, as herdabilidades variaram de 0,37 a 0,80. Os caracteres com maior herdabilidade foram LEAFSHAP2, LEAFSHAP3 e LEAFSHAP4, enquanto a menor estimativa foi obtida para VINDIA. Para 2017, as herdabilidades variaram de 0 a 0,58. O caráter com maior herdabilidade foi SRFW, e a menor estimativa foi obtida, também, para VINDIA por consequência de uma variância zero entre as progênes.

Tabela 2. Componentes de variância (σ_g^2) e herdabilidades (H^2) para os caracteres agrônômicos e morfológicos avaliados nos anos 2016 e 2017. Testes da razão de verossimilhança (***) $P < 0,001$ para os componentes de variância dos genótipos.

Ano	Característica	Média (μ)	σ_g^2	CV	H^2
2016	Contorno da folha (LEAFSHAP1)	4,52	0,53 ***	0,16	0,78
	Tipo de lóbulo da folha (LEAFSHAP2)	1,33	1,95 ***	1,04	0,80
	Número de lóbulos da folha (LEAFSHAP3)	1,68	0,45 ***	0,40	0,80
	Forma do lóbulo central (LEAFSHAP4)	1,34	1,75 ***	0,98	0,80
	Número de folhas/planta medido em 12 dias (LEFTPP_TP1)	6,44	1,70 ***	0,20	0,53
	Número de folhas/planta medido em 30 dias (LEFTPP_TP2)	9,37	3,26 ***	0,19	0,59
	Número de folhas/planta medido em 58 a 62 dias (LEFTPP_TP3)	72,74	545,60 **	0,32	0,30
	Altura de planta medido em 11 dias (PLANTH_TP1)	8,85	24,58 ***	0,56	0,64
	Altura de planta medido em 30 dias (PLANTH_TP2)	44,21	259,29 ***	0,39	0,74
	Diâmetro dos entrenós da vinha (VINDIA)	1,79	0,00 ***	0,04	0,37
	Tamanho da folha madura (LFSIZE)	7,82	0,24 ***	0,06	0,50
	Comprimento do pecíolo (PETIOL)	8,59	0,74 ***	0,10	0,39
	Área foliar (LA)	15893,23	1516030 ***	0,07	0,41
	Peso seco da raiz (SRDW)	1,43	2,20 ***	1,03	0,75
	Peso fresco da raiz (SRFW)	4,03	20,34 ***	1,11	0,76
	Peso seco da vinha (VDW)	54,04	37,17 ***	0,11	0,58
	Peso fresco da vinha (VFW)	238,26	497,33 ***	0,09	0,63
	Número de raízes do tipo lápis (PTRN)	3,87	0,69 ***	0,21	0,38
	Peso fresco de raízes do tipo lápis (PTRFW)	2,35	0,41 ***	0,27	0,32
	Número de raízes (NOSR)	3,88	17,05 ***	1,06	0,71
2017	Tamanho da folha madura (LFSIZE)	5,53	0,27 ***	0,09	0,31
	Comprimento do pecíolo (PETIOL)	8,02	1,61 **	0,15	0,22
	Diâmetro dos entrenós da vinha (VINDIA)	3,34	0,00	0	0
	Peso seco da raiz (SRDW)	16,15	59,01 ***	0,47	0,39
	Peso fresco da raiz (SRFW)	52,83	626,88 ***	0,47	0,43
	Peso seco da vinha (VDW)	402,58	3903,56 .	0,15	0,12
	Peso fresco da vinha (VFW)	1545,10	71496,69 *	0,17	0,15
	Número de raízes do tipo lápis (PTRN)	10,63	9,79	0,29	0,10
	Peso fresco de raízes do tipo lápis (PTRFW)	11,36	1,09	0,09	0,01
	Número de raízes (NOSR)	8,08	6,08 **	0,30	0,20
	Superfície total de folhagem por unidade de área do solo (LAI)	10737,84	2495074 ***	0,14	0,35

Devarajan et al. (2013) realizou um trabalho com vinte e dois genótipos, cujo objetivo foi fazer uma estimativa da natureza e magnitude da variabilidade entre morfologia, rendimento e componentes do rendimento e outras características na batata-doce, vinte e dois caracteres foram avaliados dentre eles contorno da folha, forma do lóbulo central, tamanho da folha

madura e comprimento do pecíolo com herdabilidades, em percentagem, 100, 100, 26 e 92,52, respectivamente.

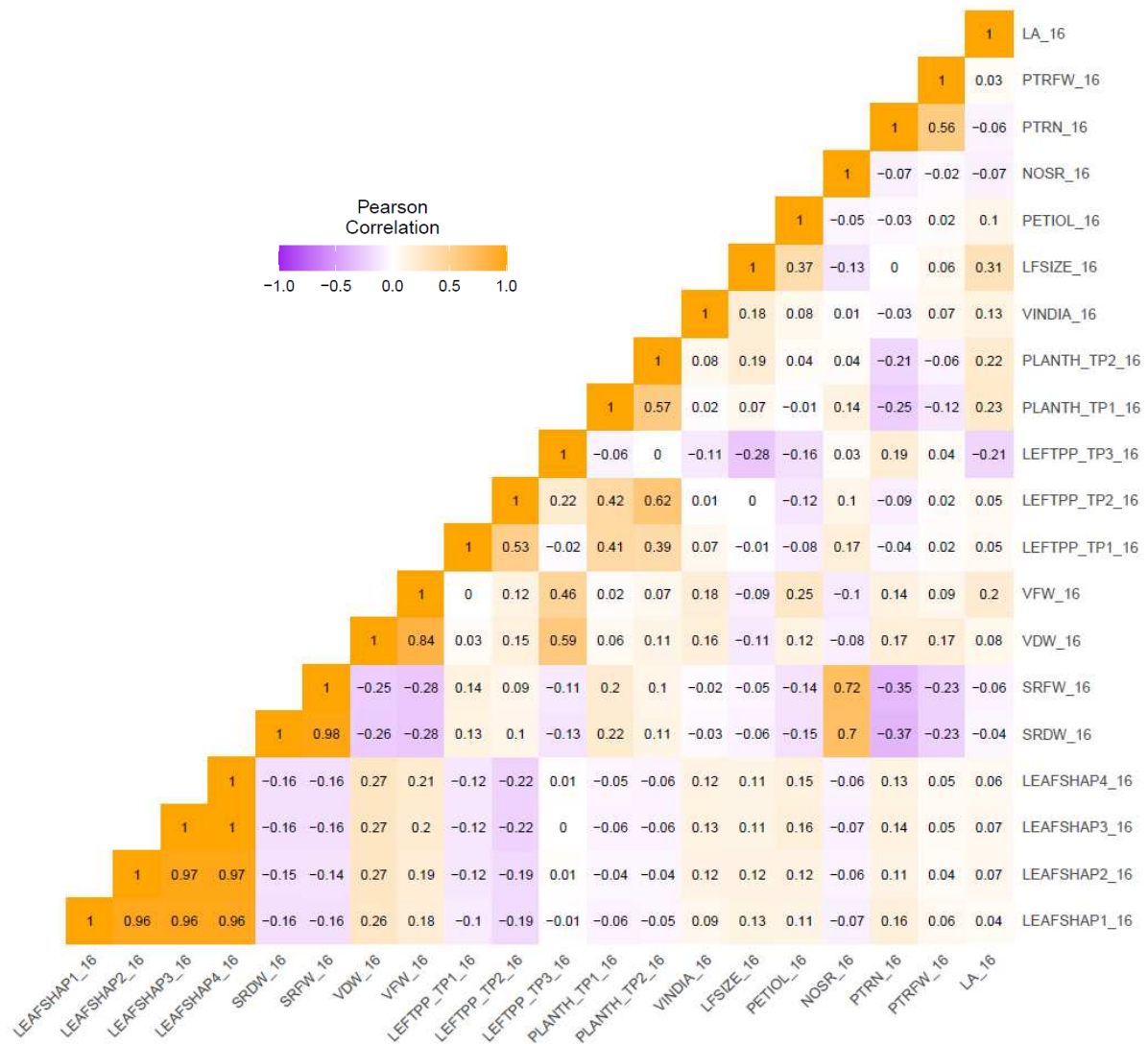


Figura 2. Correlação entre os caracteres contorno da folha, tipo de lóbulo e número de lóbulos da folha, forma do lóbulo central, número de folhas/planta medido em 12 dias, em 30 dias e em 58 a 62 dias, altura de planta medido em 11 dias e em 30 dias, diâmetro dos entrenós da vinha, tamanho da folha madura, comprimento do pecíolo, área foliar, pesos seco e fresco da raiz de armazenamento, pesos seco e fresco da vinha, número e peso fresco de raízes do tipo lápis, e número de raízes no experimento realizado em casa-de-vegetação (2016).

Guardadas as diferenças entre as espécies e nos tamanhos de população usados em cada estudo, os resultados dos pesquisadores corroboram, em parte, com o resultados deste trabalho, em que para LEAFSHAP1 e LEAFSHAP4, avaliadas apenas em 2016, apresentaram herdabilidades 0,78 e 0,80, respectivamente, herdabilidades altas assim como nos resultados de Devarajan et al. (2013). Para LFSIZE, avaliada nos dois anos, apresentou herdabilidades 0,50

(2016) e 0,31 (2017). A única característica que difere é PETIOL, também avaliada nos dois anos, que apresentou herdabilidades menores em comparação, 0,39 em 2016 e 0,22 em 2017.

A amplitude das correlações no experimento de casa-de-vegetação foi de $-0,37$ a 1 . Como esperado, as correlações entre VDW e VFW ($0,84$), e SRDW e SRFW ($0,98$) foram altas. As correlações entre os pesos de raiz de armazenamento (SRFW ou SRDW) e vinha (VFW ou VDW) variaram de $-0,28$ a $-0,25$. SRFW e SRDW correlacionaram-se positivamente com NOSR ($0,72$ e $0,7$, respectivamente), negativamente com PTRN ($-0,35$ e $-0,37$, respectivamente) e com PTRFW também ($-0,23$ e $-0,23$, respectivamente).

Os caracteres LEAFSHAP1 e LEAFSHAP3 apresentaram correlações altas entre si ($0,96$), e VDW e VFW se correlacionaram positivamente com os caracteres morfológicos LEAFSHAP1, 2, 3 e 4. A correlação perfeita (1) foi entre LEAFSHAP3 e LEAFSHAP4.

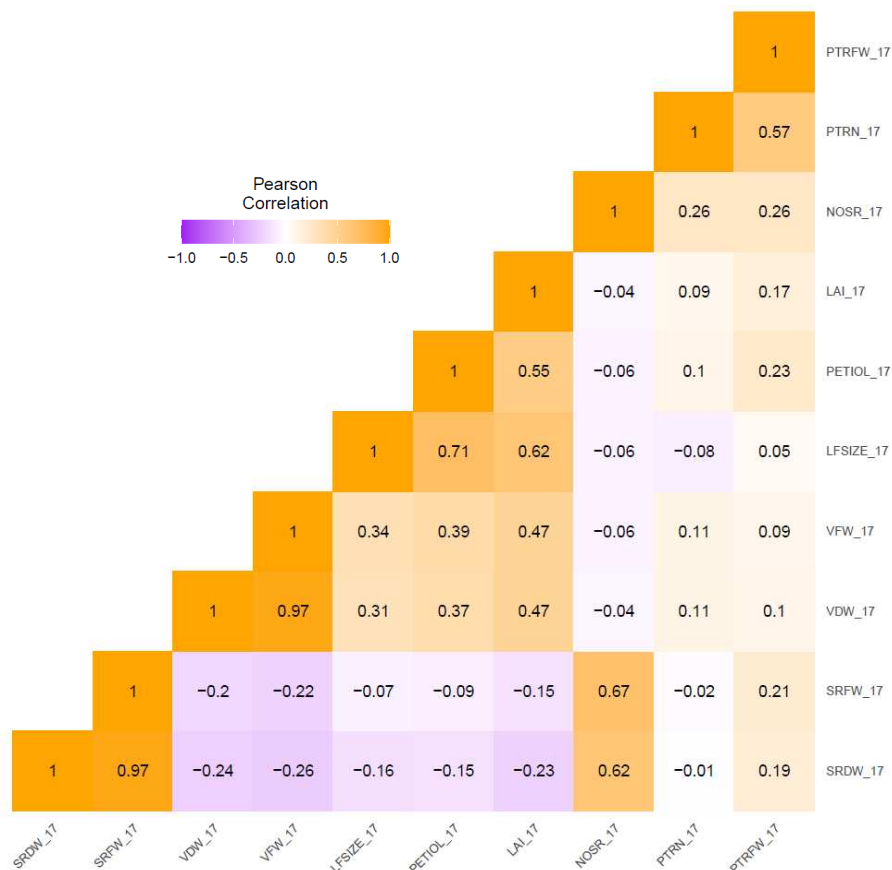


Figura 3. Correlação entre os caracteres tamanho da folha madura, comprimento do pecíolo, diâmetro dos entrenós da vinha, pesos seco e fresco da raiz de armazenamento, pesos seco e fresco da vinha, número e peso fresco de raízes do tipo lápis, número de raízes de armazenamento, e superfície total de folhagem por unidade de área do solo no experimento realizado em campo (2017).

No experimento de campo, as correlações variaram de $-0,26$ a $0,97$. Foram obtidas correlações altas entre VDW e VFW ($0,97$) e entre SRDW e SRFW ($0,97$), tal como observado

em casa-de-vegetação. Superfície total de folhagem por unidade de área do solo (LAI), um caractere de qualidade, se correlacionou positivamente com os caracteres morfológicos PETIOL, LFSIZE, VFW e VDW (0,55, 0,62, 0,47 e 0,47, respectivamente), já com SRFW e SRDW foi negativa (-0,15 e -0,23, respectivamente).

Em ambos os anos avaliados, SRFW, SRDW e NOSR tiveram altas correlações entre si, e VDW, VFW e LFSIZE se correlacionaram positivamente apenas em 2017, em 2016 foi negativamente. PETIOL e LFSIZE tiveram correlações positivas nos dois anos avaliados (0,37 em 2016 e 0,71 em 2017).

Meng et al. (2013) analisaram a variabilidade da raiz de armazenamento de 105 genótipos híbridos de batata-doce em quatro cidades, Xuzhou, Yantai, Wanzhou e Nanchang, na China. Entre os caracteres avaliados estão peso fresco e teor de matéria da raiz de armazenamento de batata-doce, assim como teor de proteína e de amido. Em Xuzhou, o peso seco da raiz se correlacionou positivamente com teor de amido e os pesos fresco e seco da raiz se correlacionaram negativamente com teor de proteína, já em Nanchang, peso seco da raiz teve correlação positiva com teor de amido e, em Wanzhou, foi peso fresco da raiz com o teor de amido.

As análises de correlação obtidas revelaram uma performance diferente de *I. trifida* avaliada em condições de campo e casa-de-vegetação, isso destaca a importância da avaliação de ensaios em condições de campo para estimação de valores genéticos da cultura mais próximos àqueles geralmente observados pelos produtores. De modo geral, houve redução da magnitude das correlações no experimento de campo quando comparado ao da casa-de-vegetação, provavelmente pela maior dificuldade de controle local agregado ao delineamento utilizado no experimento de campo, já que na casa-de-vegetação há um maior controle ambiental quando em comparação ao campo.

4.2 Análise genotípica

4.2.1 Mapa genético

Inicialmente, havia 210 indivíduos e 21.314 marcadores distribuídos nos tipos de segregação B3.7 (10.255), D1.10 (6.048) e D2.15 (5.011) e 72% de dados presentes. Em seguida, 12.984 marcadores foram eliminados na filtragem para 20% de dados perdidos, resultando em 8.330 marcadores, divididos nos mesmos tipos de segregação B3.7 (4.537), D1.10 (1.943) e D2.15 (1.850), que seguiram nas análises. Finalmente, após a filtragem para indivíduos que apresentaram 50% de dados perdidos, 11 indivíduos foram descartados e, dos 210, sobraram 199. Após a verificação da segregação dos marcadores pelo teste do Qui-quadrado (nível de significância global de 5% usando a correção de Bonferroni) com os marcadores filtrados, verificou-se que havia 22% de distorção e o total de marcadores não-distorcidos foi 6.464.

Para facilitar as análises, os grupos de ligação (LG) foram nomeados de acordo com os cromossomos de origem da maioria dos SNPs de seu respectivo grupo. Na análise de frações de recombinação dois-pontos com os marcadores não-distorcidos, e, aproveitando-se do agrupamento e da ordem do genoma de referência, verificou-se a presença de erros de montagem do genoma em três dos 15 cromossomos (Figura 4). Desta análise foi possível observar erros de montagem (*misassemblies*) nos cromossomos 2, 3 e 7 (Figura 7a).

Nos outros cromossomos havia evidência de apenas alguns marcadores apresentando inconsistências de acordo com os *heatmaps*. Desse modo, alguns grupos tiveram marcadores originalmente atribuídos a outros cromossomos detectados usando UPGMA. Este método foi utilizado para agrupar segundo as estimativas de frequência de recombinação (*de novo*) (Figura 5) e marcadores inconsistentes foram removidos (Figura 7b). Aqueles com evidência de ligação em outros grupos de ligação foram reunidos para a rodada de *try_seq*.

Os grupos de marcadores separados por mais de 10 cM de *gap* foram atribuídos a subgrupos, resultando em 30 subgrupos. Verificado os *misassemblies* no mapa e com os subgrupos obtidos a partir da avaliação dos *gaps*, outro ordenamento foi realizado, desta vez, manualmente.

Os grupos com marcadores originalmente atribuídos a outros cromossomos detectados usando UPGMA e os marcadores do mesmo cromossomo que não foram adicionados na etapa de ordenação manual foram analisados para encontrar melhores posições para eles (Figura 6). A função utilizada, *try_seq*, permitiu adicionar um marcador mal posicionado no grupo de ligação a qual ele pertencia na posição mais verossímil, após testá-lo em cada intervalo entre marcadores.

Os cromossomos 2, 3 e 7 que antes apresentaram erros de montagem foram corrigidos (Figura 7c). Para melhor visualização, na Figura 8, estão representados os as posições originais nos cromossomos e finais dos marcadores nos grupos de ligação.

Para construir o primeiro mapa de batata-doce utilizando SNPs, Mollinari et al. (2020) estudaram uma população de 315 indivíduos do cruzamento entre Beauregard e Tanzania, e utilizaram os genomas de referência de *I. trifida* e *I. triloba* (Wu et al., 2018) para comparação. Os pesquisadores relatam a alta colinearidade entre os genomas desses dois diploides selvagens e o da batata-doce, e descrevem a ocorrência de pequenas inversões cromossômicas nos grupos de ligação 2, 6 e 7, e uma maior no LG 3, o que representaria modificações estruturais únicas da batata-doce. Essas inversões, principalmente nos LGs 2, 3 e 7, foram, na verdade, resultantes dos erros de montagem nos cromossomos que foram corrigidos no presente trabalho.

No total, 32 marcadores também foram corrigidos: dezesseis marcadores que antes não haviam sido posicionados em nenhum cromossomo (chr00) foram atribuídos após as análises (cinco marcadores atribuídos ao cromossomo 1, cinco marcadores atribuídos ao cromossomo 6, três marcadores atribuídos ao cromossomo no 7, dois marcadores atribuídos ao cromossomo 10 e um marcador atribuído o cromossomo 11), e outros dezesseis marcadores que foram originalmente atribuídos em outros cromossomos de forma incorreta (Tabela 3).

O mapa genético consistiu em 6.410 SNPs distribuídos em 15 cromossomos, o número de marcadores por cromossomo variou de 198 a 606. Os tamanhos dos cromossomos variaram de 82,73 cM (cromossomo 8) a 317,16 cM (cromossomo 1), dando um comprimento total de 2440,47 cM. O *gap* máximo dos cromossomos foi de 11,31 cM (Tabela 3 e Figura 9).

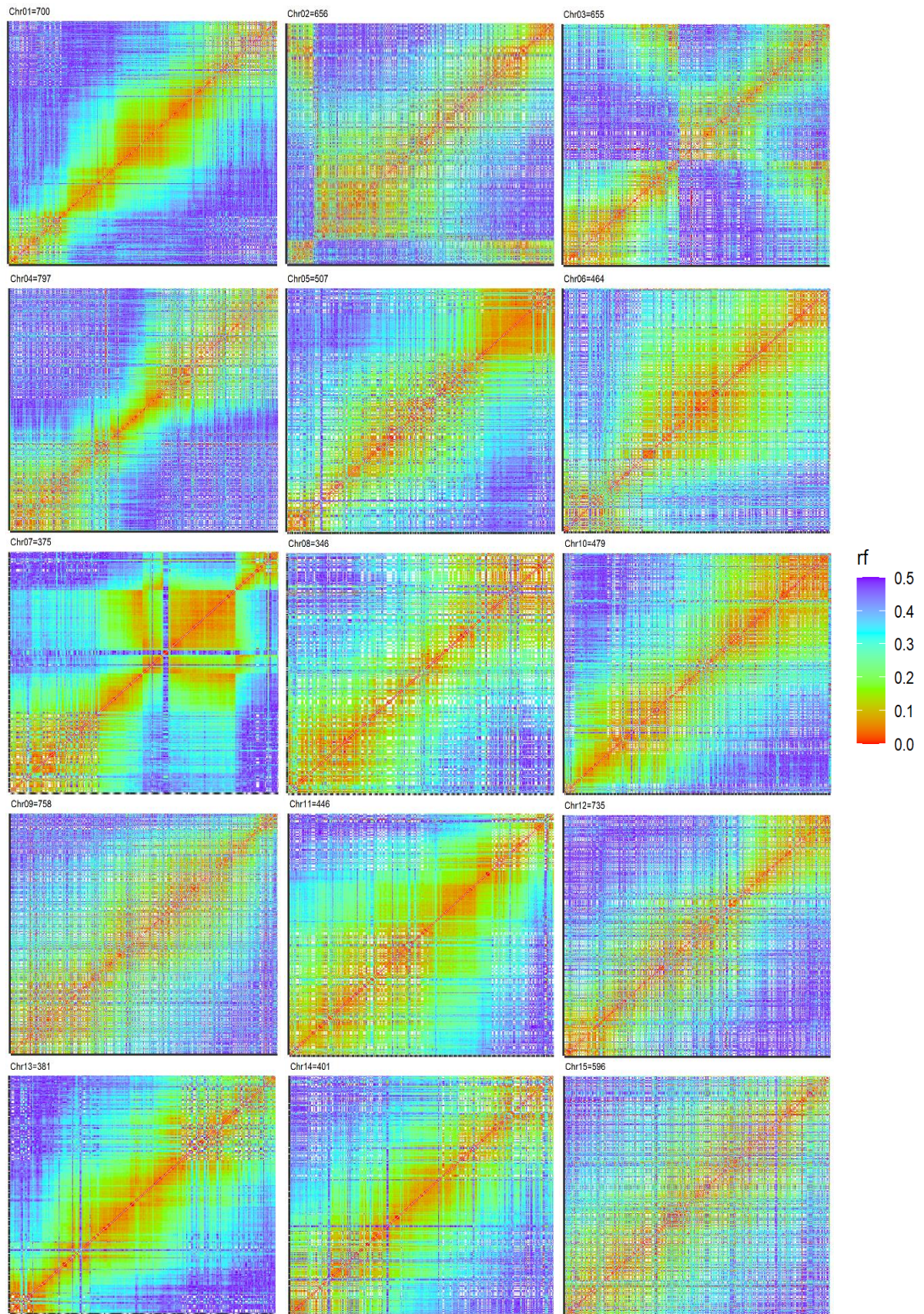


Figura 4. Agrupamento com base na informação do genoma. Da esquerda para direita, de cima para baixo, grupos de ligação de 1 a 15.

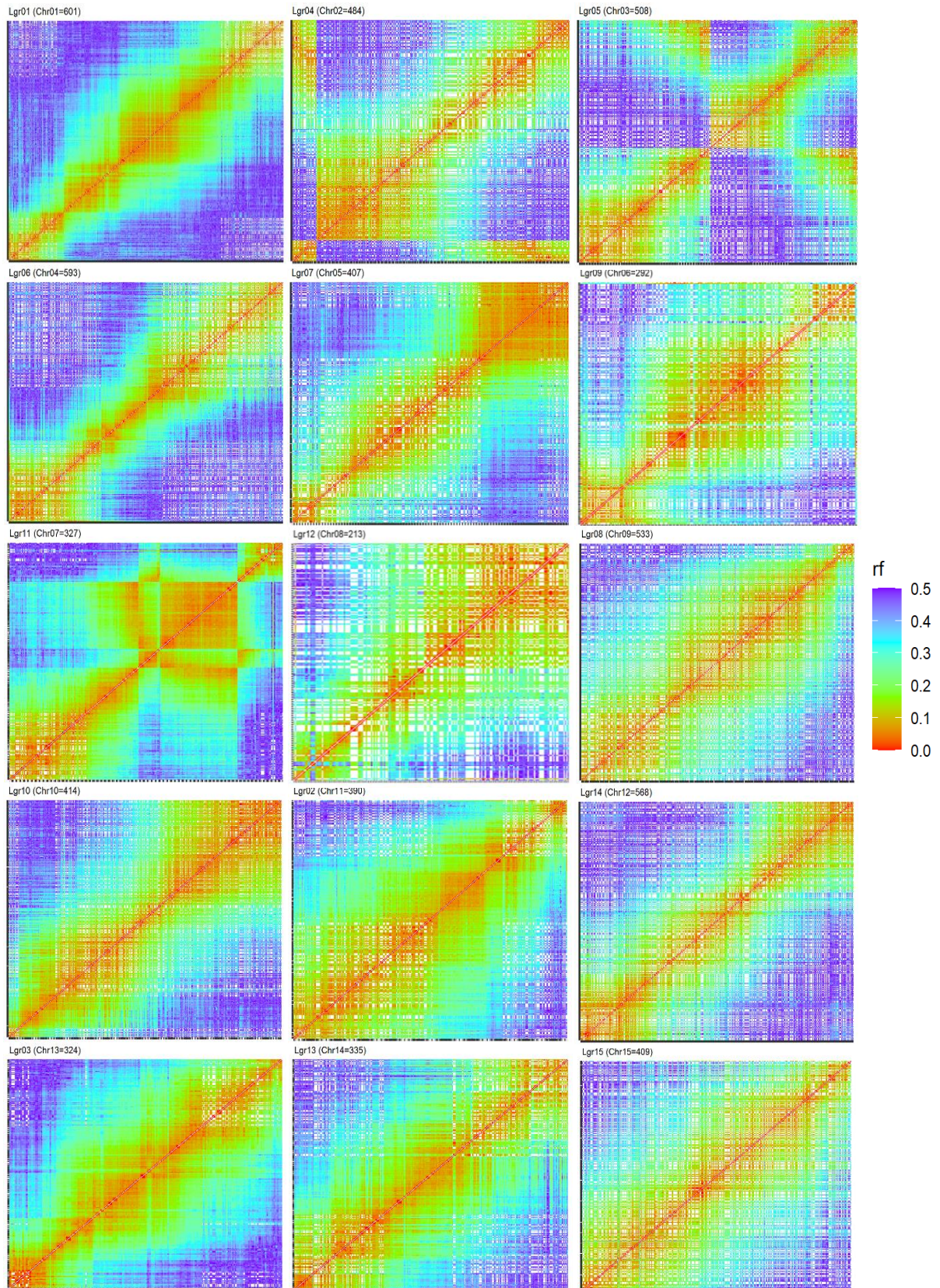


Figura 5. Agrupamento com base na informação do genoma pelo UPGMA e ordem de acordo com o genoma de referência. Da esquerda para direita, de cima para baixo, cromossomos de 1 a 15.

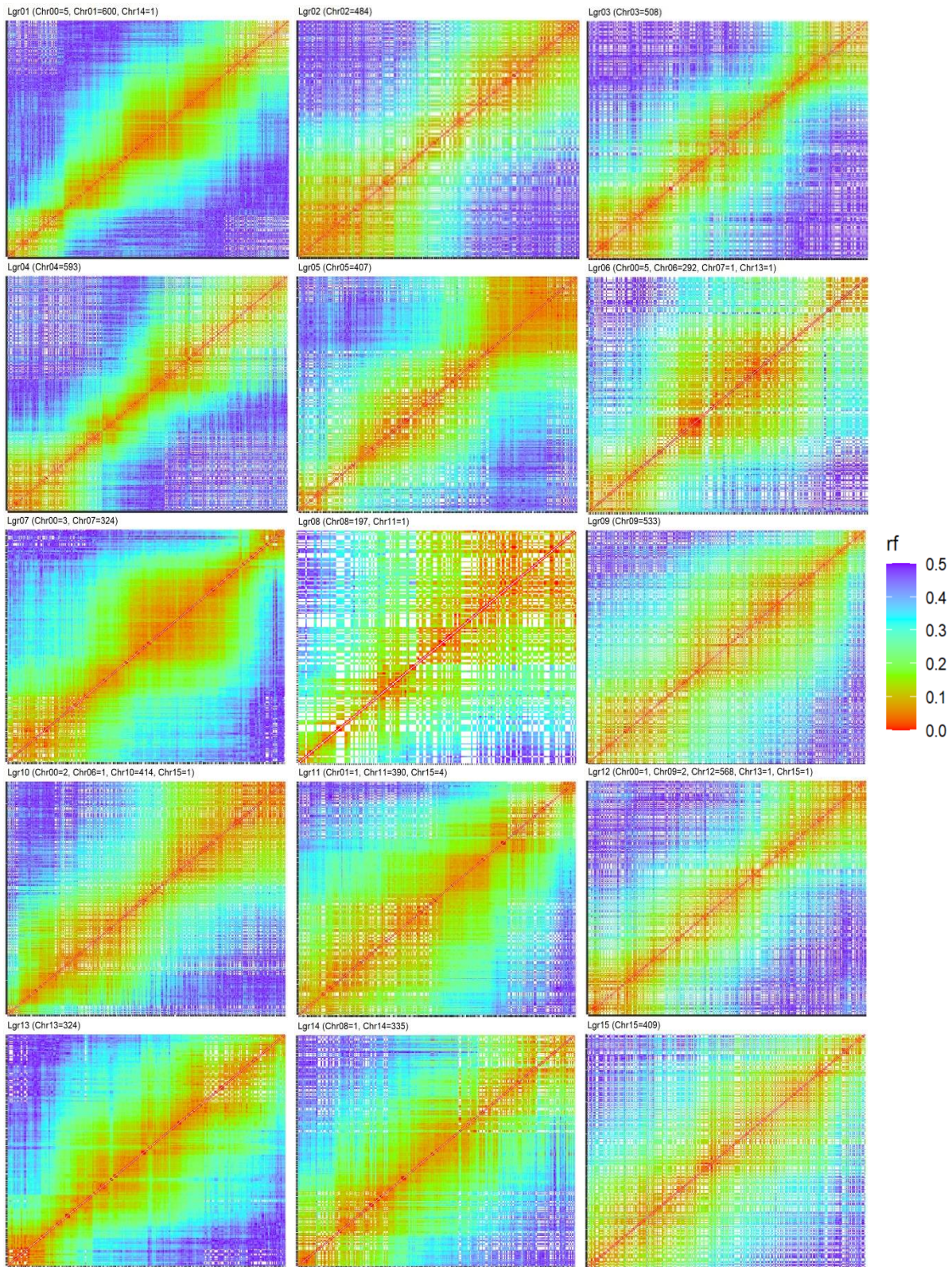


Figura 6. Todos os cromossomos propriamente ordenados, com marcadores atribuídos corretamente e melhor posicionados. Da esquerda para direita, de cima para baixo, cromossomos de 1 a 15.

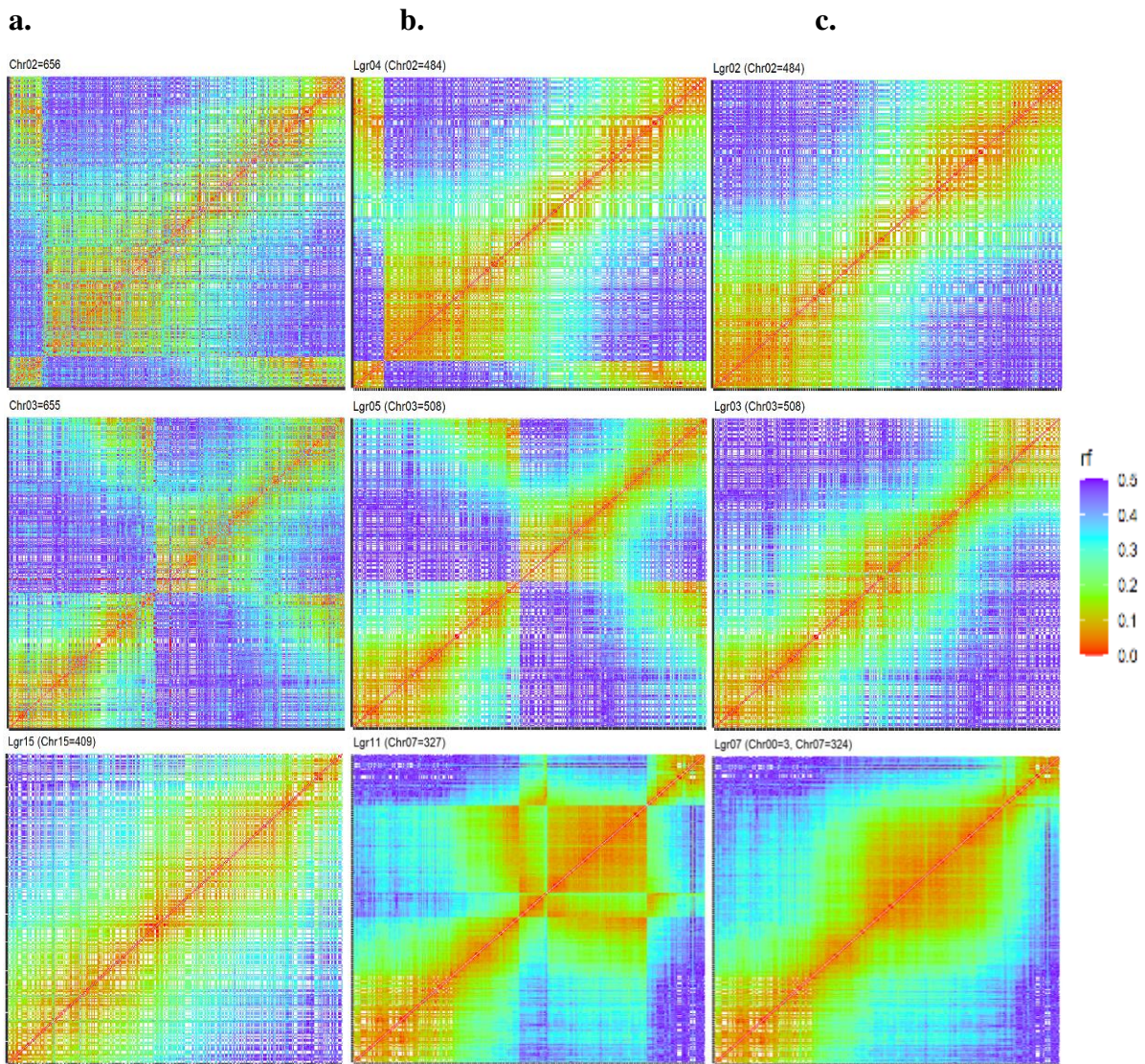


Figura 7. Evolução da ordenação dos cromossomos 2, 3 e 7 lado a lado. **a.** Agrupamento original baseado no genoma, **b.** Agrupamento *de novo* baseado no UPGMA e na ordem do genoma e **c.** Agrupamento UPGMA corrigido manualmente.

Tabela 3. Marcadores em cada cromossomo e marcadores atribuídos a cada um que antes foram atribuídos incorretamente a outros cromossomos.

Cromossomos	Total de marcadores	Quantidade de marcadores adicionados	Tamanho (cM)	Gap máximo
1	606	Chr00 = 5, Chr14 = 1	317,16	7,48
2	484	-	124,55	4,74
3	508	-	179,57	7,23
4	593	-	240,75	11,31
5	407	-	129,64	3,83
6	299	Chr00 = 5, Chr07 = 1, Chr13 = 1	107,48	5,40
7	327	Chr00 = 3	184,58	8,42
8	198	Chr11 = 1	82,73	6,89
9	533	-	121,42	3,86
10	418	Chr00 = 2, Chr06 = 1, Chr15 = 1	145,60	4,18
11	395	Chr01 = 1, Chr15 = 4	178,53	5,52
12	573	Chr00 = 1, Chr09 = 2, Chr13 = 1, Chr15 = 1	178,08	6,58
13	324	-	213,23	11,16
14	336	Chr08 = 1	144,04	5,99
15	409	-	93,11	4,24
Total	6.410	32	2440,47	96,83

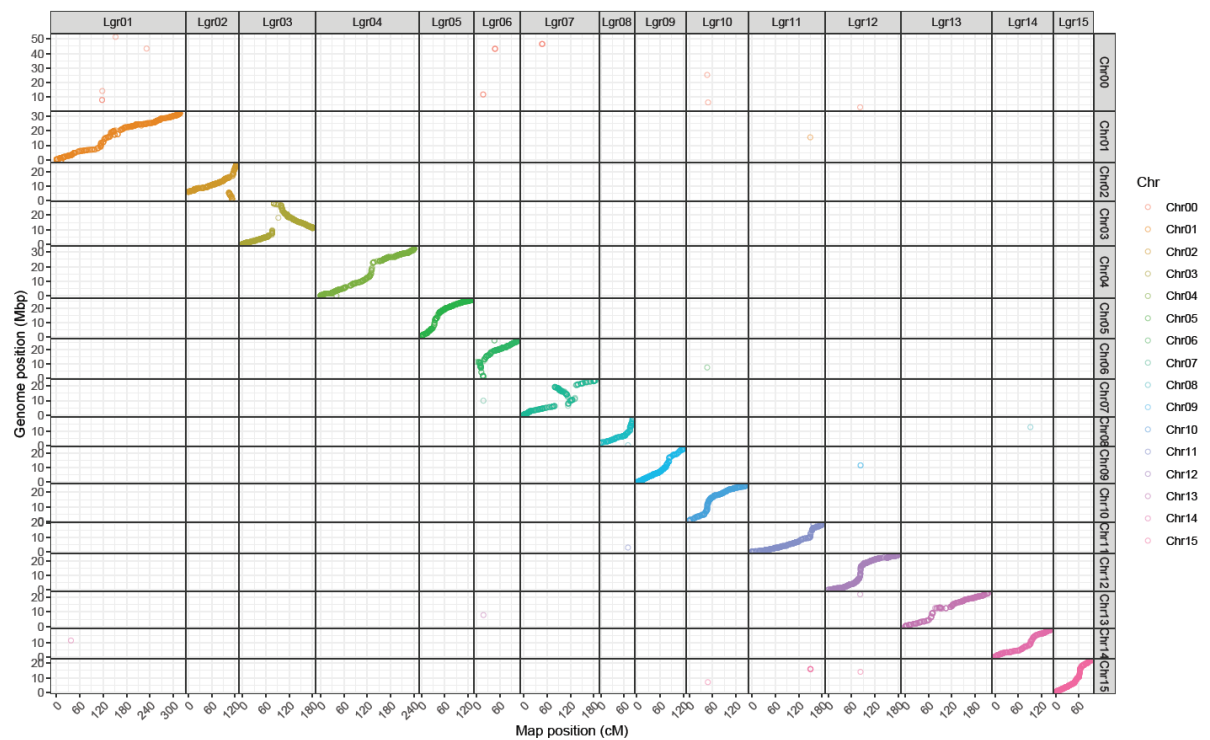


Figura 8. Grupos de ligação *versus* cromossomos.

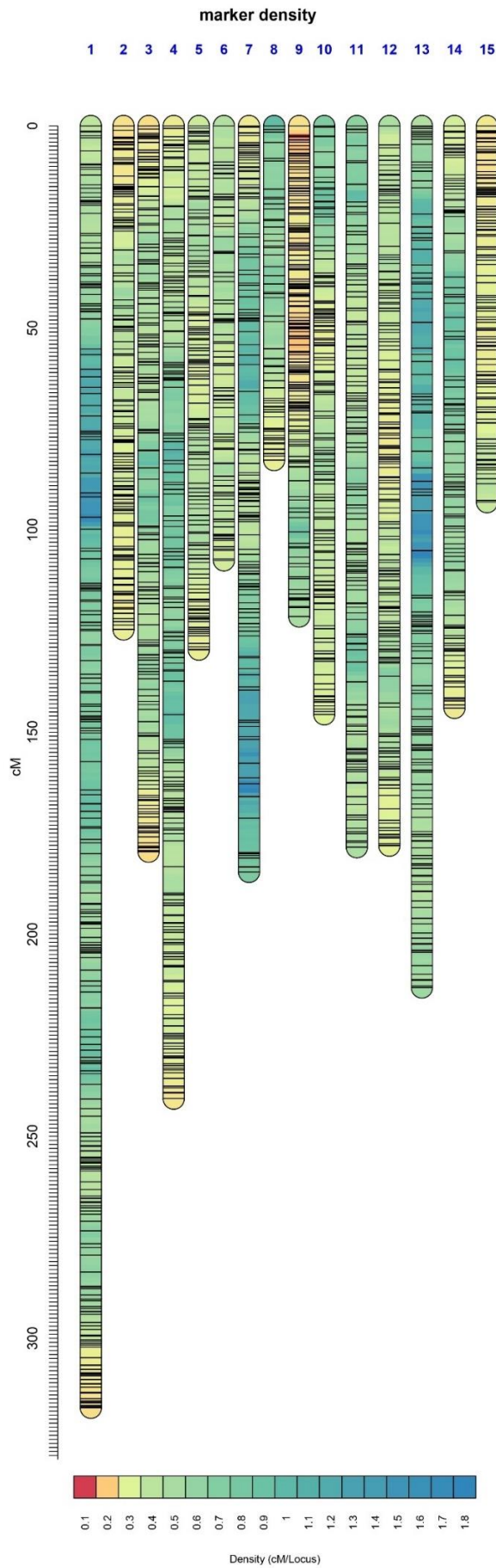


Figura 9. Mapa de ligação mostrando a densidade de marcadores em todos os cromossomos. As linhas pretas indicam as posições dos marcadores e as cores, o aumento da densidade dos marcadores, refletindo o número de marcadores em cada local do mapa.

4.2.2 Análise de QTL

Os resultados do CIM para cada característica avaliada são mostrados na Tabela 4. Ao todo, 99 QTL foram encontrados. Para os caracteres avaliados em 2016, foram detectados dois QTL para LEAFSHAP3, PTRFW e SRFW, três para LEAFSHAP1, LEAFSHAP4, LEFTPP_TP1, PLANTH_TP1, VINDIA, LA e SRDW, quatro para LEAFSHAP2, LEFTPP_TP3, PLANTH_TP2, PTRN e NOSR, cinco para LEFTPP_TP2, LFSIZE, PETIOL e VFW, e sete para VDW. Para os caracteres avaliados em 2017, foi detectado um QTL para PETIOL, PTRN e VFW, dois para LFSIZE, PTRFW, NOSR e LAI, três para VDW, quatro para SRDW e sete para SRFW. VINDIA do ano de 2017 foi excluído da análise de QTL pois não apresentava variância.

Os QTL foram localizados nos quinze grupos de ligação (LG), principalmente no cromossomo 3, onde foi encontrado 15 QTL. Além disso, nos cromossomos 5, 6 e 14 foram encontrados um QTL em cada, no cromossomo 2 apenas um QTL, nos cromossomos 7, 8 e 9 foram encontrados quatro, cinco e seis QTL, respectivamente. Nos cromossomos 4, 11 e 13 foram encontrados oito QTL em cada, no cromossomo 15 foram encontrados 9 QTL, e nos cromossomos 1 e 12 foram encontrados 11 QTL. Para um $LOD > 3$, 49 efeitos aditivos foram significativos para o genitor M9, 42 para o genitor M19, e 33 efeitos de dominância foram significativos.

Poucos trabalhos já realizaram mapeamento de QTL em *I. trifida*. Um dos poucos exemplos é de Zhao et al. (2021) que investigaram a arquitetura genética do desenvolvimento da raiz de armazenamento da espécie usando 2.892 marcadores obtidos com GBS em uma população F_1 composta por 238 indivíduos, e usando mapeamento de múltiplos QTL (MQM), os autores detectaram três QTL nos LGs 2, 6 e 13, um para cada, nos marcadores Chr02-22303618, Chr06-18698527 e Chr13-17372772, respectivamente, para caracteres relacionados ao controle do diâmetro da raiz. No presente trabalho, os únicos caracteres relacionados a raiz que apresentou QTL em um dos três encontrados de Zhao et al. (2021) foi SRFW e PTRN, avaliados no ano de 2016, que foram identificados no cromossomo 13, nos marcadores Chr13_15789908 e Chr13_21679593, respectivamente. Outro exemplo recente, também com *I. trifida*, é de Suematsu et al. (2022) que, para espessura da raiz, identificaram apenas um QTL no cromossomo 6 em seus experimentos em vaso e campo de uma população F_1 , no Japão. Embora tenham avaliado a mesma espécie que o presente estudo, diâmetro de raiz não foi investigado aqui.

O mapeamento de QTL para *I. batatas* é limitado e muitos dos trabalhos que objetivam mapear QTL na espécie são voltados para o conteúdo de amido e β -caroteno, caracteres

relacionados a rendimento, e resistência a algum tipo de patógeno, como vírus e nematoides (Haque et al., 2020; Ma et al., 2020; Oloka et al., 2021; Pereira et al., 2020; Sasai et al., 2019; Zheng et al., 2023).

Pereira et al. (2020) realizaram um mapeamento de QTL para características relacionadas ao rendimento/produção da batata-doce com uma população F_1 de 298 indivíduos obtida do cruzamento de Beauregard, uma variedade de polpa laranja, e Tanzania, uma de polpa creme. Usando dois modelos para as análises, REMIM (mapeamento por intervalos múltiplos, de efeito aleatório) e FEIM (mapeamento por intervalos, de efeito fixo), obtiveram treze QTL para o primeiro modelo e doze para o segundo. No primeiro modelo, o grupo de ligação 15 (LG15) apresentou quatro QTL para os caracteres número de raízes não-comerciais (NONC) (com pico em 4.437.217 pb, abrangendo 2.225.465 a 5.613.152 pb), número de raízes não-comerciais totais (TNR) por planta (pico em 5.613.152 pb, abrangendo 1.976.149 a 17.701.006 pb), rendimento de raízes comerciais (CYTHA) (pico em 477.772 pb, abrangendo posições de 21.822 a 1.915.814 pb), e rendimento de raízes comerciais totais (RYTHA) (pico 477.772 pb, abrangendo 21.822 a 1.976.149 pb). Já no segundo modelo, cinco QTL no LG15 para os mesmos caracteres, sendo dois atribuídos a NONC.

Outra coisa interessante foram os LGs 1 e 3 para o primeiro método, que também apresentaram um QTL, cada, para número de raízes comerciais (NOCR) (LG1 com pico em 21.766.797 pb, abrangendo 15.917.835 a 23.289.854 pb, e LG3 com pico em 1.591.872 pb, abrangendo 32.030 a 3.664.896 pb), NONC (LG1 com pico em 22.334.649 pb, abrangendo 20.332.569 a 24.033.209, e LG3 com pico em 806.480 pb, abrangendo 32.030 a 3.972.955 pb), e TNR (LG1 com pico em 22.187.065 pb, abrangendo 20.332.569 a 23.289.854 pb, e LG3 com pico em 1.591.872 pb, abrangendo 806.480 a 3.417.617 pb). Mais QTL apareceram para os caracteres NONC (pico em 1.591.872 pb, abrangendo 806.480 a 3.417.617 pb), TNR (pico em 23.304.855 pb, abrangendo 18.827.245 a 24.516.154 pb) e rendimento da folhagem (FYTHA) (pico em 2.508.929 pb, abrangendo 1.518.491 a 21.555.353 pb) no LG 10. Todos os valores em pares de base (pb) comparados ao genoma de *I. trifida*. Embora, para o presente trabalho, a espécie tenha sido diferente, observou-se que o cromossomo 15 também apresentou vários QTL relacionados a caracteres agrônômicos como em VFW e NOSR, analisados em 2016, e, para os caracteres analisados em 2017, um QTL em SRDW e SRFW contribuindo com dois QTL.

Usando a mesma população F_1 de mapeamento biparental, Beauregard \times Tanzania, Gemenet et al. (2020) identificaram QTL colocalizados nos grupos de ligação 3 e 12 que afetam o amido (LG3 – pico em 3.185.578 pb, e LG12 – pico em 22.197.168 pb), β -caroteno (LG3 – pico em 2.994.719 pb, e LG12 – pico em 22.131.994 pb), e suas características correlacionadas,

matéria seca (LG3 – picos em 3.185.578 pb e 11.501.067 pb, e LG12 – pico em 22.369.268 pb), e cor da polpa, avaliado no Peru e Uganda, com os mesmos picos de β -caroteno. Embora de espécie diferente, mas aparentada, os resultados do presente trabalho também mostram a presença de QTL nos cromossomos 3 e 12 para os caracteres relacionados a matéria seca, dois no cromossomo 3 e apenas um no cromossomo 12 para VDW, e um para cada para VFW, avaliados em 2016.

Algo importante presente nas folhas de batata-doce e também em frutas, legumes e leguminosas, diretamente relacionado com atividades antioxidantes e anti-inflamatórias, são os polifenóis (Rana et al., 2022). Tan et al. (2023) afirmam que as folhas apresentam níveis diferentes de polifenóis dependendo do tipo que uma planta de batata-doce possui e, em 2014, Sun et al. descreveram sua importância nas folhas da batata-doce para a saúde humana e no combate da desnutrição em países em desenvolvimento. Portanto, caracteres relacionados às folhas são interessantes de serem investigados.

Os caracteres morfológicos de folha, LEAFSHAP1, LEAFSHAP2, LEAFSHAP3, LEAFSHAP4, LEFTPP_TP1 e LA, avaliados em 2016, apresentaram QTL no cromossomo 12. LEAFSHAP1, 2, 3 e 4 também apresentaram QTL no cromossomo 3 com elevados *LOD scores*, de 31,07, 28,04, 35,29 e 32,44, respectivamente. Por outro lado, PETIOL, também relacionado a folha, apresentou um QTL com o menor *LOD score*, 5,83. Assim, a variação de *LOD score* foi de 5,83 (PETIOL) a 35,29 (LEAFSHAP3), ambos para 2016. Já a proporção da variância explicada pelos QTL, R^2 , variou de 0,13 (LEFTPP_TP3) a 42,39 (LEAFSHAP3), ambos também para 2016.

Como mostrado na Tabela 4 e na Figura 10, há QTL colocados no cromossomo 11 para LEAFSHAP2 e LEAFSHAP4, e nos cromossomos 3 e 12 para LEAFSHAP3 e LEAFSHAP4, o que pode ajudar a explicar a alta correlação observada entre esses caracteres (Figura 2). Os outros perfis de LOD estão representados na Figura 12 e na Figura 13.

As folhas podem servir como indicador da adaptabilidade da batata-doce às suas condições de cultivo e é um aspecto importante para a seleção de variedades da cultura. As características mais procuradas na batata-doce para o paisagismo e ornamentação são a cobertura da folhagem na área, sua forma, tamanho, cores das flores e folhas, e tolerância a insetos e doenças (Abdallah, 2022; Jackson et al., 2020; Sousa et al., 2018). Os QTL relacionados à morfologia encontrados no presente estudos poderão ser interessantes em futuros estudos visando o melhoramento da batata-doce ornamental.

Zhu et al. (2016) e Hu et al. (2018) destacam a importância da morfologia das folhas para a qualidade, rendimento e adaptação de uma planta. Bo et al. (2022) dão exemplos da

abobrinha (*Cucurbita pepo* L.) que possui diversas vantagens no plantio em alta densidade e produção em larga escala por causa de suas folhas lobadas e o mesmo é dito por Hu et al. (2018) para colza (*Brassica napus*), uma planta utilizada na produção de biodiesel. Então analisar caracteres relacionados as folhas são importantes para o desenvolvimento de cultivares que visam a alimentação, humana ou animal, e até mesmo ornamentais.

Tabela 4. QTL identificados usando CIM para caracteres morfológicos e agrônômicos avaliados em campo e casa-de-vegetação nos anos 2016 e 2017.

Ano	Característica	QTL	Marcador	LG	Posição (cM)	LOD global	R^2	Efeito aditivo		Efeito de dominância			
								M9		M19		Efeito de dominância	
								Estimado	LOD	Estimado	LOD	Estimado	LOD
2016	Contorno da folha (LEAFSHAP1)	1	Chr03_2634116	3	33,44	31,07	36,32	-0,303	18,11	0,304	17,48	-0,120	3,91
		2	Chr10_18078811	10	72,28	9,76	5,47	-0,041	0,45	-0,091	2,05	0,189	7,33
		3	Chr12_1378180	12	29,80	7,48	9,40	0,228	3,52	0,075	0,60	-0,113	3,05
	Tipo de lóbulo da folha (LEAFSHAP2)	1	Chr03_2347218	3	31,01	28,04	39,87	-0,485	13,53	0,580	18,54	-0,051	0,20
		2	Chr10_19597490	10	87,36	7,63	4,75	-0,220	1,97	-0,132	1,34	0,256	3,67
		3	Chr11_2819666	11	59,95	7,02	4,40	0,196	1,83	-0,321	5,36	0,033	0,07
		4	Chr12_3168336	12	50,37	8,96	8,10	0,236	3,82	-0,225	3,41	-0,125	1,09
	Número de lóbulos da folha (LEAFSHAP3)	1	Chr03_2204303- Chr03_2245253	3	28,00	35,29	42,39	-0,274	19,39	0,278	18,79	-0,044	0,60
		2	Chr12_2787339	12	48,83	7,82	9,46	0,102	3,29	-0,093	2,89	-0,090	2,65
	Forma do lóbulo central (LEAFSHAP4)	1	Chr03_2204303- Chr03_2245253	3	28,00	32,44	39,10	-0,500	16,97	0,540	18,87	-0,018	0,02
		2	Chr11_2819609	11	59,95	7,51	3,44	-0,032	0,02	-0,217	1,63	0,072	0,42
		3	Chr12_2787339	12	48,83	8,05	8,76	0,372	5,39	-0,035	0,06	-0,179	2,57
	Número de folhas/planta (LEFTPP_TP1)	1	Chr03_7783965	3	75,89	6,08	8,94	0,143	1,57	-0,054	0,22	-0,223	3,77
		2	Chr12_20760521	12	118,86	6,34	11,05	-0,264	5,49	0,013	0,01	0,087	0,64
		3	Chr13_9041151	13	70,55	6,54	8,29	0,252	5,25	-0,091	0,67	0,127	1,27
	Número de folhas/planta (LEFTPP_TP2)	1	Chr01_30410817	1	304,84	9,16	8,51	-0,383	5,48	-0,123	0,56	0,309	3,64
		2	Chr03_27381031	3	91,78	7,14	5,48	0,412	3,51	0,000	0,00	-0,487	4,87
		3	Chr04_3045638	4	37,47	8,24	8,49	-0,207	1,62	0,070	0,18	-0,417	5,92
		4	Chr04_29408368- Chr04_29408393	4	221,00	6,13	9,44	-0,272	2,44	-0,152	0,86	0,283	2,65
	Número de folhas/planta (LEFTPP_TP3)	5	Chr09_22844916	9	119,21	6,48	6,99	0,310	3,45	0,242	2,04	-0,264	2,54
		1	Chr01_11083046	1	114,04	8,84	2,46	-4,926	4,59	0,644	0,11	2,298	2,22
		2	Chr06_23470071	6	89,13	5,90	0,13	-2,651	2,40	0,965	0,34	2,922	3,02
		3	Chr07_3604826	7	32,46	8,43	2,07	2,734	3,13	3,700	5,56	0,461	0,09
		4	Chr13_1910711	13	25,10	6,91	0,81	-0,092	0,00	2,861	2,65	-3,667	5,39
	Altura de planta (PLANTH_TP1)	1	Chr09_1515605	9	13,66	7,60	7,06	1,278	7,52	-0,251	0,33	-0,229	0,28
		2	Chr10_16210815	10	57,30	6,62	9,41	-0,851	3,45	0,806	3,32	-0,137	0,09
		3	Chr12_4116525	12	62,68	10,51	9,28	-0,726	1,01	-0,777	3,05	1,533	6,73
1		Chr01_29840645	1	297,82	8,72	8,30	-4,660	6,93	1,714	1,05	-2,098	1,48	

Tabela 4. QTL identificados usando CIM para caracteres morfológicos e agrônômicos avaliados em campo e casa-de-vegetação nos anos 2016 e 2017.

Ano	Característica	QTL	Marcador	LG	Posição (cM)	LOD global	R^2	Efeito aditivo		Efeito de dominância			
								M9		M19		dominância	
								Estimado	LOD	Estimado	LOD	Estimado	LOD
	Altura de planta (PLANTH_TP2)	2	Chr03_24395656	3	102,34	7,59	9,95	2,511	2,21	0,418	0,06	-4,104	5,58
		3	Chr03_12011722	3	174,36	8,25	8,47	1,882	1,22	4,494	6,65	-1,905	1,21
		4	Chr04_29345158	4	219,90	10,18	8,93	-9,322	7,22	-3,328	4,34	0,003	0,00
	Diâmetro dos entrenós da vinha (VINDIA)	1	Chr02_8618789	2	25,38	7,78	6,83	0,000	0,00	0,016	7,18	-0,006	1,22
		2	Chr14_4027713- Chr14_4115479	14	48,00	9,23	8,28	-0,009	2,69	-0,004	0,51	0,016	6,68
		3	Chr15_2674751	15	20,50	9,70	16,58	-0,017	7,89	0,007	1,75	0,002	0,24
	Tamanho da folha madura (LFSIZE)	1	Chr07_16857969	7	95,65	6,29	9,38	-0,085	1,72	-0,032	0,36	0,077	3,42
		2	Chr11_999574	11	26,88	11,79	14,76	0,114	6,81	-0,086	4,05	0,062	2,25
		3	Chr13_20588100	13	187,61	6,01	5,66	0,041	1,03	0,096	4,95	-0,015	0,15
		4	Chr15_1062950	15	5,80	8,66	10,56	-0,113	6,82	0,055	1,78	-0,051	1,46
		5	Chr15_19727646	15	77,54	6,15	8,89	0,026	0,40	-0,099	5,59	0,034	0,67
	Comprimento do pecíolo (PETIOL)	1	Chr01_28443358	1	271,01	14,62	5,88	-0,154	6,56	0,337	5,49	-0,077	0,96
		2	Chr03_1262592	3	11,04	6,92	6,27	0,007	0,01	0,156	6,68	0,000	0,00
		3	Chr03_18661939	3	118,08	7,20	15,62	-0,162	6,25	0,062	0,99	-0,067	1,22
		4	Chr09_649394	9	7,36	8,54	7,76	-0,105	3,20	-0,100	3,02	-0,087	2,21
		5	Chr09_12178350	9	77,72	5,83	5,19	-0,134	5,35	-0,019	0,11	0,065	1,24
	Área foliar (LA)	1	Chr07_1838294	7	10,99	5,94	6,87	93,475	1,04	-70,761	0,17	-49,757	0,31
		2	Chr11_2832259	11	63,33	7,01	3,83	155,880	1,07	416,382	5,14	43,782	0,11
		3	Chr12_4356601	12	63,45	6,58	10,96	67,394	0,55	192,600	4,32	137,891	2,38
	Peso seco da raiz (SRDW)	1	Chr01_24331228	1	208,94	7,88	11,62	0,193	1,30	-0,123	0,56	-0,367	6,81
		2	Chr04_25988913	4	169,78	6,88	9,72	-0,230	2,97	-0,263	3,83	0,140	1,15
		3	Chr08_3659676	8	24,98	16,42	14,63	-0,465	10,80	-0,329	4,24	0,267	3,96
	Peso fresco da raiz (SRFW)	1	Chr08_2353656	8	4,07	13,81	8,92	-1,624	13,40	0,405	1,05	-0,174	0,20
		2	Chr13_15789908	13	128,05	14,89	3,87	-1,319	4,50	-1,742	6,70	1,951	10,45
	Peso seco da vinha (VDW)	1	Chr01_27388151	1	265,37	8,65	7,07	-0,840	2,30	1,247	4,86	0,741	2,29
		2	Chr03_4498989	3	54,03	6,40	4,31	-0,813	3,12	0,461	0,95	-0,719	2,28
		3	Chr03_15193526	3	144,37	7,70	8,61	0,039	0,00	1,114	4,96	0,630	1,54
		4	Chr07_3604826	7	32,46	8,84	7,93	0,447	0,80	1,491	8,32	-0,117	0,05
		5	Chr09_7167752	9	59,18	6,81	5,15	0,902	3,45	-0,507	1,19	0,539	1,35
		6	Chr11_6064906	11	107,54	9,78	11,67	1,271	6,14	0,509	0,96	-1,016	4,47

Tabela 4. QTL identificados usando CIM para caracteres morfológicos e agrônômicos avaliados em campo e casa-de-vegetação nos anos 2016 e 2017.

Ano	Característica	QTL	Marcador	LG	Posição (cM)	LOD global	R^2	Efeito aditivo		Efeito de dominância				
								M9		M19		Efeito de dominância		
								Estimado	LOD	Estimado	LOD	Estimado	LOD	
2016	Peso fresco da vinha (VFW)	7	Chr12_23224784	12	165,71	6,04	6,79	-0,278	0,36	-1,153	5,96	-0,070	0,02	
		1	Chr03_3419695	3	42,56	9,74	11,72	-5,194	6,92	3,587	3,58	0,719	0,14	
		2	Chr04_27835472	4	198,15	9,18	13,66	0,010	0,00	5,896	8,88	-1,27	0,45	
		3	Chr08_2460349	8	8,04	10,06	8,86	4,999	6,19	-5,713	4,84	3,765	3,59	
		4	Chr12_679546	12	13,42	7,32	10,05	2,285	1,41	4,555	5,68	1,149	0,39	
	Número de raízes do tipo lápiz (PTRN)	5	Chr15_4639204	15	34,25	6,10	6,10	-0,225	0,01	3,142	2,74	-3,938	4,06	
		1	Chr03_5380698	3	65,41	8,21	11,13	-0,165	7,51	-0,070	1,45	-0,008	0,02	
		2	Chr13_21679593	13	202,34	6,65	5,45	0,135	5,23	0,068	1,45	-0,041	0,49	
		3	Chr14_6878007	14	75,73	6,51	7,76	0,165	6,03	0,015	0,06	0,000	0,00	
	Peso fresco de raízes do tipo lápiz (PTRFW)	4	Chr14_18149857	14	138,82	6,32	7,85	-0,016	0,06	0,073	1,48	0,120	4,00	
		1	Chr10_2783526	10	17,07	7,21	8,87	-0,096	3,68	-0,057	1,46	0,058	1,75	
	Número de raízes (NOSR)	2	Chr10_23342543	10	124,43	7,38	3,75	-0,039	0,82	-0,142	4,39	0,078	1,95	
		1	Chr05_4107030	5	18,06	7,12	4,47	-0,147	0,27	-0,680	5,38	0,313	1,25	
	2017	Peso fresco da raiz (SRDW)	2	Chr08_2353659- Chr08_2405350	8	6,00	7,90	13,24	-0,906	3,74	0,661	1,75	0,264	0,72
			3	Chr12_20955568	12	120,07	7,91	8,82	-0,503	3,09	-0,307	1,17	0,509	3,12
			4	Chr15_9754301	15	55,38	9,42	10,67	-0,387	1,84	0,736	5,96	-0,438	2,27
1			Chr03_20591050	3	114,06	10,47	13,91	-0,046	1,21	0,130	8,38	0,071	2,85	
Tamanho da folha madura (LFSIZE)	2	Chr13_20853380	13	193,43	11,09	15,95	0,145	10,03	0,048	1,26	0,014	0,11		
	1	Chr01_25595242	1	249,21	6,15	11,56	-0,002	0,00	0,037	0,11	0,245	6,13		
Comprimento do pecíolo (PETIOL)	Peso seco da raiz (SRDW)	1	Chr01_25300413	1	244,98	9,42	10,18	1,348	2,62	-1,025	1,68	-2,450	5,13	
		2	Chr10_17685385	10	64,11	14,87	14,30	1,307	2,86	2,806	12,59	0,882	1,70	
Peso fresco da raiz (SRFW)	Comprimento do pecíolo (PETIOL)	3	Chr10_22903225	10	116,68	11,53	8,19	1,954	2,89	1,860	4,04	1,923	4,93	
		4	Chr15_19680052	15	77,54	8,13	4,84	1,403	4,52	1,146	3,16	-0,827	1,57	
		1	Chr04_9077535	4	96,45	6,19	7,07	0,923	0,18	-5,548	1,60	0,291	0,01	
	Peso fresco da raiz (SRFW)	2	Chr04_25325119	4	164,55	6,80	6,21	3,699	2,92	2,887	1,84	-3,942	3,63	
		3	Chr10_17577275	10	64,11	16,26	21,30	1,681	0,69	10,179	16,08	0,536	0,07	
		4	Chr10_22903225	10	116,68	6,67	6,20	1,896	0,88	2,207	1,11	4,554	5,02	
		5	Chr11_181216	11	0,83	11,13	7,07	2,969	2,21	6,828	9,12	-0,011	0,00	
		6	Chr15_2644398	15	19,86	10,00	10,50	-6,909	8,94	1,128	0,31	1,612	0,65	

Tabela 4. QTL identificados usando CIM para caracteres morfológicos e agrônômicos avaliados em campo e casa-de-vegetação nos anos 2016 e 2017.

Ano	Característica	QTL	Marcador	LG	Posição (cM)	LOD global	R^2	Efeito aditivo		Efeito aditivo		Efeito de dominância	
								M9		M19			
								Estimado	LOD	Estimado	LOD	Estimado	LOD
	Peso seco da vinha (VDW)	7	Chr15_19863341	15	79,19	7,79	10,04	5,327	5,89	1,678	0,70	-2,472	1,47
		1	Chr01_24518802	1	218,18	7,68	7,70	-11,522	1,66	0,024	0,00	9,043	4,88
		2	Chr02_13056038	2	84,04	5,85	8,35	9,385	5,64	-1,190	0,10	-1,498	0,15
		3	Chr13_21006670	13	197,44	6,28	10,10	6,157	2,63	0,735	0,04	-7,173	3,79
	Peso fresco da vinha (VFW)	1	Chr01_24460963	1	212,79	7,98	11,24	-59,344	3,12	-7,375	0,19	30,260	3,91
	Número de raiz do tipo lápis (PTRN)	1	Chr08_2833565	8	15,58	8,13	13,57	-0,604	5,98	0,251	1,65	0,073	0,11
	Peso fresco de raiz do tipo lápis (PTRFW)	1	Chr04_8633046	4	89,89	8,10	6,02	0,032	2,85	-0,012	0,45	-0,038	4,06
		2	Chr15_3703648	15	29,92	10,79	12,27	-0,060	10,17	-0,012	0,47	-0,002	0,01
	Número de raízes (NOSR)	1	Chr09_5907241	9	49,14	9,18	10,16	0,449	7,00	-0,079	0,24	-0,335	3,87
		2	Chr11_449338	11	9,05	6,65	5,40	-0,411	1,63	0,764	6,61	0,040	0,06
	Superfície total de folhagem por unidade de área do solo (LAI)	1	Chr01_24460959	1	212,79	7,58	10,12	-320,183	2,87	169,823	1,02	280,874	4,44
		2	Chr11_449338	11	9,05	11,19	12,27	113,720	0,87	-469,925	10,05	135,189	1,25

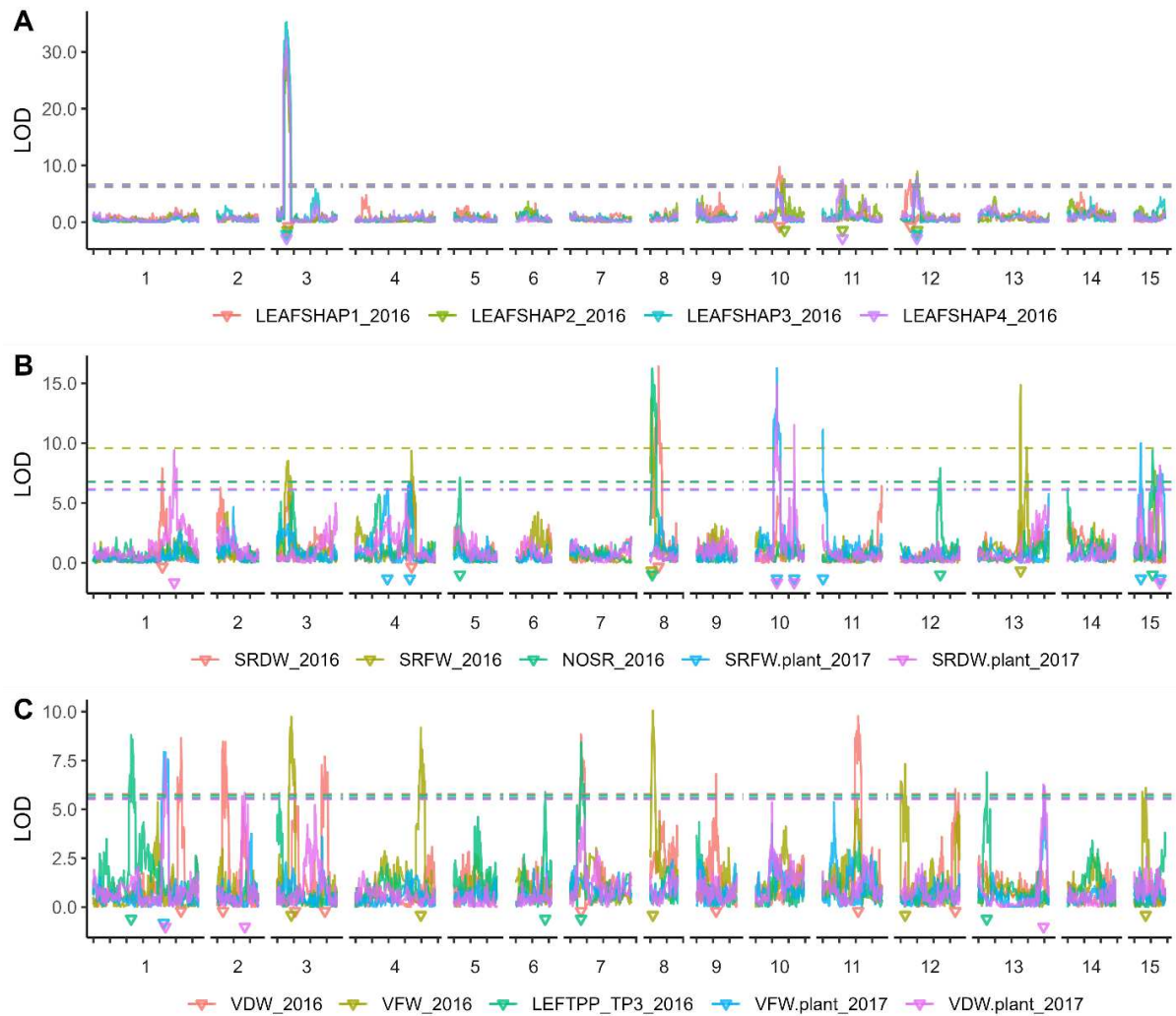


Figura 10. Perfil de LOD a partir de mapeamento por intervalo composto dos caracteres **(A)** contorno da folha (LEAFSHAP1), tipo de lóbulo da folha (LEAFSHAP2), número de lóbulos da folha (LEAFSHAP3) e forma do lóbulo central (LEAFSHAP4) avaliados em 2016; **(B)** pesos seco (SRDW) e fresco (SRFW) da raiz de armazenamento e número de raízes (NOSR) avaliados em 2016 e 2017; e **(C)** pesos seco (VDW) e fresco (VFW) de vinha e número de folhas/planta medido em 58 a 62 dias (LEFTPP_TP3) avaliados em 2016 e 2017. Cada triângulo representa a posição de QTL declarados de acordo com limiares (linhas tracejadas) obtidos a partir de 1000 permutações.

5. CONCLUSÕES

Os parâmetros genéticos obtidos neste estudo demonstraram o potencial da população para a utilização em estudos de mapeamento de QTL e auxiliaram no entendimento das bases genéticas dos caracteres interessantes para o melhoramento, relacionados a aspectos morfológicos de vinhas e de produção de vinhas e raízes.

O mapa genético foi essencial na correção da montagem do genoma, indicando que as supostas inversões cromossômicas eram, na verdade, artefatos, além de ter permitido realizar o mapeamento de QTL para a identificação de regiões do genoma de *I. trifida* que afetam a expressão das características avaliadas.

A caracterização e a validação dos QTL, encontrados no presente estudo, poderão ser realizadas em populações de batata-doce em estudos futuros, e também outros aspectos da base genética dos caracteres analisados poderão ser estudados. Espera-se que os resultados deste estudo contribuam para o avanço de estudos genéticos e genômicos de *I. trifida*, e que possam auxiliar em futuros estudos e programas de melhoramento da batata-doce.

REFERÊNCIAS

- Abdallah, B. (2022). *Field evaluation of yield and ground coverage of sweet potato drought tolerant clones and ornamental varieties in Coastal Kenya* [Thesis, JKUAT-COANRE]. <http://localhost/xmlui/handle/123456789/6007>
- Akaike, H. (1973). Maximum likelihood identification of Gaussian autoregressive moving average models. *Biometrika*, *60*(2), 255–265. <https://doi.org/10.1093/biomet/60.2.255>
- Arumuganathan, K., & Earle, E. D. (1991). Nuclear DNA content of some important plant species. *Plant Molecular Biology Reporter*, *9*(3), 208–218. <https://doi.org/10.1007/BF02672069>
- Austin, D. F. (1988). The taxonomy, evolution and genetic diversity of sweetpotato and related wild species. *Report of the 1st Sweet Potato Planning Conference*, 27–59.
- Bernardo, R. (2020). *Breeding for quantitative traits in plants* (3^o ed). Stemma Press.
- Bo, K., Duan, Y., Qiu, X., Zhang, M., Shu, Q., Sun, Y., He, Y., Shi, Y., Weng, Y., & Wang, C. (2022). Promoter variation in a homeobox gene, CpDII, is associated with deeply lobed leaf in *Cucurbita pepo* L. *Theoretical and Applied Genetics*, *135*(4), 1223–1234. <https://doi.org/10.1007/s00122-021-04026-3>
- Borges, V., Ferreira, P. V., Soares, L., Santos, G. M., & Santos, A. M. M. (2010). Seleção de clones de batata-doce pelo procedimento REML/BLUP. *Acta Scientiarum. Agronomy*, *32*(4), 643–649. <https://doi.org/10.4025/actasciagron.v32i4.4837>
- Bovell-Benjamin, A. C. (2007). Sweet potato: A review of its past, present, and future Role in human nutrition. Em *Advances in Food and Nutrition Research* (Vol. 52, p. 1–59). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S1043-4526\(06\)52001-7](https://doi.org/10.1016/S1043-4526(06)52001-7)
- Caetano, A. R. (2009). Marcadores SNP: Conceitos básicos, aplicações no manejo e no melhoramento animal e perspectivas para o futuro. *Revista Brasileira de Zootecnia*, *38*, 64–71. <https://doi.org/10.1590/S1516-35982009001300008>
- Chen, Y., Zhu, P., Wu, S., Lu, Y., Sun, J., Cao, Q., Li, Z., & Xu, T. (2019). Identification and expression analysis of GRAS transcription factors in the wild relative of sweet potato *Ipomoea trifida*. *BMC Genomics*, *20*(1), 911. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-6316-7>
- Covarrubias-Pazarán, G. (2018). *Software update: Moving the R package sommer to multivariate mixed models for genome-assisted prediction* (p. 14) [Preprint]. Genetics. <https://doi.org/10.1101/354639>
- Dahleen, L. S., Morgan, W., Mittal, S., Bregitzer, P., Brown, R. H., & Hill, N. S. (2012). Quantitative trait loci (QTL) for *Fusarium* ELISA compared to QTL for *Fusarium* head blight resistance and deoxynivalenol content in barley. *Plant Breeding*, *131*(2), 237–243. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2012.01952.x>
- Devarajan, T., Rafii, M., Mohamed, M., A., L., Malek, M., & Sentoor, G. (2013). Genetic variability of sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.) genotypes selected for vegetable use. *Journal of Food Agriculture and Environment*, *1111*, 340–344.

Edwards, M. D., Stuber, C. W., & Wendel, J. F. (1987). Molecular-Marker-Facilitated Investigations of Quantitative-Trait Loci in Maize. I. Numbers, Genomic Distribution and Types of Gene Action. *Genetics*, *116*(1), 113–125. <https://doi.org/10.1093/genetics/116.1.113>

El Sheikha, A. F., & Ray, R. C. (2017). Potential impacts of bioprocessing of sweet potato: Review. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, *57*(3), 455–471. <https://doi.org/10.1080/10408398.2014.960909>

Elameen, A., Fjellheim, S., Larsen, A., Rognli, O. A., Sundheim, L., Msolla, S., Masumba, E., Mtunda, K., & Klemsdal, S. S. (2008). Analysis of genetic diversity in a sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) germplasm collection from Tanzania as revealed by AFLP. *Genetic Resources and Crop Evolution*, *55*(3), 397–408. <https://doi.org/10.1007/s10722-007-9247-0>

Fischer, S. Z., Barbieri, R. L., Peil, R. M., Stumpf, E. R., Neitzke, R. S., Vasconcelos, C. S., & Treptow, R. O. (2015). Abóboras ornamentais: Atributos valorizados por consumidores finais e decoradores florais. *Horticultura Brasileira*, *33*(4), 480–487. <https://doi.org/10.1590/S0102-053620150000400012>

Gazaffi, R., Margarido, G. R. A., Pastina, M. M., Mollinari, M., & Garcia, A. A. F. (2014). A model for quantitative trait loci mapping, linkage phase, and segregation pattern estimation for a full-sib progeny. *Tree Genetics & Genomes*, *10*(4), 791–801. <https://doi.org/10.1007/s11295-013-0664-2>

Gemenet, D. C., da Silva Pereira, G., De Boeck, B., Wood, J. C., Mollinari, M., Olukolu, B. A., Diaz, F., Mosquera, V., Ssali, R. T., David, M., Kitavi, M. N., Burgos, G., Felde, T. Z., Ghislain, M., Carey, E., Swanckaert, J., Coin, L. J. M., Fei, Z., Hamilton, J. P., Buell, C. R. (2020). Quantitative trait loci and differential gene expression analyses reveal the genetic basis for negatively associated β -carotene and starch content in hexaploid sweetpotato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.]. *Theoretical and Applied Genetics*, *133*(1), 23–36. <https://doi.org/10.1007/s00122-019-03437-7>

Ghuman, B. S., & Lal, R. (1983). Mulch and irrigation effects on plant-water relations and performance of cassava and sweet potato. *Field Crops Research*, *7*, 13–29. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(83\)90003-5](https://doi.org/10.1016/0378-4290(83)90003-5)

Haque, E., Tabuchi, H., Monden, Y., Suematsu, K., Shirasawa, K., Isobe, S., & Tanaka, M. (2020). QTL analysis and GWAS of agronomic traits in sweetpotato (*Ipomoea batatas* L.) using genome wide SNPs. *Breeding Science*, *70*(3), 283–291. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.19099>

Hirakawa, H., Okada, Y., Tabuchi, H., Shirasawa, K., Watanabe, A., Tsuruoka, H., Minami, C., Nakayama, S., Sasamoto, S., Kohara, M., Kishida, Y., Fujishiro, T., Kato, M., Nanri, K., Komaki, A., Yoshinaga, M., Takahata, Y., Tanaka, M., Tabata, S., & Isobe, S. N. (2015). Survey of genome sequences in a wild sweet potato, *Ipomoea trifida* (H. B. K.) G. Don. *DNA Research*, *22*(2), 171–179. <https://doi.org/10.1093/dnares/dsv002>

Hong, C. Y., Jo, Y. J., Kim, M. Y., Chung, M. N., Choi, E.-K., Kim, Y.-B., Lee, J., & Jeong, H. S. (2022). Biological activities of sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) tips and tubers. *Food Science & Nutrition*, *10*(11), 4041–4048. <https://doi.org/10.1002/fsn3.2999>

- Hu, L., Zhang, H., Yang, Q., Meng, Q., Han, S., Nwafor, C. C., Khan, M. H. U., Fan, C., & Zhou, Y. (2018). Promoter variations in a homeobox gene, BnA10.LMI1, determine lobed leaves in rapeseed (*Brassica napus* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, *131*(12), 2699–2708. <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3184-5>
- Huang, J. C., & Sun, M. (2000). Genetic diversity and relationships of sweetpotato and its wild relatives in *Ipomoea* series *Batatas* (Convolvulaceae) as revealed by inter-simple sequence repeat (ISSR) and restriction analysis of chloroplast DNA. *Theoretical and Applied Genetics*, *100*(7), 1050–1060. <https://doi.org/10.1007/s001220051386>
- Ishida, H., Suzuno, H., Sugiyama, N., Innami, S., Tadokoro, T., & Maekawa, A. (2000). Nutritive evaluation on chemical components of leaves, stalks and stems of sweet potatoes (*Ipomoea batatas* Poir.). *Food Chemistry*, *68*(3), 359–367. [https://doi.org/10.1016/S0308-8146\(99\)00206-X](https://doi.org/10.1016/S0308-8146(99)00206-X)
- Jackson, D. M., Harrison, H. F., Jarret, R. L., & Wadl, P. A. (2020). Phenotypic Variation in Leaf Morphology of the USDA, ARS Sweetpotato (*Ipomoea batatas*) Germplasm Collection. *HortScience horts*, *55*(4), 465–475. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI14703-19>
- Jones, A. (1986). Sweet potato heritability estimates and their use in breeding. *HortScience*, *21*(1), 14–17. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.21.1.14>
- Kao, C.-H., Zeng, Z.-B., & Teasdale, R. D. (1999). Multiple interval mapping for quantitative trait loci. *Genetics*, *152*(3), 1203–1216. <https://doi.org/10.1093/genetics/152.3.1203>
- Kosambi, D. D. (1943). The estimation of map distances from recombination values. *Annals of Eugenics*, *12*(1), 172–175. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1943.tb02321.x>
- Lander, E. S., & Botstein, D. (1989). Mapping mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. *Genetics*, *121*(1), 185–199.
- Li, M., Chen, L., Lang, T., Qu, H., Zhang, C., Feng, J., Pu, Z., Peng, M., & Lin, H. (2022). Genome-wide identification and expression analysis of expansin gene family in the storage root development of diploid wild sweetpotato *Ipomoea trifida*. *Genes*, *13*(6), 1043. <https://doi.org/10.3390/genes13061043>
- Li, M., Jang, G. Y., Lee, S. H., Woo, K. S., Sin, H. M., Kim, H. S., Lee, J., & Jeong, H. S. (2012). Chemical compositions and antioxidant activities of leaves and stalks from different sweet potato cultivars. *Journal of the Korean Society of Food Science and Nutrition*, *41*(12), 1656–1662. <https://doi.org/10.3746/jkfn.2012.41.12.1656>
- Li, M., Yang, S., Xu, W., Pu, Z., Feng, J., Wang, Z., Zhang, C., Peng, M., Du, C., Lin, F., Wei, C., Qiao, S., Zou, H., Zhang, L., Li, Y., Yang, H., Liao, A., Song, W., Zhang, Z., ... Tan, W. (2019). The wild sweetpotato (*Ipomoea trifida*) genome provides insights into storage root development. *BMC Plant Biology*, *19*(1), 119. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1708-z>
- Liu, X., Wang, Y., Zhu, H., Mei, G., Liao, Y., Rao, S., Li, S., Chen, A., Liu, H., Zeng, L., Xiao, Y., Li, X., Yang, Z., & Hou, X. (2022). Natural allelic variation confers high resistance

to sweet potato weevils in sweet potato. *Nature Plants*, 8(11), Artigo 11.
<https://doi.org/10.1038/s41477-022-01272-1>

Low, J. W., Mwanga, R. O. M., Andrade, M., Carey, E., & Ball, A.-M. (2017). Tackling vitamin A deficiency with biofortified sweetpotato in sub-Saharan Africa. *Global Food Security*, 14, 23–30. <https://doi.org/10.1016/j.gfs.2017.01.004>

Lu, Y., Sun, J., Yang, Z., Zhao, C., Zhu, M., Ma, D., Dong, T., Zhou, Z., Liu, M., Yang, D., Li, Z., & Xu, T. (2019). Genome-wide identification and expression analysis of glycine-rich RNA-binding protein family in sweet potato wild relative *Ipomoea trifida*. *Gene*, 686, 177–186. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2018.11.044>

Ma, Z., Gao, W., Liu, L., Liu, M., Zhao, N., Han, M., Wang, Z., Jiao, W., Gao, Z., Hu, Y., & Liu, Q. (2020). Identification of QTL for resistance to root rot in sweetpotato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam) with SSR linkage maps. *BMC Genomics*, 21(1), 366.
<https://doi.org/10.1186/s12864-020-06775-9>

Mano, Y., Omori, F., Takamizo, T., Kindiger, B., Bird, R. McK., Loaisiga, C. H., & Takahashi, H. (2007). QTL mapping of root aerenchyma formation in seedlings of a maize × rare teosinte “*Zea nicaraguensis*” cross. *Plant and Soil*, 295(1), 103–113.
<https://doi.org/10.1007/s11104-007-9266-9>

Margarido, G. R. A., Souza, A. P., & Garcia, A. a. F. (2007). OneMap: Software for genetic mapping in outcrossing species. *Hereditas*, 144(3), 78–79.
<https://doi.org/10.1111/j.2007.0018-0661.02000.x>

Meng, H., Qiang, L., GuoSheng, X., WenSheng, W., LiangPing, W., Xin, W., YunGang, Z., ZhongHou, T., Wei, T., XiuYing, L., & DaiFu, M. (2013). Variability of sweet potato storage root under different ecological environments and its correlation with quality traits. *Zhongguo Shengtai Nongye Xuebao / Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 21(9), 1095–1099.

Mollinari, M., Olukolu, B. A., Pereira, G. da S., Khan, A., Gemenet, D., Yengo, G. C., & Zeng, Z.-B. (2020). Unraveling the Hexaploid Sweetpotato Inheritance Using Ultra-Dense Multilocus Mapping. *G3: Genes|Genomes|Genetics*, 10(1), 281–292.
<https://doi.org/10.1534/g3.119.400620>

Mukaka, M. (2012). A guide to appropriate use of correlation coefficient in medical research. *Malawi Medical Journal : The Journal of Medical Association of Malawi*, 24(3), 69–71.

Muñoz-Rodríguez, P., Carruthers, T., Wood, J. R. I., Williams, B. R. M., Weitemier, K., Kronmiller, B., Ellis, D., Anglin, N. L., Longway, L., Harris, S. A., Rausher, M. D., Kelly, S., Liston, A., & Scotland, R. W. (2018). Reconciling conflicting phylogenies in the origin of sweet potato and dispersal to Polynesia. *Current Biology*, 28(8), 1246–1256.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.03.020>

Nishiyama, I. (1971). Evolution and domestication of the sweet potato. *Shokubutsugaku Zasshi*, 84(996), 377–387. <https://doi.org/10.15281/jplantres1887.84.377>

Nishiyama, I., Miyazaki, T., & Sakamoto, S. (1975). Evolutionary autoploidy in the sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) and its progenitors. *Euphytica*, 24(1), 197–208.
<https://doi.org/10.1007/BF00147186>

- Oloka, B. M., Pereira, G. da S., Amankwaah, V. A., Mollinari, M., Pecota, K. V., Yada, B., Olukolu, B. A., Zeng, Z.-B., & Craig Yench, G. (2021). Discovery of a major QTL for root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) resistance in cultivated sweetpotato (*Ipomoea batatas*). *Theoretical and Applied Genetics*, *134*(7), 1945–1955. <https://doi.org/10.1007/s00122-021-03797-z>
- Pereira, G., Gemenet, D. C., Mollinari, M., Olukolu, B. A., Wood, J. C., Diaz, F., Mosquera, V., Gruneberg, W. J., Khan, A., Buell, C. R., Yench, G. C., & Zeng, Z.-B. (2020). Multiple QTL mapping in autopolyploids: A random-effect model approach with application in a hexaploid sweetpotato full-sib population. *Genetics*, *215*(3), 579–595. <https://doi.org/10.1534/genetics.120.303080>
- Rajapakse, S., Nilmalgoda, S. D., Molnar, M., Ballard, R. E., Austin, D. F., & Bohac, J. R. (2004). Phylogenetic relationships of the sweetpotato in *Ipomoea* series *Batatas* (Convolvulaceae) based on nuclear β -amylase gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *30*(3), 623–632. [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(03\)00249-5](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(03)00249-5)
- Rana, A., Samtiya, M., Dhewa, T., Mishra, V., & Aluko, R. E. (2022). Health benefits of polyphenols: A concise review. *Journal of Food Biochemistry*, *46*(10), e14264. <https://doi.org/10.1111/jfbc.14264>
- Roullier, C., Duputié, A., Wennekes, P., Benoit, L., Bringas, V. M. F., Rossel, G., Tay, D., McKey, D., & Lebot, V. (2013). Disentangling the origins of cultivated sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.). *PLOS ONE*, *8*(5). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062707>
- Sajjad, M., Sałabun, W., Faizi, S., Ismail, M., & Wątróbski, J. (2022). Statistical and analytical approach of multi-criteria group decision-making based on the correlation coefficient under intuitionistic 2-tuple fuzzy linguistic environment. *Expert Systems with Applications*, *193*. <https://doi.org/10.1016/j.eswa.2021.116341>
- Sasai, R., Tabuchi, H., Shirasawa, K., Kishimoto, K., Sato, S., Okada, Y., Kuramoto, A., Kobayashi, A., Isobe, S., Tahara, M., & Monden, Y. (2019). Development of molecular markers associated with resistance to *Meloidogyne incognita* by performing quantitative trait locus analysis and genome-wide association study in sweetpotato. *DNA Research*, *26*(5), 399–409. <https://doi.org/10.1093/dnares/dsz018>
- Shiotani, I., & Kawase, T. (1989). Genomic structure of the sweet potato and hexaploids in *Ipomoea trifida* (H.B.K.) Don. *育種学雑誌*, *39*(1), 57–66. <https://doi.org/10.1270/jsbbs1951.39.57>
- Sousa, R. M. D. D. D., Peixoto, J. R., Amaro, G. B., Vilela, M. S., Costa, A. P., & Nóbrega, D. D. S. (2018). Ornamental potential of sweet potato accessions. *Bioscience Journal*, 11–16. <https://doi.org/10.14393/BJ-v34n6a2018-39985>
- Srisuwan, S., Sihachakr, D., & Siljak-Yakovlev, S. (2006). The origin and evolution of sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.) and its wild relatives through the cytogenetic approaches. *Plant Science*, *171*(3), 424–433. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2006.05.007>

- Suematsu, K., Tanaka, M., & Isobe, S. (2022). Identification of a major QTL for root thickness in diploid wild sweetpotato (*Ipomoea trifida*) using QTL-seq. *Plant Production Science*, 25(1), 120–129. <https://doi.org/10.1080/1343943X.2021.1927766>
- Sun, H., Mu, T., Xi, L., Zhang, M., & Chen, J. (2014). Sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) leaves as nutritional and functional foods. *Food Chemistry*, 156, 380–389. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2014.01.079>
- Sun, Y., Pan, J., Shi, X., Du, X., Wu, Q., Qi, Z., Jiang, H., Xin, D., Liu, C., Hu, G., & Chen, Q. (2012). Multi-environment mapping and meta-analysis of 100-seed weight in soybean. *Molecular Biology Reports*, 39(10), 9435–9443. <https://doi.org/10.1007/s11033-012-1808-4>
- Tan, W., Guo, X., Wang, Z., Zhang, R., Tang, C., Jiang, B., Jia, R., Deng, Y., Yang, S., & Chen, J. (2023). Metabolic profile and morphological characteristics of leaf tips among different sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.) varieties. *Journal of Integrative Agriculture*. <https://doi.org/10.1016/j.jia.2023.04.029>
- Tang, C., Han, J., Chen, D., Zong, S., Liu, J., Kan, J., Qian, C., & Jin, C. (2023). Recent advances on the biological activities of purple sweet potato anthocyanins. *Food Bioscience*, 53, 102670. <https://doi.org/10.1016/j.fbio.2023.102670>
- Taylor, P. W. J., Ades, P. K., & Ford, R. (2006). QTL mapping of resistance in lentil (*Lens culinaris* ssp. *Culinaris*) to ascochyta blight (*Ascochyta lentis*). *Plant Breeding*, 125(5), 506–512. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2006.01259.x>
- Wang, S., Nie, S., & Zhu, F. (2016). Chemical constituents and health effects of sweet potato. *Food Research International*, 89, 90–116. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2016.08.032>
- Woolfe, J. A. (1992). *Sweet potato: An untapped food resource* (1^o ed). Cambridge University Press.
- Wu, R., Ma, C.-X., Painter, I., & Zeng, Z.-B. (2002). Simultaneous maximum likelihood estimation of linkage and linkage phases in outcrossing species. *Theoretical Population Biology*, 61(3), 349–363. <https://doi.org/10.1006/tpbi.2002.1577>
- Wu, S., Lau, K. H., Cao, Q., Hamilton, J. P., Sun, H., Zhou, C., Eserman, L., Gemenet, D. C., Olukolu, B. A., Wang, H., Crisovan, E., Godden, G. T., Jiao, C., Wang, X., Kitavi, M., Manrique-Carpintero, N., Vaillancourt, B., Wiegert-Rininger, K., Yang, X., Bao, K., Schaff, J., Kreuze, J., Gruneberg, W., Khan, A., Ghislain, M., Ma, D., Jiang, J., Mwangi, R., Leebens-Mack, J., Coin, L., Yencho, G. C., Buell, C., Fei, Z. (2018). Genome sequences of two diploid wild relatives of cultivated sweetpotato reveal targets for genetic improvement. *Nature Communications*, 9(1), 4580. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06983-8>
- Yang, Z., Sun, J., Chen, Y., Zhu, P., Zhang, L., Wu, S., Ma, D., Cao, Q., Li, Z., & Xu, T. (2019). Genome-wide identification, structural and gene expression analysis of the bZIP transcription factor family in sweet potato wild relative *Ipomoea trifida*. *BMC Genetics*, 20(1), 41. <https://doi.org/10.1186/s12863-019-0743-y>
- Yoon, H., No, J., Kim, W., & Shin, M. (2018). Textural character of sweet potato root of Korean cultivars in relation to chemical constituents and their properties. *Food Science and Biotechnology*, 27(6), 1627–1637. <https://doi.org/10.1007/s10068-018-0429-7>

Zeng, Z. B. (1994). Precision mapping of quantitative trait loci. *Genetics*, *136*(4), 1457–1468. <https://doi.org/10.1093/genetics/136.4.1457>

Zhang, L., Zhao, L., Bian, X., Guo, K., Zhou, L., & Wei, C. (2018). Characterization and comparative study of starches from seven purple sweet potatoes. *Food Hydrocolloids*, *80*, 168–176. <https://doi.org/10.1016/j.foodhyd.2018.02.006>

Zhao, D., Wu, S., Dai, X., Su, Y., Dai, S., Zhang, A., Zhou, Z., Tang, J., & Cao, Q. (2021). QTL analysis of root diameter in a wild diploid relative of sweetpotato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) using a SNP-based genetic linkage map generated by genotyping-by-sequencing. *Genetic Resources and Crop Evolution*, *68*(4), 1375–1388. <https://doi.org/10.1007/s10722-020-01068-2>

Zheng, C., Jiang, Z., Meng, Y., Yu, J., Yang, X., Zhang, H., Zhao, N., He, S., Gao, S., Zhai, H., & Liu, Q. (2023). Construction of a high-density SSR genetic linkage map and identification of QTL for storage-root yield and dry-matter content in sweetpotato. *The Crop Journal*. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2022.11.003>

Zhu, Q.-H., Zhang, J., Liu, D., Stiller, W., Liu, D., Zhang, Z., Llewellyn, D., & Wilson, I. (2016). Integrated mapping and characterization of the gene underlying the okra leaf trait in *Gossypium hirsutum* L. *Journal of Experimental Botany*, *67*(3), 763–774. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv494>

APÊNDICE A – Resultados complementares

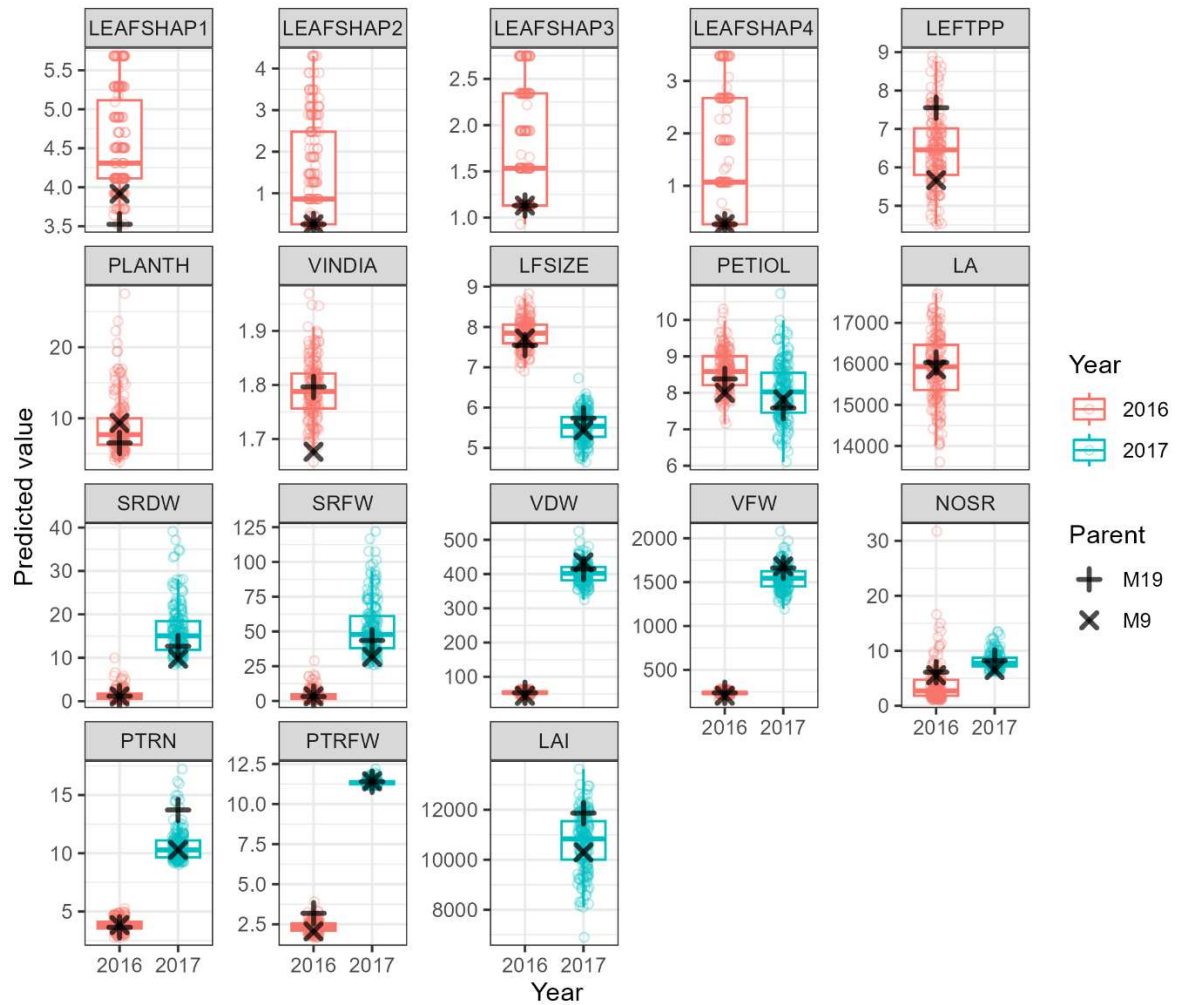


Figura 11. *Boxplots* das médias ajustadas dos dados brutos com as contagens de observações para cada ano.

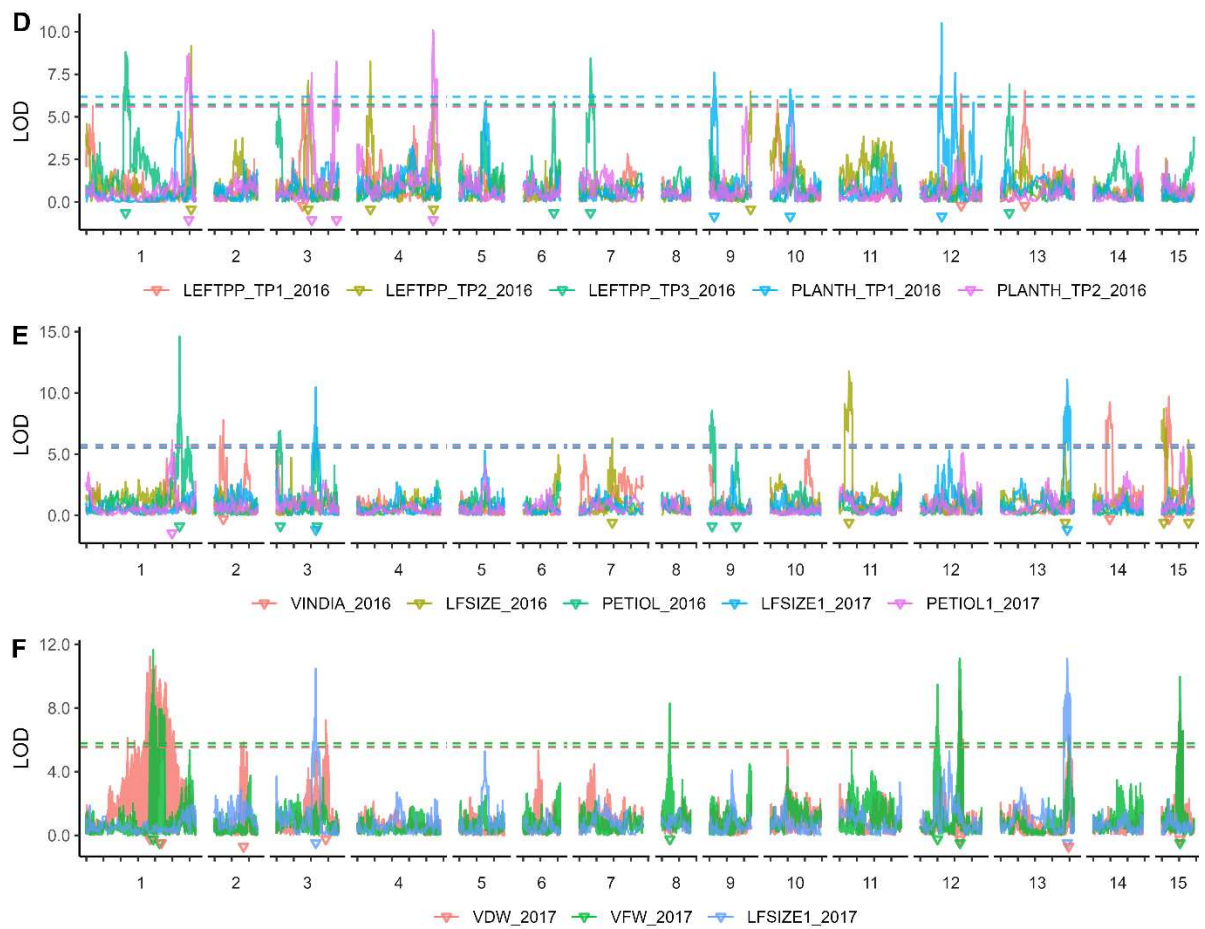


Figura 12. Perfil de LOD a partir de mapeamento por intervalo composto dos caracteres **(D)** número de folhas/planta medido em 12 dias (LEFTPP_TP1), em 30 dias (LEFTPP_TP2) e em 58 a 62 dias (LEFTPP_TP3), altura de planta medido em 11 dias (PLANTH_TP1) e em 30 dias (PLANTH_TP2) avaliados em 2016; **(E)** diâmetro dos entrenós da vinha (VINDIA) avaliado em 2016, tamanho da folha madura (LFSIZE) e comprimento do pecíolo (PETIOL) avaliados em 2016 e 2017; e **(F)** pesos seco (VDW) e fresco (VFW) da vinha e tamanho da folha madura (LFSIZE) avaliados em 2017. Cada triângulo representa a posição de QTL declarados de acordo com limiares (linhas tracejadas) obtidos a partir de 1000 permutações.

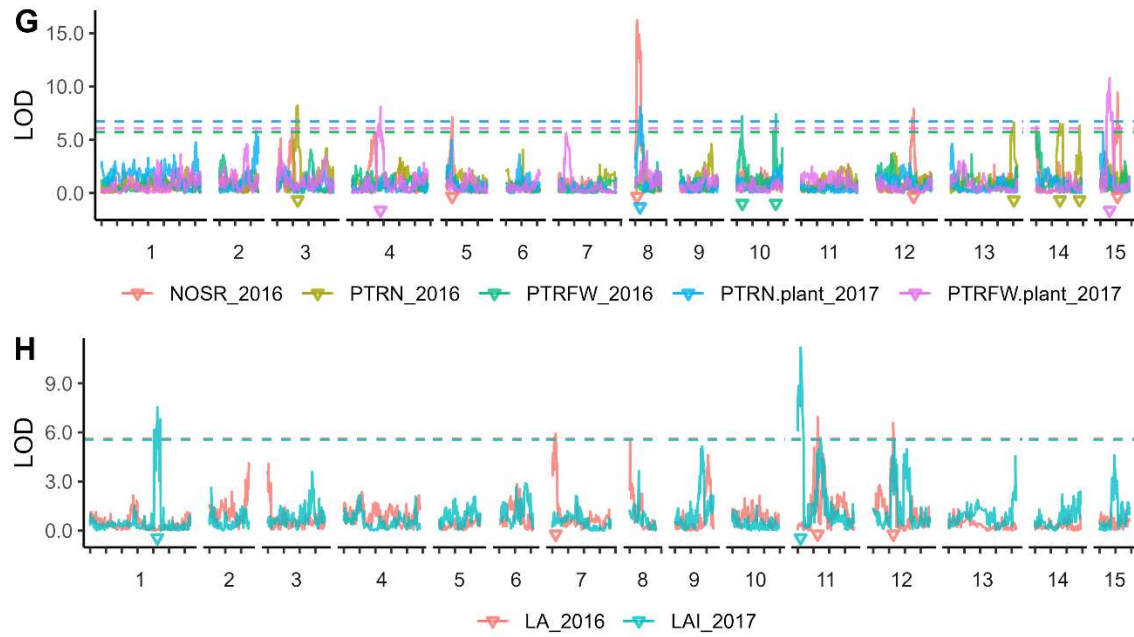


Figura 13. Perfil de LOD a partir de mapeamento por intervalo composto dos caracteres **(G)** número de raízes (NOSR) avaliado em 2016, número de raízes do tipo lápis (PTRN) e peso fresco de raízes do tipo lápis (PTRFW) avaliados em 2016 e 2017; e **(H)** área foliar (LA) avaliado em 2016 e superfície total de folhagem por unidade de área do solo (LAI) avaliado em 2017. Cada triângulo representa a posição de QTL declarados de acordo com limiares (linhas tracejadas) obtidos a partir de 1000 permutações.