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

Epistasia e parâmetros genéticos em ambientes com e sem estresse hídrico em
milho

Melina Teixeira Andrade

Tese apresentada para obtenção do título de Doutora em
Ciências. Área de concentração: Genética e
Melhoramento de Plantas

Piracicaba
2017

Melina Teixeira Andrade
Engenheira Agrônoma

Epistasia e parâmetros genéticos em ambientes com e sem estresse hídrico em milho

Orientador:
Prof. Dr. **CLAUDIO LOPES DE SOUZA JUNIOR**

Tese apresentada para obtenção do título de Doutora
em Ciências. Área de concentração: Genética e
Melhoramento de Plantas

Piracicaba
2017

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA – DIBD/ESALQ/USP

Andrade, Melina Teixeira

Epistasia e parâmetros genéticos em ambientes com e sem estresse hídrico em milho / Melina Teixeira Andrade. - - Piracicaba, 2017.

147 p.

Tese (Doutorado) - - USP / Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz".

1. Interação epistasia x ambientes 2. *Triple test cross* 3. *Zea mays* L. 4. Herdabilidade 5. Grau médio de dominância 6. Epistasia pleiotrópica 7. Correlação epistática 8. Pleiotropia I. Título

DEDICATÓRIA

Aos meus pais e irmão, mas especialmente aos meus queridos avós, Anselmo e Efigênia, que foram os primeiros a me considerar “doutora”.

AGRADECIMENTOS

Ao fim dessa jornada, sinto uma enorme GRATIDÃO a todos que fizeram parte dos meus últimos quatro anos, contribuindo direta ou indiretamente para a construção deste trabalho.

Primeiramente agradeço a Deus, por sempre iluminar os meus caminhos.

À Universidade de São Paulo e ao Departamento de Genética da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, pelo suporte acadêmico.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa de estudos, fundamental para que eu me dedicasse a esse projeto.

Ao Prof. Dr. Claudio Lopes de Souza Junior, pela orientação exemplar, paciente e pela presença constante no nosso dia a dia.

Aos funcionários do Departamento de Genética, sempre simpáticos e dispostos a ajudar; e aos professores, que não mediram esforços em compartilhar seus conhecimentos, em especial ao Dr. Isaias Olívio Geraldi e Dr. José Branco de Miranda Filho, que se tornaram grandes amigos. Agradeço também aos professores do Departamento de Ciências Exatas, onde tive a oportunidade de cursar algumas disciplinas.

À banca examinadora que prontamente aceitou o nosso convite.

Aos funcionários de campo, em especial ao Sr. Ariberto Soares de Oliveira, Antonio Juscelino Desidério (*in memoriam*) e Guilherme dos Santos Diehl, pela fundamental contribuição nos experimentos e pela amizade.

Ao Rubén José Silva Díaz e Pedro José García Mendoza, pela condução dos experimentos de campo e organização inicial dos dados.

Aos “coleguinhas da salinha”, Luciana, Marcela, Paolo, Thiago, Sueme e Otávio, que fizeram do nosso período de discussões e ajudas mútuas, proveitoso cientificamente, mas além disso, fizeram com que a convivência diária fosse prazerosa e se tornaram amigos pra vida toda. Em especial agradeço ao Thiago, pela parceria construída desde o mestrado e pela revisão criteriosa deste.

À Marcia Andrade, Márcia Wysmierski e Marida Holanda pelo suporte, pelo carinho e pela revisão cuidadosa deste trabalho.

Aos demais amigos da pós-graduação, dos quais não vou citar nomes por medo de ser injusta, mas que muito contribuíram com ideias, perguntas, exemplos e com a convivência agradável. Também é preciso agradecer aos amigos que fiz em Piracicaba, os quais mesmo que não entendessem de Genética ou Melhoramento, sempre me apoiaram e incentivaram. Essa cidade será lembrada com alegria e sempre que possível revisitada.

À minha família e à família do Jonas, principalmente minha mãe (Simoni), meu pai (Davi), meu irmão (Otávio) e minha sogra (Ana), que sempre me apoiaram, incentivaram e entenderam os momentos de ausência. Bem como aos meus amigos de Bom Sucesso, Divinópolis, Lavras e São Paulo.

Por último, um agradecimento especial ao meu noivo, Jonas, que esteve comigo durante todo esse tempo e sempre foi meu porto seguro e grande incentivador, estando ao meu lado mesmo nos momentos em que não lhe sobrava muita atenção.

Muito obrigada a todos!

SUMÁRIO

RESUMO	8
ABSTRACT	9
1. INTRODUÇÃO.....	11
REFERÊNCIAS.....	14
2. EPISTASIA E PARÂMETROS GENÉTICOS EM AMBIENTES COM E SEM ESTRESSE HÍDRICO EM MILHO: PRODUÇÃO DE GRÃOS E CARACTERES DA PLANTA.....	19
RESUMO	19
ABSTRACT	19
2.1. INTRODUÇÃO	20
2.2. MATERIAL E MÉTODOS.....	21
2.2.1. Material genético.....	21
2.2.2. Procedimento experimental.....	21
2.2.3. Análises de variâncias	23
2.2.3.1. Detecção dos efeitos epistáticos nas análises de variâncias.....	24
2.2.4. Estimativas dos efeitos epistáticos em plantas F_2	25
2.2.5. Estimativas de componentes de variância e parâmetros genéticos	26
2.3. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	30
2.3.1. Médias e precisão experimental	30
2.3.2. Análises de variâncias	35
2.3.3. Estimativas de componentes de variâncias e parâmetros genéticos	36
2.3.3.1. Componentes de variâncias	36
2.3.3.1. Grau médio de dominância.....	41
2.3.3.2. Coeficientes de herdabilidades.....	42
2.3.4. Detecção de efeitos epistáticos nas análises de variâncias.....	44
2.3.5. Estimativas da variância epistática	46
2.3.6. Estimativas de efeitos epistáticos em plantas F_2	46
2.4. CONSIDERAÇÕES FINAIS	51
REFERÊNCIAS.....	52

3. EPISTASIA E PARÂMETROS GENÉTICOS EM AMBIENTES COM E SEM ESTRESSE HÍDRICO EM MILHO: PRODUÇÃO DE GRÃOS E COMPONENTES	57
RESUMO	57
ABSTRACT	57
3.1. INTRODUÇÃO	58
3.2. MATERIAL E MÉTODOS	59
3.2.1. Material genético.....	59
3.2.2. Procedimento experimental	59
3.2.3. Análises de variâncias	60
3.2.3.1. Detecção dos efeitos epistáticos nas análises de variâncias	60
3.2.4. Estimativas dos efeitos epistáticos em plantas F_2	61
3.2.5. Estimativas de componentes de variância e parâmetros genéticos.....	61
3.3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	62
3.3.1. Médias e precisão experimental.....	62
3.3.2. Análises de variâncias	66
3.3.3. Estimativas de componentes de variâncias e parâmetros genéticos	67
3.3.3.1. Componentes de variâncias.....	67
3.3.3.1. Grau médio de dominância	68
3.3.3.2. Coeficientes de herdabilidades	72
3.3.4. Detecção de efeitos epistáticos nas análises de variâncias.....	74
3.3.5. Estimativas da variância epistática	76
3.3.6. Estimativas de efeitos epistáticos em plantas F_2	76
3.4. CONSIDERAÇÕES FINAIS	79
REFERÊNCIAS	81
4. EPISTASIA E PARÂMETROS GENÉTICOS EM MILHO: COVARIÂNCIAS, CORRELAÇÕES E EPISTASIA PLEIOTRÓPICA	85
RESUMO	85
ABSTRACT	85
4.1. INTRODUÇÃO	86
4.2. MATERIAL E MÉTODOS	87
4.2.1. Material genético.....	87
4.2.2. Procedimento experimental	87

4.2.3. Análises de variâncias, covariâncias e coeficientes de correlações	88
4.3. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	91
4.3.1. Produtos médios e covariâncias.....	91
4.3.2. Coeficientes de correlação e epistasia pleiotrópica.....	95
4.3.3. Pleiotropia	102
4.4. CONSIDERAÇÕES FINAIS	105
REFERÊNCIAS.....	105
ANEXOS	109

RESUMO

Epistasia e parâmetros genéticos em ambientes com e sem estresse hídrico em milho

Em estudos recentes, a epistasia tem sido detectada no controle genético de caracteres quantitativos em diversas espécies. Dado o grande número de locos controlando um único caráter, é evidente que ocorram interações inter-alélicas, além de pleiotropia, que resulta do controle de mais de um caráter por um mesmo loco. Também tem sido reportada a presença de epistasia pleiotrópica em animais, que basicamente resulta do efeito da epistasia sobre locos pleiotrópicos ou sobre múltiplos caracteres, afetando a correlação genética entre esses. Desse modo, o objetivo desta pesquisa foi a análise genética de diversos caracteres de importância econômica e agronômica em milho, incluindo estimativas de componentes de variância genética e presença de efeitos epistáticos em ambientes com e sem estresse hídrico; e estimativas de epistasia pleiotrópica. Para isso foi utilizado o delineamento *triple test cross* (TTC), obtendo-se 300 progênies de retrocruzamentos que foram avaliadas em oito ambientes nos anos agrícolas de 2008/2009 e 2009/2010, na cidade de Piracicaba, São Paulo, Brasil. Ao longo da condução dos experimentos observou-se a ocorrência de déficit hídrico, de modo que os ambientes foram divididos em dois grupos (sem estresse - SE e com estresse - CE). Avaliou-se os caracteres da planta: dias para os florescimentos masculino (FM) e feminino (FF), intervalo entre florescimentos (IF), altura da planta (AP) e espiga (AE), posição relativa da espiga (PRE), acamamento e quebramento de plantas (ACQ), *stay green* (SG); produção de grãos (PG) e seus componentes de produção: número de fileiras (NF), número de grãos por fileira (NGF), peso de 300 grãos (P300), comprimento de grãos (CG) e prolificidade (PRO). Foram realizadas análises de variâncias individuais para cada ambiente; análises conjuntas de ambientes; e análises conjuntas de grupos, das quais estimaram-se as variâncias aditiva, de dominância, epistática e suas respectivas interações com ambiente; o grau médio de dominância, coeficientes de herdabilidade em nível de médias de progênies e em nível de parcelas e também os efeitos epistáticos em plantas F₂. Também foram feitas análises de covariâncias considerando todos os caracteres combinados dois a dois, tendo sido estimados os coeficientes de correlações. A epistasia foi detectada para a maioria dos caracteres nos dois grupos, exceto ACQ, IF, SG e CG, no grupo SE; e ACQ, CG e PRO, no grupo CE. Porém não foi detectada interação epistasia x ambiente em nenhum dos grupos e a interação epistasia x grupos só foi detectada para IF. Os efeitos epistáticos em plantas F₂ para PG variaram de -3,03 t ha⁻¹ a 5,13 t ha⁻¹ no grupo SE e -1,94 t ha⁻¹ a 2,87 t ha⁻¹ no grupo CE, mas não foram detectadas altas magnitudes dos coeficientes de correlações entre esses efeitos e as médias gerais dos retrocruzamentos. Foram detectados coeficientes de correlações epistáticas para 29,67% das combinações, indicando a presença de epistasia pleiotrópica entre caracteres. Observou-se a formação de agrupamentos entre caracteres relacionados. Em vista desses resultados, a epistasia se constituiu num componente importante no controle dos caracteres analisados, sugerindo ainda que a epistasia pleiotrópica possa ser responsável pelas interações complexas no genoma.

Palavras-chave: Interação epistasia x ambientes; *Triple test cross*; *Zea mays* L.; Herdabilidade; Grau médio de dominância; Epistasia pleiotrópica; Correlação epistática; Pleiotropia

ABSTRACT

Epistasis and genetic parameters in environments with and without water stress in maize

In recent studies, epistasis has been considered in genetic control of quantitative traits in several species. Due to a large number of loci controlling a single trait, it is evident that inter allele interactions occur in addition to pleiotropy, which results in the control of more than one trait by the same locus. Besides, the presence of pleiotropy, epistasis has been reported in animals, which basically result from the effect of epistasis on pleiotropic loci or on multiple traits, affecting the genetic correlation between them. Thus, the objective of this research was to do genetic analysis of several traits of economic and agronomic importance in maize, including estimates of genetic variance components and the presence of epistatic effects in environments with and without water stress; and estimates of pleiotropic epistasis. For this, the triple test cross (ITC) design was used to obtain 300 backcrosses progenies, which were evaluated in eight environments in the 2008/2009 and 2009/2010 agricultural seasons, in Piracicaba, Sao Paulo State, Brazil. During the conduction of the experiments, the occurrence of water deficit was observed, so that the environments were divided into two groups (without stress - WS and with stress - SS). The traits evaluated were: days to anthesis (DA), days to silking (DS), anthesis-silking interval (ASI), plant height (PH), ear height (EH), ear placement (EP), root and stalk lodging (PL) and stay green (SG), grain yield (GY), kernel rows (KR), kernels per row (KPR), 300-grain weight (300W), kernel depth (KD) and prolificacy (PRO). Individual analysis of variances were performed for each environment; joint analysis of environments; and joint analysis of groups, from which additive, dominance and epistatic variances and their respective interactions with the environment were estimated; besides average degree of dominance, heritability coefficients at level of half-sib progenies and at plots level; also epistatic effects in F₂ plants were estimated. Covariance analyses were also performed considering all pairs of traits, two by two, and the correlation coefficients were estimated. Epistasis was detected for most traits in both groups except to PL, ASI, SG and KD, in WS group; and PL, KD, and PRO, in SS group. However, no epistasis x environment interaction was detected in any group and epistasis x group interaction was detected only to ASI. Epistatic effects on F₂ plants were detected to GY, oscillating from -3.03 t/ha to 5.13 t/ha in WS group and from -1.94 t/ha to 2.87 t/ha in SS group. However, high magnitudes of correlation coefficients between these F₂ epistatic effects and averages of backcrosses were not detected. Epistatic correlation coefficients were detected for 29.67% of pairs of traits, indicating the presence of pleiotropic epistasis. The formation of clusters was observed between related traits. In view of these results, epistasis was considered an important component in the control of traits analyzed, furthermore suggesting that pleiotropic epistasis may be responsible for complex interactions in the genome.

Keywords: Epistasis x environments interaction; Triple test cross; *Zea mays* L.; Heritability; Average degree of dominance; Pleiotropic epistasis; Epistatic correlation; Pleiotropy

1. INTRODUÇÃO

Caracteres quantitativos se caracterizam por serem controlados por muitos locos, os quais podem apresentar pleiotropia e serem afetados pela epistasia, sendo esses fenômenos frequentemente desconsiderados nos estudos genéticos. A pleiotropia é definida pelo controle de mais de um caráter por um mesmo loco. A epistasia, por sua vez, se constitui nas interações entre locos que podem afetar o fenótipo. Esta também pode afetar os efeitos pleiotrópicos, sendo chamada neste caso de epistasia pleiotrópica (Wolf et al. 2005). Adicionalmente, todos esses efeitos sofrem influência das variações ambientais, tal como de estresses hídricos, tornando ainda mais complexo o funcionamento do genoma.

O termo epistasia foi definido inicialmente por Bateson (1909) como distorções da segregação mendeliana ocasionadas pelas interações entre locos. Posteriormente, Fisher (1918) apresentou uma interpretação estatística, decompondo a variância genética em aditiva, dominante e epistática. A variância epistática foi decomposta por Cockerham (1954) e Kempthorne (1954), em seus componentes aditivo x aditivo (axa), aditivo x dominante (axd) e dominante x dominante (dxd). Atualmente, a definição estatística da epistasia mais aceita se refere a esse termo como sendo os desvios observados quando o modelo aditivo-dominante não é suficiente para explicar os valores genotípicos, ou seja, quando o efeito combinado de diferentes locos sobre um genótipo não pode ser predito pela soma dos seus efeitos individuais (Falconer and Mackay 1996).

Para a detecção da epistasia, inicialmente foi proposta a metodologia de médias de gerações, as quais são derivadas de cruzamentos entre duas linhagens endogâmicas (Mather 1949). Essa metodologia foi reportada para tabaco (Jinks et al. 1973; Perkins and Jinks 1973), milho (Lamkey et al. 1995; Azizi et al. 2006; Velásquez et al. 2008; Hauck et al. 2014) e também para outras espécies. Porém, nela os efeitos genéticos aditivos e dominantes não são estimados independentemente dos epistáticos, dificultando a interpretação individual dos mesmos. Além disso, esses efeitos podem estar presentes, mas atuando em sentidos opostos nos vários locos e, assim, o efeito final pode ser pequeno ou nulo (Ceballos et al. 1998).

Comstock and Robinson (1952) propuseram o delineamento III para estimar os componentes da variância genética. Nesse delineamento são cruzadas duas linhagens contrastantes, gerando-se híbridos F_1 , que são autofecundados e a geração F_2 é retrocruzada com os genitores. As progênies geradas são então avaliadas em experimentos com repetições para a estimação dos componentes. Como uma extensão desse método, Kearsey and Jinks (1968) desenvolveram o delineamento *triple test cross* (TTC), em que a geração F_2 , além de retrocruzada com os genitores, é também retrocruzada com a geração F_1 . Esse delineamento permite estimar a presença de epistasia e obter as estimativas das variâncias aditiva e de dominância (Wolf and Hallauer 1997). A adição de um terceiro testador (geração F_1) possibilita que seja feito um teste independente para epistasia devido à ortogonalidade existente entre os contrastes. Esse teste independe da frequência alélica, do número de locos, da endogamia e da ocorrência de desequilíbrio de ligação na população (Kearsey and Pooni 1996).

O TTC é utilizado para detecção dos diferentes tipos de epistasia propostos por Cockerham (1954) e Kempthorne (1954), para diversos caracteres do milho. Wolf and Hallauer (1997) detectaram epistasia dos tipos axa, axd e/ou dxd para caracteres de dimensão da espiga (diâmetro de sabugo, comprimento e número de fileiras) e para os caracteres de florescimento; além de epistasia axd e/ou dxd para produção de grãos, altura da planta e da espiga; e intervalo entre florescimentos. Khan and McNeilly (2005) detectaram epistasia axa para caracteres de raízes. Sofi et al. (2006) detectaram predominância de epistasia do tipo axd e/ou dxd para produção de grãos, peso de grãos e caracteres de dimensão da espiga. Sofi (2007) detectou maiores magnitudes da epistasia do tipo axd e/ou dxd que

epistasia do tipo axa para caracteres do pendão e da espiga. Singh and Gupta (2008) também detectaram predominância de epistasia axd e/ou dxd para caracteres do florescimento, altura da planta e da espiga, caracteres da espiga, peso de grãos, prolificidade e produção de grãos.

Outros autores também detectaram epistasia para produção de grãos e componentes de produção (Mendoza 2011), para caracteres da planta (Díaz 2011) e para resistência ao gorgulho do milho (*Sitophilus zeamais*) (Morais 2012), utilizando esse delineamento. Esses autores reportaram predominância dos efeitos epistáticos do tipo axd e/ou dxd para a maioria dos caracteres. Além desses, em uma modificação do delineamento TTC proposta por Eta-Ndu and Openshaw (1999) em que as progênies de retrocruzamento são cruzadas com testadores, também foi detectada epistasia axa para produção de grãos. Silva (2011) utilizando essa metodologia também detectou epistasia axa para produção de grãos, caracteres de florescimento e estatura da planta, acamamento e quebramento e prolificidade.

Muitos estudos, no entanto, têm ignorado os efeitos epistáticos por serem considerados fenômenos raros e de pouca importância, mesmo que as análises não forneçam um teste válido para tal suposição (Carlborg and Haley 2004; Díaz 2011). Segundo Stuber and Moll (1971), é improvável que as interações epistáticas estejam ausentes em caracteres quantitativos, o que tem sido comprovado não apenas pelos resultados dos estudos usando médias de gerações e delineamento TTC, mas também por pesquisas com marcadores moleculares e análises de mapeamento de QTL (*quantitative trait loci*) (Carlborg and Haley 2004). Além disso, em estudos com organismos modelo como o milho e em estudos de mapeamento associativo, a epistasia tem sido apontada como a forma mais comum na arquitetura genética de caracteres quantitativos e não a exceção (Howard et al. 2014; Mackay 2014).

Apesar de ainda não haver um consenso sobre os efeitos da epistasia na variação e herança dos caracteres quantitativos, muitos trabalhos reportam que ignorar esse efeito pode resultar em interpretações incorretas das estimativas dos componentes da variância genética, coeficientes de herdabilidade, grau médio de dominância e resposta à seleção (Eta-Ndu and Openshaw 1999; Sofi et al. 2007). Esses parâmetros são fundamentais na escolha das estratégias mais adequadas para os programas de melhoramento. Além disso, o interesse na epistasia também se deve a ela ser relacionada com a expressão da heterose em milho (Cockerham and Zeng 1996; Wolf and Hallauer 1997; Dudley 2007; Melchinger et al. 2007; Tang et al. 2010; Melo et al. 2014) com a depressão por endogamia (Lynch 1991; Holland 2001; Li et al. 2001) e com os efeitos de sobredominância (Li et al. 2001). Ademais, a epistasia pode afetar a detecção, introgressão e caracterização de locos e QTL, dado que na sua presença um determinado loco pode ter o seu fenótipo alterado em magnitude e direção (Causse et al. 2007; Mackay 2014).

À medida que se faz seleção ocorrem alterações das frequências alélicas e, portanto, alterações do *background* genético, de modo que, caso a epistasia esteja presente, o efeito de determinado alelo pode ser alterado, devido às interações inter-alélicas (Carter et al. 2005). Desse modo a epistasia pode afetar a resposta à seleção (Bernardo 2010; Cheverud and Routman 1995). Além disso, a resposta à seleção pode ser afetada positivamente nos casos em que combinações favoráveis de locos estiverem em desequilíbrio de ligação; porém, caso a seleção venha a ser mais branda, essas combinações podem ser quebradas por recombinação e, nesse caso, o ganho será transitório e não permanente (Griffing 1960; Hansen 2013). Combinações epistáticas favoráveis podem ser acumuladas quando a população base de um determinado programa for desenvolvida a partir do cruzamento de linhagens aparentadas, linhagens de um mesmo grupo heterótico ou mesmo linhagens elite recicladas (Wolf and Hallauer 1997).

A importância da epistasia pode variar também conforme o tamanho e a base genética da população sob melhoramento, de modo que em populações pequenas ou com estreita base genética, a epistasia pode ser um dos principais fatores para as contínuas respostas à seleção e para a manutenção da variância genética (Rasmusson and

Philips 1997). Isso se deve à “conversão” da variância epistática em variância genética aditiva, que ocorre nas populações que sofreram “efeito de gargalo” ou subdivisão (Goodnight 1988). Essa “conversão” ocorre pela fixação dos locos epistáticos, liberando variância genética aditiva, tendo sido reportada em alguns trabalhos da literatura (Guzman and Lamkey 2000; Tabanao and Bernardo 2005). A manutenção da variância genética em populações que sofreram um estreitamento de suas bases genéticas permite que a seleção natural atue e que essas populações se adaptem rapidamente a novos ambientes (Cheverud and Routman 1995; Naciri-Graven and Goudet 2003; Bernardo 2010). Nesse sentido, a epistasia tem sido relacionada à adaptação à ambientes específicos e a diferentes tipos de estresse (de Visser et al. 2011; Hansen 2013; Joshi and Prasad 2014; Lagator et al. 2014).

O estresse hídrico tem sido considerado um dos principais fatores a reduzir a produtividade e a produção agrícola (Almeida et al. 2013). Em ambientes tropicais, variações climáticas, como a ocorrência de veranicos, afetam diversas culturas, particularmente o milho. Além disso, no Brasil o cultivo de milho vem migrando para a segunda safra, a qual é caracterizada pela ocorrência frequente desses déficits hídricos. Muitos trabalhos têm considerado o impacto da deficiência hídrica sobre os parâmetros de herança genética, porém nenhum deles considera a ocorrência de epistasia (Bolaños and Edmeades 1996; Aragão 2012; Almeida et al. 2013; Ziyomo and Bernardo 2013; Beyene et al. 2016). Aliado a isso, alguns autores têm reportado maior importância dos efeitos epistáticos em ambientes extremos, ou seja, ambientes favoráveis e desfavoráveis, para milho (Wolf and Hallauer 1997) e para tabaco (Jinks et al. 1973; Perkins and Jinks 1973).

No melhoramento genético, a presença de interação com o ambiente é considerada uma das principais limitações, não só por dificultar o processo de seleção, mas por afetar a estimação de parâmetros genéticos, como a variância epistática (Holland 2001; Barona et al. 2009). Em vista disso, na literatura são reportados estudos que têm detectado interações epistasia x ambiente no milho (Moreno-Gonzalez and Dudley 1981; Wolf and Hallauer 1997; Ceballos et al. 1998; Khan and McNeilly 2005; Azizi et al. 2006). Em um estudo recente, Khan et al. (2016) detectaram efeitos epistáticos de diferentes tipos, em ambientes com estresse e sem estresse, para produção de grãos, altura das plantas e componentes de produção, porém esses autores não realizaram análises entre ambientes para testar a detecção de interação epistasia x ambiente. Por outro lado, outros autores reportaram que os efeitos epistáticos foram consistentes em diferentes ambientes (Díaz 2011; Mendoza 2011; Silva 2011).

Na escolha da estratégia de seleção, além de ser importante considerar a interação com o ambiente, é necessário também considerar a ocorrência de pleiotropia, fenômeno complexo, que é um dos principais responsáveis pela covariância genética entre caracteres (Balestre et al. 2012). A literatura reporta dois tipos de pleiotropia: universal e modular. A pleiotropia universal se caracteriza por um loco afetando todos os caracteres (Mackay et al. 2009) enquanto na pleiotropia modular um loco afetaria apenas um grupo de caracteres relacionados (Cheverud et al. 2004; Balestre et al. 2012), sendo que esta tem sido confirmada na maioria dos trabalhos (Balestre 2012). O tipo de pleiotropia pode interferir na resposta à seleção, afetando principalmente a seleção para múltiplos caracteres.

Além disso, assim como as médias e os componentes de variância, a pleiotropia também pode ser afetada pela epistasia, alterando seus efeitos de forma diferencial entre múltiplos caracteres (Cheverud et al. 2004). Isto porque a epistasia pode afetar a covariância entre caracteres e, conseqüentemente a correlação genética, sendo neste caso chamada de epistasia pleiotrópica (Wolf et al. 2005; Wolf et al. 2006). Esse termo também é definido pelo efeito direto da epistasia sobre múltiplos caracteres simultaneamente (Wolf et al. 2005). No entanto, os estudos sobre epistasia pleiotrópica são complexos e ainda iniciais, além de terem sido conduzidos apenas utilizando marcadores moleculares para o mapeamento de QTL em animais (Cheverud et al. 2004; Wolf et al. 2005). Apesar de alguns

estudos reportados na literatura sugerirem a presença de epistasia pleiotrópica, ela ainda não foi efetivamente estudada e detectada para caracteres de importância econômica em plantas.

Desse modo, o objetivo desta pesquisa foi a análise genética de diversos caracteres de importância econômica e agronômica em milho, incluindo estimativas de componentes de variância genética e presença de efeitos epistáticos em ambientes com e sem estresse hídrico; e estimativas de epistasia pleiotrópica.

Referências

- Almeida GD, Makumbi D, Magorokosho C, et al (2013) QTL mapping in three tropical maize populations reveals a set of constitutive and adaptive genomic regions for drought tolerance. *Theor Appl Genet* 126:583–600. doi: 10.1007/s00122-012-2003-7
- Aragão TR de P (2012) Testcrosses by sowing dates interaction and implications for maize breeding. Dissertation, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Azizi F, Rezai AM, Saeidi G (2006) Generation Mean Analysis to estimate genetic parameters for different traits in two crosses of corn inbred lines at three planting densities. *J Agric Sci Technol* 8:153–169
- Balestre M (2012) Bayesian mapping of multiple traits: pleiotropic effects of inheritance study of the yield components in maize. Thesis, Federal University of Lavras
- Balestre M, Von Pinho RG, Souza Junior CL, Bueno Filho JSS (2012) Bayesian mapping of multiple traits in maize: The importance of pleiotropic effects in studying the inheritance of quantitative traits. *Theor Appl Genet* 125:479–493. doi: 10.1007/s00122-012-1847-1
- Barona MAA, Colombari Filho JM, Geraldi IO (2009) Epistasis to grain yield in soybean. *Bragantia* 68:313–318.
- Bateson W (1909) *Mendel's principles of heredity*. Cambridge University Press, Cambridge
- Bernardo R (2010) *Breeding for Quantitative Traits in Plants*. Stemma Press, Woodbury
- Beyene Y, Semagn K, Crossa J, et al (2016) Improving maize grain yield under drought stress and non-stress environments in sub-saharan africa using marker-assisted recurrent selection. *Crop Sci* 56:344–353. doi: 10.2135/cropsci2015.02.0135
- Bolaños J, Edmeades GO (1996) The importance of the anthesis - silking interval in breeding for drought tolerance in tropical maize. *F Crop Res* 48:65–80
- Carlborg O, Haley CS (2004) Epistasis: too often neglected in complex trait studies? *Nat Rev Genet* 5:618–625. doi: 10.1038/nrg1407
- Carter AJR, Hermisson J, Hansen TF (2005) The role of epistatic gene interactions in the response to selection and the evolution of evolvability. *Theor Popul Biol* 68:179–196. doi: 10.1016/j.tpb.2005.05.002
- Causse M, Chaïb J, Lecomte L, et al (2007) Both additivity and epistasis control the genetic variation for fruit quality traits in tomato. *Theor Appl Genet* 115:429–442. doi: 10.1007/s00122-007-0578-1
- Ceballos H, Pandey S, Narro L, Perez-Velázquez JC (1998) Additive, dominant, and epistatic effects for maize grain yield in acid and non-acid soils. *Theor Appl Genet* 96:662–668. doi: 10.1007/s001220050786
- Cheverud JM, Ehrich TH, Vaughn TT, et al (2004) Pleiotropic effects on mandibular morphology II: Differential epistasis and genetic variation in morphological integration. *J Exp Zool Part B Mol Dev Evol* 302:424–435. doi: 10.1002/jez.b.21008
- Cheverud JM, Routman EJ (1995) Epistasis and its contribution to genetic variance components. *Genetics* 139:1455–1461

- Cockerham CC (1954) An Extension of the Concept of Partitioning Hereditary Variance for Analysis of Covariances among Relatives When Epistasis Is Present. *Genetics* 39:859–882
- Cockerham CC, Zeng Z (1996) Design III With Marker Loci. *Genetics* 143:1437–1456
- Comstock RE, Robinson HF (1952) Estimation of average dominance of genes. In: Gowen JW (ed) *Heterosis: a record of researches directed toward explaining and utilizing the vigor of hybrids*. Iowa State College Press, Ames, pp 494–516
- de Visser JAGM, Cooper TF, Elena SF (2011) The causes of epistasis. *Proc R Soc B Biol Sci* 278:3617–3624. doi: 10.1098/rspb.2011.1537
- Díaz RJS (2011) Epistasis for yield and plant traits in maize. Thesis, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Dudley JW (2007) From means to QTL: The Illinois long-term selection experiment as a case study in quantitative genetics. *Crop Sci* 47:S20–S31. doi: 10.2135/cropsci2007.04.0003IPBS
- Eta-Ndu JT, Openshaw SJ (1999) Epistasis for Grain Yield in Two F2 Populations of Maize. *Crop Sci* 39:346–352
- Falconer DS, Mackay TFC (1996) *Introduction to Quantitative Genetics*, 4a ed. Longman, London
- Fisher RA (1918) The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Trans R Soc Edinburgh* 52:399–433
- Goodnight CJ (1988) Epistasis and the effect of founder events on the additive genetic variance. *Evolution* (N Y) 42:441–454
- Griffing B (1960) Theoretical consequences of truncation selection based on the individual phenotype. *Aust J Biol Sci* 13:307–343
- Guzman PS, Lamkey KR (2000) Effective population size and genetic variability in the BS11 maize population. *Crop Sci* 40:338–346. doi: 10.2135/cropsci2000.402338x
- Hansen TF (2013) Why epistasis is important for selection and adaptation. *Evolution* (N Y) 67:3501–3511. doi: 10.1111/evo.12214
- Hauck AL, Richard Johnson G, Mikel MA, et al (2014) Generation means analysis of elite ex-plant variety protection commercial inbreds: A new public maize genetics resource. *Crop Sci* 54:174–189. doi: 10.2135/cropsci2013.03.0172
- Holland J. (2001) Epistasis and plant breeding. In: JANICK J (ed) *Plant Breeding Reviews*. John Wiley & Sons, New York, pp 27–92
- Howard R, Carriquiry AL, Beavis WD (2014) Parametric and nonparametric statistical methods for genomic selection of traits with additive and epistatic genetic architectures. *G3* (Bethesda) 4:1027–1046. doi: 10.1534/g3.114.010298
- Jinks JL, Perkins JM, Pooni HS (1973) The incidence of epistasis in normal and extreme environments. *Heredity* (Edinb) 31:263–269
- Joshi CJ, Prasad A (2014) Epistatic interactions among metabolic genes depend upon environmental conditions. *Mol Biosyst* 10:2578–2589. doi: 10.1039/c4mb00181h
- Kearsey MJ, Jinks JL (1968) A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. *Heredity* (Edinb) 23:403–9. doi: 10.1038/hdy.1968.52
- Kearsey MJ, Pooni HS (1996) *The Genetical Analysis of Quantitative Traits*, 1a. Chapman & Hall, London
- Kempthorne O (1954) The correlations between relatives in random mating populations. *Proceedings R Soc Biol Sci* 143:103–113. doi: 10.1098/rspb.1954.0056

- Khan AA, McNeilly T (2005) Triple Test Cross Analysis for Salinity Tolerance based upon Seedling Root Length in Maize (*Zea mays* L.). *Breed Sci* 55:321–325. doi: 10.1270/jsbbs.55.321
- Khan NH, Ahsan M, Naveed M, et al (2016) Genetics of drought tolerance at seedling and maturity stages in *Zea mays* L. *Spanish J Agric Res*. doi: 10.5424/sjar/2016143-8505
- Lagator M, Colegrave N, Neve P (2014) Selection history and epistatic interactions impact dynamics of adaptation to novel environmental stresses. *Proc R Soc London B Biol Sci*. doi: 10.1098/rspb.2014.1679
- Lamkey KR, Schnicker BL, Melchinger AE (1995) Epistasis in an Elite Maize Hybrid and Choice of Generation for Inbred Line Development. *Crop Sci* 35:1272–1282
- Leamy LJ, Pomp D, Lightfoot JT (2011) Epistatic interactions of genes influence within-individual variation of physical activity traits in mice. *Genetica* 139:813–821. doi: 10.1007/s10709-011-9586-9
- Li ZK, Luo LJ, Mei HW, et al (2001) Overdominant epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice. I. Biomass and grain yield. *Genetics* 158:1737–1753
- Lynch M (1991) The genetic interpretation of inbreeding depression and outbreeding depression. *Evolution* (N Y) 45:622–629
- Mackay TFC (2014) Epistasis and quantitative traits: using model organisms to study gene-gene interactions. *Nat Rev Genet* 15:22–33. doi: 10.1038/nrg3627
- Mackay TFC, Stone EA, Ayroles JF (2009) The genetics of quantitative traits: challenges and prospects. *Nat Rev Genet* 10:565–577. doi: 10.1038/nrg2612
- Mather K (1949) *Biometrical Genetics: the study of continuous variation*. Dour Publications, London
- Melchinger AE, Utz HF, Piepho HP, et al (2007) The role of epistasis in the manifestation of heterosis: A systems-oriented approach. *Genetics* 177:1815–1825. doi: 10.1534/genetics.107.077537
- Melo WMC, Balestre M, Pinho RG V, Bueno Filho JSS (2014) Genetic control of the performance of maize hybrids using complex pedigrees and microsatellite markers. *Euphytica* 195:331–344. doi: 10.1007/s10681-013-0999-7
- Mendoza PJG (2011) Epistasis for grain yield and yield components in maize. Thesis, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Morais AA (2012) Epistasia na herança da resistência do milho ao gorgulho *Sitophilus zeamais* (Coleoptera : Curculionidae). Thesis, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Moreno-Gonzalez J, Dudley JW (1981) Epistasis in Related and Unrelated Maize Hybrids Determined by Three Methods. *Crop Sci* 21:644–651
- Naciri-Graven Y, Goudet J (2003) The additive genetic variance after bottlenecks is affected by the number of loci involved in epistatic interactions. *Evolution* (N Y) 57:706–716
- Pavlicev M, Cheverud JM, Wagner GP (2011) Evolution of adaptive phenotypic variation patterns by direct selection for evolvability. *Proc R Soc Sci* 278:1903–12. doi: 10.1098/rspb.2010.2113
- Pavlicev M, Kenney-Hunt JP, Norgard EA, et al (2008) Genetic variation in pleiotropy: Differential epistasis as a source of variation in the allometric relationship between long bone lengths and body weight. *Evolution* (N Y) 62:199–213. doi: 10.1111/j.1558-5646.2007.00255.x
- Perkins JM, Jinks JL (1973) The assessment and specificity of environmental and genotype-environmental components of variability. *Heredity* (Edinb) 30:111–126
- Rasmusson DC, Philips RL (1997) Plant Breeding Progress and Genetic Diversity from De Novo Variation and Elevated Epistasis. *Crop Sci* 37:303–310

- Silva DVF e (2011) Epistasis in maize testcrosses. Thesis, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Singh SB, Gupta BB (2008) Triple Test Cross analysis to detect of epistasis for morpho-physiological traits related to drought tolerance and yield components in maize (*Zea mays* L.). J Res 7:202–209
- Sofi PA (2007) Genetic Analysis of tassel ear characters in maize using triple test cross. Asian J Plant Sci 6:881–883
- Sofi PA, Rather AG, Warsi MZK (2007) Implications of Epistasis in Maize Breeding. Int J Plant Breed Genet 1:1–11
- Sofi P, Rather AG, Venkatesh S (2006) Triple test cross analysis in maize (*Zea mays* L .). Indian J Crop Sci 1:191–193
- Stubber CW, Moll RH (1971) Epistasis in maize (*Zea mays* L.). II: Comparison of selected with unselected populations. Genetics 69:137–149
- Tabanao DA, Bernardo R (2005) Genetic variation in maize breeding populations with different numbers of parents. Crop Sci 45:2301–2306. doi: 10.2135/cropsci2005.00050
- Tang J, Yan J, Ma X, Teng W (2010) Dissection of the genetic basis of heterosis in an elite maize hybrid by QTL mapping in an immortalized F₂ population. Theor Appl Genet 120:333–340. doi: 10.1007/s00122-009-1213-0
- Velásquez JCP, Souza Jr CL, Narro LA, et al (2008) Genetic effects for maize traits in acid and non-acid soils. Genet Mol Biol 97:89–97
- Wolf DP, Hallauer AR (1997) Triple Test Cross Analysis to Detect Epistasis in Maize. Crop Sci 37:763–770
- Wolf JB, Leamy LJ, Routman EJ, Cheverud JM (2005) Epistatic pleiotropy and the genetic architecture of covariation within early and late-developing skull trait complexes in mice. Genetics 171:683–694. doi: 10.1534/genetics.104.038885
- Wolf JB, Pomp D, Eisen EJ, et al (2006) The contribution of epistatic pleiotropy to the genetic architecture of covariation among polygenic traits in mice. Evol Dev 8:468–476. doi: 10.1111/j.1525-142X.2006.00120.x
- Ziyomo C, Bernardo R (2013) Drought tolerance in maize: Indirect selection through secondary traits versus genomewide selection. Crop Sci 53:1269–1275. doi: 10.2135/cropsci2012.11.0651

2. EPISTASIA E PARÂMETROS GENÉTICOS EM AMBIENTES COM E SEM ESTRESSE HÍDRICO EM MILHO: PRODUÇÃO DE GRÃOS E CARACTERES DA PLANTA

RESUMO

Ainda não há um consenso sobre a contribuição da epistasia e de suas interações com ambientes para a herança de caracteres quantitativos. Porém, resultados reportados na literatura indicam que a epistasia pode ser responsável pelas divergências entre as respostas à seleção realizadas e esperadas. Além disso, desconsiderar a epistasia pode ocasionar interpretações incorretas de estimativas de parâmetros importantes para o melhoramento genético. Neste estudo foi utilizado o delineamento *triple test cross* (TTC) para se fazer uma análise genética da produção de grãos e caracteres da planta de milho, incluindo estimativas de componentes de variância genética e presença de efeitos epistáticos em ambientes com e sem estresse hídrico. Foram obtidas 300 progênies de retrocruzamentos, as quais foram avaliadas em oito ambientes. Durante a condução dos experimentos observou-se a ocorrência de déficit hídrico em quatro desses ambientes e para aproveitar o estresse ocorrido, eles foram divididos em dois grupos, denominados sem estresse (SE) e com estresse (CE). Foram realizadas análises de variâncias por ambientes, por grupo e entre grupos, para produção de grãos (PG), acamamento e quebramento de plantas (ACQ), dias para o florescimento masculino (FM) e feminino (FF), intervalo entre florescimentos (IF), altura da planta (AP) e da espiga (AE), posição relativa da espiga (PRE) e *stay green* (SG). A epistasia foi detectada para todos os caracteres nos dois grupos, exceto ACQ, IF e SG, no grupo SE; e ACQ, no grupo CE. Porém não foi detectada interação epistasia x ambiente para nenhum caráter nos dois grupos. Na análise conjunta de grupos a epistasia foi significativa para todos os caracteres, exceto ACQ e IF. A interação epistasia x grupo foi detectada apenas para IF e a interação epistasia x ambientes dentro de grupo não foi detectada. Foram estimados os efeitos epistáticos em plantas F₂ para PG, que variaram de -3,03 t ha⁻¹ a 5,13 t ha⁻¹ no grupo SE e -1,94 t ha⁻¹ a 2,87 t ha⁻¹ no grupo CE, mas não foram detectados coeficientes de correlações de alta magnitude entre os efeitos epistáticos e as médias dos três retrocruzamentos. As estimativas das variâncias aditivas apresentaram magnitudes superiores às estimativas das variâncias dominantes para todos os caracteres, nos dois grupos. Para a grande maioria dos caracteres, a epistasia constituiu um componente importante do controle genético, devendo ser considerada nos programas de melhoramento para evitar interpretações viesadas de parâmetros genéticos importantes.

Palavras-chave: Interação epistasia x ambientes; *Triple test cross*; *Zea mays* L.; Herdabilidade; Grau médio de dominância; Efeitos epistáticos

ABSTRACT

There is still no consensus about epistasis contribution and its interactions with environments to the inheritance of quantitative traits. However, results reported in the literature indicates that epistasis may be responsible for divergences between real and expected responses to selection. In addition, disregarding epistasis may result in incorrect interpretations of important parameter estimates to genetic improvement. In this study, the triple test cross (TTC) design was used to do genetic analysis of grain yield and plant traits in maize, including estimates of genetic variance components and presence of epistatic effects in environments with and without water stress. 300 backcrosses progenies were obtained, which were evaluated in eight environments. During the conduction of experiments, water deficit was observed in four environments. In order to take advantage of stress occurrence, these environments were separated into two groups, called without stress (WS) and with stress (SS). Analysis of variance by environments, by group of environments and among groups were made to grain yield (GY) and to the plant traits: days to anthesis (DA), days to silking (DS), anthesis-silking interval (ASI), plant height (PH), ear height (EH), ear placement (EP), root and stalk lodging (PL) and stay green (SG). Epistasis was detected for all traits in both groups,

except PL, ASI, and SG, in WS group; and to PL in SS group. However, no epistasis x environment interaction was detected for any trait in any group. In the joint analyses of environments, epistasis was significant for all traits except PL and ASI. The interaction epistasis x group was detected only to ASI and interaction epistasis x environments within the group was not detected. Epistatic effects on F₂ plants was detected to GY ranging from -3.03 t/ha to 5.13 t/ha in WS group and from -1.94 t/ha to 2.87 t/ha in SS group, but no correlation coefficients of high magnitude were detected between these epistatic effects and the average of the three backcrosses. The estimates of additive variances presented higher magnitudes than the estimates of dominant variances for all traits, in both groups. For the great majority of traits, epistasis was considered an important component of genetic control and should be considered in breeding programs to avoid biased interpretations of important genetic parameters.

Keywords: Epistasis x environments interaction; *Triple test cross*; *Zea mays* L.; Heritability; Average degree of dominance; Epistatic effects

2.1. Introdução

Discussões a respeito da presença da epistasia e de sua importância têm sido reportadas na literatura de forma recorrente. No entanto, devido ao grande número de locos que controlam os caracteres quantitativos, principalmente àqueles de maior importância econômica como produção de grãos, é esperado que ocorra diversos tipos de interações gênicas, sugerindo a presença dos efeitos epistáticos no controle desses caracteres. Quando presente e desconsiderada dos modelos genéticos, a epistasia pode ocasionar interpretações viesadas das estimativas de parâmetros genéticos importantes, como variância aditiva e de dominância, grau médio de dominância e coeficientes de herdabilidade. Com isso, a resposta à seleção observada pode ser menor que a esperada (Eta-Ndu and Openshaw 1999; Sofi et al. 2007).

Diferentes métodos vêm sendo usados na detecção da epistasia, como a análise de médias de gerações (Mather 1949) e a análise de cruzamentos triplos ou *triple test cross* (TTC) (Kearsey and Jinks 1968); além das análises utilizando marcadores moleculares para estimar interações entre QTL (Melchinger et al. 2007; Gonzalo et al. 2010; Mackay 2014). Dentre esses, o método TTC permite testar de forma independente os efeitos genéticos do modelo, tendo sido usado para o estudo de diversos caracteres de importância no milho, como produção de grãos, caracteres do florescimento e da estatura da planta, além de outros (Wolf and Hallauer 1997; Sofi et al. 2006; Sofi 2007; Singh and Gupta 2008; Díaz 2011; Mendoza 2011).

Estudos com tabaco e com milho utilizando o TTC, reportam maior sensibilidade dos efeitos epistáticos às variações ambientais que os efeitos aditivos e de dominância; e sugerem que eles sejam mais pronunciados nos ambientes extremos, ou seja, ambientes favoráveis e desfavoráveis (Jinks et al. 1973; Perkins and Jinks 1973; Wolf and Hallauer 1997). Em ambientes de déficit hídrico, as médias de produção de grãos e caracteres de estatura, tendem a ser menores que as médias desses caracteres em ambientes sem restrição hídrica, bem como a variância genética também tende a ser menor do que em ambientes sem estresse hídrico. Por outro lado, há uma tendência da variância fenotípica desse tipo de caráter ser maior sob estresse do que sem estresse. Assim, suspeita-se que o déficit hídrico influencie também os efeitos epistáticos, sendo necessário realizar estudos sobre a interação epistasia x ambiente.

Diante disso, o objetivo neste estudo foi a análise genética da produção de grãos e caracteres da planta de milho, incluindo estimativas de componentes de variância genética e presença de efeitos epistáticos em ambientes com e sem estresse hídrico.

2.2. Material e métodos

2.2.1. Material genético

O material genético utilizado neste trabalho foi obtido a partir das linhagens endogâmicas L08-05F (grãos duros alaranjados) e L38-05D (grãos dentados amarelos), de grupos heteróticos distintos. A linhagem L08-05F é proveniente da população IG-1, formada a partir do cruzamento do híbrido intervarietal das populações EPB-5 e BR-105 com o genitor masculino do híbrido duplo BR-201. A linhagem L38-05D foi extraída do híbrido simples utilizado como genitor feminino na produção do híbrido duplo BR-201. As linhagens genitoras apresentam divergência genética para diversos caracteres, elevada magnitude de capacidade específica de combinação para produção de grãos e foram desenvolvidas pelo Programa de Melhoramento de Milho do Departamento de Genética da ESALQ/USP (Aguilar et al. 2003).

Do cruzamento das linhagens endogâmicas L08-05F e L38-05D, foi obtida a geração F_1 , a qual foi autofecundada, gerando a população F_2 . Uma amostra de 100 plantas F_2 foi autofecundada, dando origem a 100 progênies $F_{2,3}$. Essas progênies foram retrocruzadas para ambas as linhagens e para a geração F_1 , em campos isolados de despendoamento, segundo o delineamento *triple test cross* (ITC), proposto por Kearsey and Jinks (1968). A utilização de progênies $F_{2,3}$ foi um artifício para se obter sementes suficientes, dado que essas progênies possuem, em média, a mesma constituição gamética da planta F_2 que lhe deu origem. Nos retrocruzamentos as progênies $F_{2,3}$ foram utilizadas como fêmeas e as linhagens genitoras e a geração F_1 foram utilizadas como machos, numa relação de uma linha de macho para três linhas de fêmeas. Para isso foram plantadas 60 sementes de cada progênie $F_{2,3}$, assim como de cada macho, em uma linha de 6,00 m, com espaçamento de 0,80 m entre linhas e de 0,20 m entre plantas, restando, após o desbaste, 30 plantas por linha. Para sincronizar os florescimentos masculino e feminino, as linhas de macho foram semeadas em três épocas distintas: cinco dias antes, no momento e cinco dias após o plantio das fêmeas. Antes do florescimento masculino, as progênies $F_{2,3}$ foram despendoadas manualmente. As espigas de cada progênie de retrocruzamento foram colhidas em conjunto, debulhadas, as sementes misturadas e as progênies identificadas. Dessa forma, produziram-se 100 progênies de retrocruzamento com cada genitor e com a geração F_1 , resultando em 300 progênies de retrocruzamentos.

2.2.2. Procedimento experimental

As 300 progênies de retrocruzamentos foram avaliadas em oito ambientes. Cada ambiente foi composto pela combinação entre ano agrícola, estação experimental e época de semeadura, os quais foram: anos agrícolas 2008/2009, 2009/2010; estações experimentais Caterpillar (locais I e II) e Anhembi (locais I, II e III), ambas da ESALQ/USP; e primeira e segunda época de semeadura. Durante a condução dos experimentos ocorreu estresse hídrico em quatro ambientes, que, apesar de não ter sido aferido, foi confirmado por uma queda na produtividade de 32,56%, entre os ambientes sem estresse e com estresse hídrico. Devido a isso, os ambientes foram divididos em dois grupos, denominados sem estresse (SE) e com estresse (CE), sendo o mesmo procedimento adotado por DeLougherty and Crookston (1979), Veldboom and Lee (1996a), Veldboom and Lee (1996b), Wolf and Hallauer (1997) e Austin and Lee (1998). O preparo do solo e demais tratamentos culturais foram realizados da mesma forma em todos os ambientes.

Tabela 1. Caracterização dos oito ambientes de avaliação localizados no município de Piracicaba, SP

Grupo	Ambiente	Localização	Ano agrícola	Irrigação ^(a)	Época de plantio ^(b)	Produção de grãos ^(c) (t ha ⁻¹)
Sem estresse(SE)	1	Caterpillar – I	2008/09	Ausente	1ª época	7,12
	2	Anhembi – I	2008/09	Presente	1ª época	7,51
	3	Anhembi – I	2009/10	Presente	1ª época	7,17
	4	Caterpillar – I	2009/10	Ausente	1ª época	7,68
	Média					7,37
Com estresse(CE)	5	Caterpillar – II	2008/09	Ausente	2ª época	5,75
	6	Anhembi – II	2009/10	Ausente	1ª época	5,78
	7	Anhembi – III	2009/10	Ausente	2ª época	5,27
	8	Caterpillar – II	2009/10	Ausente	2ª época	3,06
	Média					4,97

^(a)Irrigação suplementar quando necessário; ^(b)Foram considerados 2ª época de plantio os ambientes semeados a partir do dia dez de dezembro de cada ano de avaliação; ^(c)Médias gerais para produção de grãos em t ha⁻¹.

Foi utilizado o delineamento experimental alfa-látice 15 x 20, com duas repetições por ambiente, em fatorial, com dois fatores (progênes referentes às plantas F₂ e gerações de retrocruzamento). As parcelas foram constituídas por linhas de 4,00 m de comprimento, espaçadas 0,80 m entre parcelas e 0,20 m entre plantas. Foram semeadas 50 sementes por parcela com posterior desbaste, aproximadamente 30 dias após a semeadura, resultando em 20 plantas por parcela (62.500 plantas ha⁻¹).

Foram coletados dados dos caracteres: florescimento masculino (FM), em dias transcorridos desde a data do plantio até que 50% das plantas da parcela apresentassem antese; florescimento feminino (FF), em dias transcorridos da data do plantio até que 50% das plantas da parcela apresentassem estilo-estigmas visíveis; altura da planta (AP) e altura da espiga (AE), em cm planta⁻¹, obtidas da média de cinco plantas competitivas da parcela e mensuradas a partir do nível do solo até a altura da folha-bandeira e a partir do nível do solo até a inserção da primeira espiga, respectivamente; estande (E), obtido por meio da contagem do número total de plantas em cada parcela na época da colheita; *stay green* (SG), em notas de 1 a 5, avaliado em dez plantas competitivas por parcela, por dois avaliadores diferentes; acamamento de plantas (AC), com no mínimo, um ângulo de inclinação maior que 30° em relação ao eixo vertical, acrescido do número total de plantas com o colmo quebrado abaixo da primeira espiga (Q); umidade de grãos (U), em %, mensurada em amostras retiradas de cada parcela, utilizando um medidor eletrônico de umidade; produção de grãos (PG), em gramas, obtida do peso total de grãos da parcela.

O caráter SG foi avaliado após a formação da camada negra dos grãos na maioria das plantas da bordadura (~90%), que foi composta por uma mistura das progênes em avaliação, o que ocorreu aproximadamente aos 120 dias após o plantio. Foram atribuídas notas de 1 a 5 às plantas, em que 1 referiu-se às plantas com todas as folhas verdes acima da espiga e pelo menos duas folhas verdes abaixo dela; 2 às plantas com todas as folhas acima da espiga verdes; 3 às plantas com duas folhas secas acima da espiga e as demais verdes; 4 às plantas com duas folhas verdes no ápice da planta e as demais secas; e 5 às plantas com todas as folhas secas (Câmara et al. 2007; Belicuas et al. 2014).

Os caracteres analisados foram FM, FF, intervalo entre florescimentos (IF=FF-FM), AP, AE, posição relativa da espiga (PRE=AE/AP), PG (t ha⁻¹), ajustado para 15% de umidade dos grãos e ajustado para o estande médio, ACQ, também ajustado para o estande médio e SG. Para análise do SG, como as progênes não apresentaram uniformidade de florescimento, foi feito um ajuste utilizando os dados de FF. O caráter ACQ foi transformado para

$\sqrt{x\% + 0,5}$, em que $x\%$ é a porcentagem de plantas acamadas e quebradas na parcela. Nas análises do ambiente 6 foram considerados apenas PG e ACQ, pois os demais caracteres não foram coletados neste ambiente.

2.2.3. Análises de variâncias

As análises genético-estatísticas foram realizadas de acordo com o modelo genético-estatístico do delineamento *triple test cross* (TTC). A distribuição dos dados foi testada para normalidade dos resíduos utilizando o teste de Shapiro-Wilk (Shapiro and Wilk 1965) e foi verificada a homogeneidade das variâncias dos erros utilizando o teste de Hartley (Hartley 1950). Utilizou-se o módulo PROC GLM do programa estatístico SAS (SAS Institute Inc 2008).

Foram realizadas análises de variâncias para cada ambiente e para cada caráter, de acordo com o modelo matemático da eq. (1).

$$Y_{ijkl} = \mu + p_i + g_j + (pg)_{ij} + r_k + b_{l(k)} + \varepsilon_{ijkl} \quad (1)$$

em que

- Y_{ijkl} é o valor observado da progênie i , na geração de retrocruzamento j , na repetição k , no bloco l ;
 μ é o efeito da média geral;
 p_i é o efeito aleatório da progênie referente à planta F_2 i , com $i = 1, 2, \dots, 100$;
 g_j é o efeito fixo da geração de retrocruzamento j , com $j = 1, 2, 3$;
 $(pg)_{ij}$ é o efeito aleatório da interação da progênie i com a geração de retrocruzamento j ;
 r_k é o efeito aleatório da repetição k , com $k = 1, 2$;
 $b_{l(k)}$ é o efeito aleatório do bloco l dentro da repetição k , com $l = 1, 2, \dots, 20$;
 ε_{ijkl} é o erro experimental associado à observação Y_{ijkl} .

Em seguida, com as médias ajustadas e os quadrados médios dos erros efetivos das análises de variâncias de cada ambiente, foram realizadas análises de variâncias conjuntas para os grupos SE e CE, segundo o modelo matemático da eq. (2).

$$Y_{ijm} = \mu + p_i + g_j + (pg)_{ij} + e_m + (pe)_{im} + (ge)_{jm} + (pge)_{ijm} + \bar{\varepsilon}_{ijm} \quad (2)$$

em que

- Y_{ijm} é a média ajustada da progênie i , na geração de retrocruzamento j , no ambiente m ;
 μ é o efeito da média geral;
 p_i é o efeito aleatório da progênie referente à planta F_2 i , com $i = 1, 2, \dots, 100$;
 g_j é o efeito fixo da geração de retrocruzamento j , com $j = 1, 2, 3$;
 $(pg)_{ij}$ é o efeito aleatório da interação da progênie i com a geração de retrocruzamento j ;
 e_m é o efeito aleatório do ambiente m , com $m = 1, 2, \dots, 4$;
 $(pe)_{im}$ é o efeito aleatório da interação da progênie i com o ambiente m ;
 $(ge)_{jm}$ é o efeito aleatório da interação da geração de retrocruzamento j com o ambiente m ;
 $(pge)_{ijm}$ é o efeito aleatório da interação da progênie i com a geração de retrocruzamento j e com o ambiente m ;
 $\bar{\varepsilon}_{ijm}$ é o efeito do erro efetivo médio associado à observação Y_{ijm} .

Posteriormente foram realizadas análises de variâncias conjuntas envolvendo os dois grupos de ambientes, utilizando as médias ajustadas e os erros efetivos de todos os ambientes. Os caracteres FM, FF, IF AP, AE, PRE e SG não foram avaliados no ambiente 6 do grupo CE; e na análise conjunta destes, desconsiderou-se o ambiente 3 do grupo SE, que foi feito no mesmo local e ano, de forma a não desbalancear a análise conjunta. O modelo matemático utilizado foi o seguinte, eq. (3):

$$Y_{ijmn} = \mu + p_i + g_j + (pg)_{ij} + s_n + (ps)_{in} + (gs)_{jn} + (pgs)_{ijn} + e_{m(n)} + (pe)_{im(n)} + (ge)_{jm(n)} + (pge)_{ijm(n)} + \bar{\epsilon}_{ijmn} \quad (3)$$

em que

Y_{ijmn} refere-se ao valor observado da progênie i , na geração de retrocruzamento j , no ambiente m dentro do grupo de ambientes n ;

μ é o efeito da média geral;

p_i é o efeito aleatório referente à progênie referente à planta F_2 i , com $i = 1, 2, \dots, 100$;

g_j é o efeito fixo da geração de retrocruzamento j , com $j = 1, 2, 3$;

$(pg)_{ij}$ é o efeito aleatório da interação da progênie i com a geração de retrocruzamento j ;

s_n é o efeito fixo grupo de ambientes n , com $n = 1, 2$;

$(ps)_{in}$ é o efeito aleatório da interação da progênie i com o grupo de ambientes n ;

$(gs)_{jn}$ é o efeito aleatório da interação da geração de retrocruzamento j com o grupo de ambientes n ;

$(pgs)_{ijn}$ é o efeito aleatório da interação da progênie i com a geração de retrocruzamento j no grupo de ambientes n ;

$e_{m(n)}$ é o efeito aleatório do ambiente m , com $m = 1, 2, \dots, 4$, dentro do grupo de ambientes n ;

$(pe)_{im(n)}$ é o efeito aleatório da interação progênie i com o ambiente m , dentro do grupo de ambientes n ;

$(ge)_{jm(n)}$ é o efeito aleatório da interação da geração de retrocruzamento j com o ambiente m , dentro do grupo de ambientes n ;

$(pge)_{ijm(n)}$ é o efeito aleatório da interação da progênie i com a geração de retrocruzamento j , no ambiente m , dentro do grupo de ambientes n ;

$\bar{\epsilon}_{ijmn}$ é o efeito do erro efetivo médio associado à observação Y_{ijmn} .

Os esquemas das análises de variâncias para cada ambiente, das análises dos grupos SE e CE e da análise de variância conjunta de grupos, referentes aos modelos matemáticos descritos, encontram-se nos Anexos A, B e C.

2.2.3.1. Detecção dos efeitos epistáticos nas análises de variâncias

Nas análises de variâncias dos ambientes, foi realizada a decomposição das fontes de variação gerações de retrocruzamento (G_{RC}), suas interações com progênies referentes às plantas F_2 (PxG_{RC}), com ambientes (G_{RCxE}) e com PxE (PxG_{RCxE}). Além dessas, nas análises de variâncias conjuntas de grupos foi realizada a decomposição das fontes de variação gerações de retrocruzamento x grupos (G_{RCxS}), (G_{RCxE})/S, PxG_{RCxS} e (PxG_{RCxE})/S.

A soma de quadrados de G_{RC} foi decomposta em dois contrastes ortogonais, sendo eles denominados C_1 e C_2 , em que $C_1 = G_{RC1} - G_{RC2}$ e $C_2 = G_{RC1} + G_{RC2} - 2 G_{RC3}$. O contraste C_1 permite testar as diferenças entre as médias das gerações de retrocruzamento com ambas as linhagens genitoras e o contraste C_2 permite testar o efeito da epistasia do tipo aditiva x aditiva. A soma de quadrados de PxG_{RC} também foi decomposta em dois contrastes ortogonais (PxC_1 e PxC_2), sendo que o primeiro permite testar os efeitos de dominância e o segundo os efeitos

epistáticos não aditivos (aditivo x dominante e/ou dominante x dominante). Da mesma forma, a soma de quadrados de G_{RCxE} foi decomposta em C_1xE e C_2xE ; PxG_{RCxE} foi decomposta em PxC_1xE e PxC_2xE ; G_{RCXS} foi decomposta em C_1XS e C_2XS ; $(G_{RCxE})/S$ foi decomposta em $(C_1xE)/S$ e $(C_2xE)/S$; PxG_{RCXS} foi decomposta em PxC_1XS e PxC_2XS ; e $(PxG_{RCxE})/S$ foi decomposta em $(PxC_1xE)/S$ e $(PxC_2xE)/S$ (ANEXO D). Os testes F para avaliar as significâncias dessas fontes estão apresentados nos Anexos A, B e C.

Para se obter os quadrados médios da epistasia (Z) foram somadas as somas de quadrados (SQ) das fontes de variação C_2 e PxC_2 , dividindo essa soma pelo somatório dos seus respectivos graus de liberdade, ou seja, $QM_Z = (SQ_{C_2} + SQ_{PxC_2}) / (GL_{C_2} + GL_{PxC_2})$ (ANEXO D). De forma semelhante, foram calculados os quadrados médios das suas interações com ambientes, $QM_{ZxE} = (SQ_{C_2xE} + SQ_{PxC_2xE}) / (GL_{C_2xE} + GL_{PxC_2xE})$, interações com grupos de ambientes $QM_{ZxS} = (SQ_{C_2xS} + SQ_{PxC_2xS}) / (GL_{C_2xS} + GL_{PxC_2xS})$ e com ambientes dentro de grupos, $QM_{ZxE/S} = (SQ_{C_2xE/S} + SQ_{PxC_2xE/S}) / (GL_{C_2xE/S} + GL_{PxC_2xE/S})$ (Kearsey and Pooni 1996). As significâncias dos efeitos epistáticos e suas interações foram realizadas pelos testes F (Anexos A, B e C).

2.2.4. Estimativas dos efeitos epistáticos em plantas F_2

Quando detectada a presença da epistasia nas análises de variâncias dos grupos SE e CE para um determinado caráter, os efeitos epistáticos (Z_i) para a i -ésima planta F_2 , foram estimados utilizando o seguinte contraste sugerido por Kearsey and Jinks (1968) e Eta-Ndu and Openshaw (1999), eq. (4):

$$Z_i = \overline{G_{RC1i}} + \overline{G_{RC2i}} - 2\overline{G_{RC3i}} \quad (4)$$

em que, Z_i é o efeito epistático da i -ésima planta F_2 , sendo $i=1, \dots, 100$; e $\overline{G_{RC1i}}$, $\overline{G_{RC2i}}$ e $\overline{G_{RC3i}}$ referem-se à média geral do retrocruzamento da i -ésima planta F_2 com os genitores L08-05F, L38-05D e com a geração F_1 , respectivamente.

Para testar a significância da epistasia em nível de plantas F_2 foi utilizado o teste t , segundo Eta-Ndu e Openshaw (1999), com probabilidade de 0,05 e 0,01, eq. (5):

$$t_i = \frac{|\overline{G_{RC1i}} + \overline{G_{RC2i}} - 2\overline{G_{RC3i}}|}{\sqrt{\frac{6 \times QM_{\bar{e}}}{KM}}} \quad (5)$$

em que, t_i é o teste de t bi-caudal para a i -ésima planta F_2 ; o numerador da equação é o valor absoluto do efeito epistático (Z_i) da i -ésima planta F_2 ; 6 é o somatório do quadrado dos coeficientes do contraste (Z_i); K é o número de repetições por ambiente de cada grupo e M o número de ambientes de cada grupo.

Foi verificado o sinal desses efeitos (se positivos ou negativos) e a coincidência de plantas F_2 com Z_i significativo para cada dois caracteres ou para mais de dois caracteres dentro de um mesmo grupo; e para um mesmo caráter nos dois grupos.

Foram também estimados os coeficientes de correlação de Pearson entre os efeitos epistáticos de plantas F_2 (Z_i) e a média geral das três gerações de retrocruzamento e entre o efeito de plantas F_2 e a média dos retrocruzamentos com a linhagem genitora L08-05F (G_{RC1}) e com a linhagem genitora L38-05D (G_{RC2}), utilizando o PROC CORR do programa estatístico SAS (SAS Institute Inc 2008). Os retrocruzamentos com a geração F_1 não

foram considerados pelo fato dessa população de retrocruzamento não ser normalmente utilizada pelos programas de melhoramento para o desenvolvimento de cultivares.

2.2.5. Estimativas de componentes de variância e parâmetros genéticos

Os componentes de variância para cada caráter foram estimados a partir das esperanças matemáticas dos quadrados médios das análises de variâncias conjuntas de ambientes (grupos SE e CE); e das análises de variâncias conjuntas de grupos (ANEXOS B e C), segundo a metodologia proposta por Searle et al. (2006), (eq. 6 a 13).

para análises conjuntas de ambientes:

$$\hat{\sigma}_P^2 = \frac{(QM_P - QM_{PE})}{JKM} \quad (6)$$

$$\hat{\sigma}_{PE}^2 = \frac{(QM_{PE} - QM_{\bar{e}})}{JK} \quad (7)$$

$$\hat{\sigma}_{PC_1}^2 = \frac{(QM_{PC_1} - QM_{PC_1E})}{KM} \quad (8)$$

$$\hat{\sigma}_{PC_1E}^2 = \frac{(QM_{PC_1E} - QM_{\bar{e}})}{K} \quad (9)$$

para análises conjuntas de grupos:

$$\hat{\sigma}_P^2 = \frac{(QM_P - QM_{PE(S)})}{JKMN} \quad (10)$$

$$\hat{\sigma}_{PE(S)}^2 = \frac{(QM_{PE(S)} - QM_{\bar{e}})}{JK} \quad (11)$$

$$\hat{\sigma}_{PC_1}^2 = \frac{(QM_{PC_1} - QM_{PC_1E(S)})}{KMN} \quad (12)$$

$$\hat{\sigma}_{PC_1E(S)}^2 = \frac{(QM_{PC_1E(S)} - QM_{\bar{e}})}{K} \quad (13)$$

em que, $\hat{\sigma}_P^2$ é a estimativa da variância de progênies; $\hat{\sigma}_{PE}^2$ é estimativa da variância da interação de progênies com ambientes; $\hat{\sigma}_{PE(S)}^2$ é estimativa da variância da interação de progênies com ambientes dentro de cada grupo; $\hat{\sigma}_{PC_1}^2$ é a estimativa da variância da interação de progênies com o contraste C₁; $\hat{\sigma}_{PC_1E}^2$ é a estimativa de variância da interação entre as progênies, o contraste C₁ e os ambientes; e $\hat{\sigma}_{PC_1E(S)}^2$ é a estimativa de variância da interação entre as progênies, o contraste C₁ e os ambientes dentro de cada grupo; QM_P , QM_{PE} , $QM_{PE(S)}$, QM_{PC_1} , QM_{PC_1E} , $QM_{PC_1E(S)}$ e $QM_{\bar{e}}$ referem-se aos quadrados médios das fontes de variação progênies referentes às plantas F₂ (P), progênies x ambientes (Px E), progênies x ambientes dentro de cada grupo (Px E/S), progênies x C₁ (Px C₁), progênies x C₁ x ambientes (Px C₁xE), progênies x C₁ x ambientes dentro de cada grupo (Px C₁xE/S) e erro efetivo médio ($\bar{e}$), respectivamente; J, K, M e N referem-se às gerações de retrocruzamento (J=3), ao número de repetições (K=2), número de ambientes (M=4) e aos grupos de ambientes (N=2), respectivamente.

As estimativas das variâncias aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$), de dominância ($\hat{\sigma}_D^2$) e suas interações com os ambientes ($\hat{\sigma}_{AE}^2$ e $\hat{\sigma}_{DE}^2$) e com ambientes dentro de grupos ($\hat{\sigma}_{AE(S)}^2$ e $\hat{\sigma}_{DE(S)}^2$) foram obtidas segundo Comstock and Robinson (1952) (eq. 14 a 21).

para análises conjuntas de ambientes:

$$\hat{\sigma}_A^2 = 4\hat{\sigma}_P^2 \quad (14)$$

$$\hat{\sigma}_D^2 = \hat{\sigma}_{PC_1}^2 \quad (15)$$

$$\hat{\sigma}_{AE}^2 = 4\hat{\sigma}_{PE}^2 \quad (16)$$

$$\hat{\sigma}_{DE}^2 = \hat{\sigma}_{PC_1E}^2 \quad (17)$$

para análises conjuntas de grupos:

$$\hat{\sigma}_A^2 = 4\hat{\sigma}_{P(S)}^2 \quad (18)$$

$$\hat{\sigma}_D^2 = \hat{\sigma}_{PC_1(S)}^2 \quad (19)$$

$$\hat{\sigma}_{AE(S)}^2 = 4\hat{\sigma}_{PE(S)}^2 \quad (20)$$

$$\hat{\sigma}_{DE(S)}^2 = \hat{\sigma}_{PC_1E(S)}^2 \quad (21)$$

Foram estimadas as variâncias epistáticas totais ($\hat{\sigma}_Z^2$), suas interações com ambientes ($\hat{\sigma}_{ZE}^2$), com grupos de ambientes ($\hat{\sigma}_{ZS}^2$) e com ambientes dentro de grupos ($\hat{\sigma}_{ZE(S)}^2$), conforme eq. (22 a 26):

para análises conjuntas de ambientes:

$$\hat{\sigma}_Z^2 = (QM_Z - QM_{ZE})/KM \quad (22)$$

$$\hat{\sigma}_{ZE}^2 = (QM_{ZE} - QM_{\bar{e}})/K \quad (23)$$

para análises conjuntas de grupos:

$$\hat{\sigma}_Z^2 = (QM_Z - QM_{ZE(S)})/KMN \quad (24)$$

$$\hat{\sigma}_{ZS}^2 = (QM_{ZS} - QM_{ZE/S})/K \quad (25)$$

$$\hat{\sigma}_{ZE(S)}^2 = (QM_{ZE/S} - QM_{\bar{e}})/K \quad (26)$$

Os intervalos de confiança para os componentes da variância foram estimados com 95% de probabilidade, seguindo os procedimentos apresentados por Burdick and Graybill (1992), (eq. 27):

$$IC(\hat{\sigma}^2)_{0,95} = \left[\frac{n_t \hat{\sigma}^2}{\chi_{n_t;0,975}^2} \leq \sigma^2 \leq \frac{n_t \hat{\sigma}^2}{\chi_{n_t;0,025}^2} \right] \quad (27)$$

em que, $\hat{\sigma}^2$ é a estimativa do componente da variância; n_t é o número de graus de liberdade associado à estimativa do componente de variância $\hat{\sigma}^2$; $\chi_{n_t;0,975}^2$ e $\chi_{n_t;0,025}^2$ referem-se aos valores tabelados de χ^2 com n_t graus de liberdade, a 97,5% e 2,5% de probabilidade, respectivamente.

Foram estimados os coeficientes de herdabilidade em nível de médias de progênes de meios irmãos ($\hat{h}_X^2$) e em nível de parcelas, no sentido amplo ($\hat{h}_a^2$) e restrito ($\hat{h}_r^2$), eq. (28 a 30):

$$\hat{h}_X^2 = \frac{\hat{\sigma}_P^2}{\hat{\sigma}_{FMI}^2} \quad (28)$$

$$\hat{h}_a^2 = \frac{\hat{\sigma}_G^2}{\hat{\sigma}_{Fp}^2} \quad (29)$$

$$\hat{h}_r^2 = \frac{\hat{\sigma}_A^2}{\hat{\sigma}_{Fp}^2} \quad (30)$$

em que, $\hat{\sigma}_{FMI}^2$ é a variância fenotípica em nível de médias de meios irmãos; $\hat{\sigma}_{Fp}^2$ é a variância fenotípica em nível de parcelas e $\hat{\sigma}_G^2$ é a variância genética (eq. 31 a 34):

para análises conjuntas de ambientes:

$$\hat{\sigma}_{FMI}^2 = \hat{\sigma}_P^2 + \frac{\hat{\sigma}_{PE}^2}{M} + \frac{\hat{\sigma}_\varepsilon^2}{JK} \quad (31)$$

para análises conjuntas de grupos:

$$\hat{\sigma}_{FMI}^2 = \hat{\sigma}_P^2 + \frac{\hat{\sigma}_{PE(S)}^2}{MN} + \frac{\hat{\sigma}_\varepsilon^2}{JMN} \quad (32)$$

$$\hat{\sigma}_{Fp}^2 = \hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2 + \hat{\sigma}_{AE}^2 + \hat{\sigma}_{DE}^2 + \hat{\sigma}_\varepsilon^2 \quad (33)$$

$$\hat{\sigma}_G^2 = \hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2 \quad (34)$$

em que $\hat{\sigma}_\varepsilon^2$ é a variância do erro efetivo médio ($QM_{\bar{\varepsilon}}$, equivalente à $\frac{\hat{\sigma}_\varepsilon^2}{K}$).

Os intervalos de confiança para as estimativas dos coeficientes de herdabilidade em nível de médias de meios irmãos foram estimados seguindo os procedimentos apresentados por Knapp et al. (1985) (eq. 35 e 36):

para análises conjuntas de ambientes:

$$IC(\hat{h}_X^2)_{0,95} = \left[1 - \frac{1}{\left(\frac{QM_P}{QM_{PE}}\right) F_{0,975; GL_P; GL_{PE}}} \leq \hat{h}_X^2 \leq 1 - \frac{1}{\left(\frac{QM_P}{QM_{PE}}\right) F_{0,025; GL_P; GL_{PE}}} \right] \quad (35)$$

para análises conjuntas de grupos:

$$IC(\hat{h}_X^2)_{0,95} = \left[1 - \frac{1}{\left(\frac{QM_P}{QM_{PE(S)}}\right) F_{0,975; GL_P; GL_{PE(S)}}} \leq \hat{h}_X^2 \leq 1 - \frac{1}{\left(\frac{QM_P}{QM_{PE(S)}}\right) F_{0,025; GL_P; GL_{PE(S)}}} \right] \quad (36)$$

em que, $F_{0,975}$ e $F_{0,025}$ referem-se aos valores tabelados de F com 97,5% e 2,5% de probabilidade, respectivamente; GL_P , GL_{PE} e $GL_{PE(S)}$ referem-se aos graus de liberdade de progênes (P), progênes x ambientes (PxE) e da interação progênes x ambientes dentro de grupos (PxE/S).

Para os coeficientes de herdabilidade em nível de parcelas, os intervalos de confiança foram calculados com base nos desvios padrão destes coeficientes. Apesar de não ser o mais adequado, os desvios padrão foram utilizados devido ao grande número de fontes de variação envolvidas nos cálculos das estimativas desses coeficientes.

Dessa forma, os intervalos de confiança para os coeficientes de herdabilidade em nível de parcelas nos sentidos amplo ($\hat{h}_a^2$) e restrito ($\hat{h}_r^2$) foram calculados seguindo o procedimento proposto por Vello and Vencovsky (1974) (eq. 37 e 38), os quais encontram-se detalhados no Anexo E.

$$IC(\hat{h}_a^2) = \left(\hat{h}_a^2 - \sqrt{\hat{\sigma}_{\hat{h}_a^2}^2} \right) \leq \hat{h}_a^2 \leq \left(\hat{h}_a^2 + \sqrt{\hat{\sigma}_{\hat{h}_a^2}^2} \right) \quad (37)$$

em que $\hat{\sigma}_{\hat{h}_a^2}^2$ é a variância da estimativa do coeficiente de herdabilidade no sentido amplo ($\hat{h}_a^2$).

$$IC(\hat{h}_r^2) = \left(\hat{h}_r^2 - \sqrt{\hat{\sigma}_{\hat{h}_r^2}^2} \right) \leq \hat{h}_r^2 \leq \left(\hat{h}_r^2 + \sqrt{\hat{\sigma}_{\hat{h}_r^2}^2} \right) \quad (38)$$

em que $\hat{\sigma}_{\hat{h}_r^2}^2$ é a variância da estimativa do coeficiente de herdabilidade no sentido restrito ($\hat{h}_r^2$).

O grau médio de dominância ($\hat{d}$) foi estimado pela eq. (39) e seu intervalo de confiança foi estimado seguindo os procedimentos apresentados por Burdick and Graybill (1992), com 95% de probabilidade, (eq. 40 e 41):

$$\hat{d} = \sqrt{2\hat{\sigma}_D^2/\hat{\sigma}_A^2} \quad (39)$$

para análise conjunta dos ambientes

$$IC(\hat{d})_{0,95} = \left[\sqrt{\frac{M_1}{M_2 F_{0,975:n_1:n_2}}} \leq \bar{d} \leq \sqrt{\frac{M_1}{M_2 F_{0,025:n_1:n_2}}} \right] \quad (40)$$

para análises conjuntas de grupos:

$$IC(\hat{d})_{0,95} = \left[\sqrt{\frac{M_{1(s)}}{M_{2(s)} F_{0,975:n_{1(s)}:n_{2(s)}}}} \leq \bar{d} \leq \sqrt{\frac{M_{1(s)}}{M_{2(s)} F_{0,025:n_{1(s)}:n_{2(s)}}}} \right] \quad (41)$$

em que, $M_1 = QM_{PC_1} - QM_{PC_1E}$, $M_2 = QM_P - QM_{PE}$, $M_{1(s)} = QM_{PC_1} - QM_{PC_1E(s)}$, $M_{2(s)} = QM_P - QM_{PE(s)}$; $F_{0,975}$ e $F_{0,025}$ referem-se aos valores tabelados de F a 97,5% e 2,5% de probabilidade, respectivamente, com n_1 e n_2 graus de liberdade associados aos componentes M_1 e M_2 ; e $n_{1(s)}$ e $n_{2(s)}$ graus de liberdade associados aos componentes $M_{1(s)}$ e $M_{2(s)}$, respectivamente, estimados pela expressão de Satterthwaite (1946).

Estimativas de $\hat{d}$ sugerem controle genético principalmente por efeitos aditivos se $0,00 \leq \hat{d} \leq 0,20$, dominância parcial se $0,21 \leq \hat{d} \leq 0,80$, dominância completa se $0,81 \leq \hat{d} \leq 1,20$ e sobredominância se $\hat{d} > 1,20$ (Stuber et al. 1987).

2.3. Resultados e discussão

2.3.1. Médias e precisão experimental

Foram detectadas diferenças significativas entre as médias gerais dos dois grupos de ambientes: sem estresse (SE) e com estresse (CE), para produção de grãos (PG) e para todos os caracteres da planta, com exceção da posição relativa da espiga (PRE). A média geral de PG das progênies, considerando os dois grupos, foi de 6,17 t ha⁻¹, variando de 4,56 t ha⁻¹ a 9,19 t ha⁻¹, o que indica que existe variabilidade genética disponível para se explorar a tolerância ao estresse hídrico. Essas médias são semelhantes às detectadas para a maioria dos caracteres por Díaz (2011) e para SG por Andrade (2012), que avaliaram esta mesma população, porém em mais ambientes e sem dividi-los em grupos (Tabela 2).

No grupo SE a média de PG foi de 7,37 t ha⁻¹, variando de 5,44 t ha⁻¹ a 10,45 t ha⁻¹. Por outro lado, no grupo CE a média desse caráter foi 4,97 t ha⁻¹, variando de 3,22 t ha⁻¹ a 7,93 t ha⁻¹. Dessa forma, observou-se uma queda de 2,40 t ha⁻¹ na média de PG, que correspondeu a 32,56%, sendo que a amplitude de variação no grupo CE foi menor, possivelmente devido à maior sensibilidade das progênies ao déficit hídrico. Para os caracteres do florescimento e da estatura da planta foram observadas reduções no grupo CE, de cerca de 2,00% para FM e FF; de 50,00% para IF; de cerca de 19,00% para AP e AE; e 7,00% para PRE. Ao contrário, para ACQ e SG houve um aumento do grupo SE para o CE, que foi de 32,50% das plantas acamadas e cerca de 11,00% na antecipação da senescência, na presença de estresse hídrico. Esses resultados evidenciam a forte influência do estresse hídrico sobre os caracteres analisados (Tabelas 3 e 4).

O retrocruzamento com a linhagem L08-05F (G_{RC1}) apresentou os maiores valores de PG nos dois grupos de ambientes, bem como na análise conjunta de grupos, indicando que essa linhagem foi mais tolerante ao déficit hídrico que a L38-05D e que a F₁. Além disso, a linhagem L08-05F apresentou a menor nota média de SG, indicando que ela possui potencial para retardar a senescência das plantas (Tabelas 2, 3 e 4).

Os intervalos de confiança das médias destes caracteres foram estreitos, indicando que os dados apresentaram ótima qualidade. Os coeficientes de variação (CV%) do grupo SE foram menores que os do grupo CE e, em sua maioria, apresentaram baixas magnitudes, sendo similares aos encontrados na literatura, o que indica boa precisão experimental na condução dos experimentos (Câmara et al. 2007; Hallauer et al. 2010; Díaz 2011; Fritsche-Neto et al. 2012) (Tabelas 2, 3 e 4).

Na literatura são relatadas reduções de produtividade em ambientes com estresse hídrico bem maiores que as detectadas neste estudo, tais como as reportadas por Almeida et al. (2013) e Ziyomo and Bernardo (2013) de quase 50,00%; além de reduções ainda mais severas, de mais de 60,00% (Beyene et al. 2016). A ocorrência de estresse hídrico durante o florescimento é considerado como o principal fator responsável pela redução da PG (Bolaños and Edmeades 1993; Araus et al. 2012; Beyene et al. 2016). Além disso, esse tipo de estresse ocasiona menor turgidez do colmo, propiciando o tombamento da planta e, consequentemente, maiores porcentagens de ACQ, como as detectadas neste estudo. Por outro lado, Ziyomo and Bernardo (2013) relataram uma redução de 63,07% na porcentagem de plantas quebradas nos ambientes com estresse hídrico em relação aos ambientes favoráveis.

Tabela 2. Quadrados médios e respectivas significâncias das análises de variâncias conjuntas de grupos de ambientes; coeficientes de variação (CV%) e médias para produção de grãos e caracteres da planta

(continua)

FV	GL ^(a)	GL	Quadrados médios (QM)								
			PG	ACQ	FM ^(a)	FF ^(a)	IF ^(a)	AP ^(a)	AE ^(a)	PRE ^(a,b)	SG ^(a)
Grupos (S)	1	1	6.909,36 *	108,44 ^{ns}	4.356,00 ^{ns}	6.394,67 ^{ns}	195,07 ^{ns}	1.132.096,00 **	698.505,92 *	2.024,45 ^{ns}	341,66 ^{ns}
Ambientes/S (E/S)	4	6	523,14 **	664,75 **	3.775,85 **	3.431,77 **	171,34 **	19.048,43 **	37.524,89 **	473,98 **	45,97 **
Progênies (P)	99	99	42,76 **	6,35 **	81,75 **	82,30 **	5,69 **	3.186,47 **	1530,08 **	6,95 **	2,09 **
P x S	99	99	2,73 ^{ns}	3,87 ^{ns}	6,18 ^{ns}	4,91 ^{ns}	2,41 *	351,30 ^{ns}	231,98 ^{ns}	1,86 ^{ns}	0,54 ^{ns}
P x E/S	396	594	2,80 **	3,46 **	5,04 **	5,76 **	1,83 **	291,83 **	186,38 **	1,77 ^{ns}	0,50 **
Gerações de RC (G _{RC})	2	2	60,30 ^{ns}	529,25 **	425,37 **	51,76 *	287,71 **	4.262,01 *	1593,97 ^{ns}	122,90 **	33,97 **
G _{RC1} vs G _{RC2} (C ₁)	1	1	113,44 ^{ns}	1.043,88 **	768,40 **	13,95 ^{ns}	575,26 **	8.520,20 ^{ns}	2016,67 ^{ns}	218,50 **	66,66 *
G _{RC1} + G _{RC2} vs 2 G _{RC3} (C ₂)	1	1	7,15 ^{ns}	14,63 ^{ns}	82,35 **	89,56 **	0,15 ^{ns}	3,83 ^{ns}	1171,28 **	27,30 **	1,28 ^{ns}
G _{RC} x S	2	2	5,79 ^{ns}	0,18 ^{ns}	0,81 ^{ns}	7,96 ^{ns}	5,30 ^{ns}	1037,97 ^{ns}	252,46 ^{ns}	0,26 ^{ns}	3,02 ^{ns}
C ₁ x S	1	1	8,82 ^{ns}	0,09 ^{ns}	1,31 ^{ns}	13,95 ^{ns}	6,72 ^{ns}	1976,54 ^{ns}	340,51 ^{ns}	0,03 ^{ns}	4,79 ^{ns}
C ₂ x S	1	1	2,77 ^{ns}	0,28 ^{ns}	0,32 ^{ns}	1,97 ^{ns}	3,87 *	99,41 ^{ns}	164,41 ^{ns}	0,50 ^{ns}	1,24 ^{ns}
G _{RC} x E/S	8	12	7,31 **	21,07 **	6,73 **	7,68 **	2,60 **	726,62 **	340,08 **	2,29 **	2,78 **
C ₁ x E/S	4	6	13,54 **	39,54 **	11,88 **	14,26 **	4,91 **	1411,61 **	624,44 **	3,62 **	4,83 **
C ₂ x E/S	4	6	1,07 ^{ns}	2,61 ^{ns}	1,59 ^{ns}	1,10 ^{ns}	0,29 ^{ns}	41,63 ^{ns}	55,72 ^{ns}	0,95 ^{ns}	0,73 **
P x G _{RC}	198	198	13,38 **	1,97 **	7,29 **	7,30 **	1,08 *	321,68 **	140,48 **	0,92 **	0,41 **
P x C ₁	99	99	23,59 **	2,46 **	10,24 **	10,14 **	1,11 ^{ns}	517,64 **	198,80 **	0,97 **	0,61 **
P x C ₂	99	99	3,17 **	1,48 ^{ns}	4,34 **	4,45 **	1,04 ^{ns}	125,73 **	82,15 **	0,86 **	0,21 **
P x G _{RC} x S	198	198	1,37 **	1,43 ^{ns}	1,47 ^{ns}	1,57 ^{ns}	1,04 *	55,85 ^{ns}	33,76 ^{ns}	0,45 ^{ns}	0,18 ^{ns}
P x C ₁ x S	99	99	1,73 **	1,44 ^{ns}	1,47 ^{ns}	1,45 ^{ns}	0,96 ^{ns}	49,38 ^{ns}	31,45 ^{ns}	0,41 ^{ns}	0,20 ^{ns}
P x C ₂ x S	99	99	1,03 ^{ns}	1,39 ^{ns}	1,47 ^{ns}	1,71 ^{ns}	1,12 *	64,11 ^{ns}	36,61 ^{ns}	0,50 ^{ns}	0,06 ^{ns}
P x G _{RC} x E/S	792	1.188	1,04 ^{ns}	1,36 ^{ns}	1,65 ^{ns}	1,65 ^{ns}	0,86 ^{ns}	66,10 ^{ns}	40,58 ^{ns}	0,55 ^{ns}	0,15 ^{ns}
P x C ₁ x E/S	396	594	1,18 ^{ns}	1,42 ^{ns}	1,80 ^{ns}	1,66 ^{ns}	0,90 ^{ns}	65,07 ^{ns}	39,26 ^{ns}	0,58 ^{ns}	0,16 ^{ns}
P x C ₂ x E/S	396	594	0,90 ^{ns}	1,29 ^{ns}	1,50 ^{ns}	1,64 ^{ns}	0,83 ^{ns}	67,12 ^{ns}	41,91 ^{ns}	0,52 ^{ns}	0,14 ^{ns}

Tabela 2. Quadrados médios e respectivas significâncias das análises de variâncias conjuntas de grupos de ambientes; coeficientes de variação (CV%) e médias para produção de grãos e caracteres da planta

FV	GL ^(a)	GL	Quadrados médios (QM)									(conclusão)
			PG	ACQ	FM ^(a)	FF ^(a)	IF ^(a)	AP ^(a)	AE ^(a)	PRE ^(a,b)	SG ^(a)	
Epistasia total (Z)		100	3,21 **	1,62 ^{ns}	5,12 **	5,30 **	1,04 ^{ns}	124,51 **	93,04 **	1,13 **	0,22 **	
Z x S	100	100	1,05 ^{ns}	1,38 ^{ns}	1,46 ^{ns}	1,71 ^{ns}	1,15 *	64,46 ^{ns}	37,89 ^{ns}	0,50 ^{ns}	0,08 ^{ns}	
Z x E/S	400	600	0,91 ^{ns}	1,30 ^{ns}	1,50 ^{ns}	1,63 ^{ns}	0,82 ^{ns}	66,87 ^{ns}	42,05 ^{ns}	0,52 ^{ns}	0,15 ^{ns}	
Erro Efetivo Médio	1.566	2.080	1,16	1,50	1,79	1,97	0,93	109,00	67,67	66,17	0,15	
CV%			17,43	51,88	1,98	2,06	143,10	5,21	7,82	4,94	9,85	
Média geral			6,17	5,09	67,42	68,09	0,68	200,53	105,17	0,52	3,91	
IV ^(c)			(4,56;9,19)	(3,74;12,63)	(62,37;70,04)	(63,50;70,42)	(-0,04;1,80)	(181,46;224,74)	(92,03;124,04)	(0,48;0,55)	(3,45;4,52)	
IC			(6,12;6,21)	(5,04;5,14)	(67,36;67,48)	(68,03;68,16)	(0,63;0,72)	(200,04;201,01)	(104,78;105,55)	(0,51;0,53)	(3,89;3,93)	
Média G _{RC1}			6,38	8,35	66,21	67,43	1,22	200,02	106,70	0,53	3,76	
Média G _{RC2}			6,01	2,86	67,31	67,51	0,20	204,40	105,43	0,51	4,09	
Média G _{RC3}			6,11	4,73	67,08	67,80	0,71	202,16	107,26	0,53	3,89	
Média grupo SE ^(d)			7,37	4,40	67,28	68,20	0,92	216,74	117,88	0,54	3,60	
Média grupo CE			4,97	5,83	66,32	66,76	0,44	182,79	91,24	0,50	4,22	

^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. PG: produção de grãos (t ha⁻¹); ACQ: acamamento e quebramento de plantas (médias não transformadas, %), FM: florescimento masculino (dias), FF: florescimento feminino (dias), IF: intervalo entre florescimentos (dias), AP: altura da planta (cm planta⁻¹), AE: altura da espiga (cm planta⁻¹), PRE: posição relativa da espiga, SG: *stay green*. ^(a)FM, FF, IF, AP, AE, PRE e SG foram avaliados em apenas 3 ambientes. ^(b)QM e médias multiplicados por 10³. ^(c)IV=Intervalo de variação; IC=Intervalo de confiança, a 95% de probabilidade. ^(d)SE=sem estresse, CE=com estresse

Tabela 3. Quadrados médios e respectivas significâncias das análises de variâncias conjuntas do grupo sem estresse (SE); coeficientes de variação (CV%) e médias para produção de grãos e caracteres da planta

FV	GL	Quadrados médios (QM)								
		PG	ACQ	FM	FF	IF	AP	AE	PRE ^(a)	SG
Ambientes (E)	3	43,63**	486,90**	8.422,54**	7.724,20**	205,69**	25.276,40**	27.891,17**	154,18**	94,08**
Progenies (P)	99	26,55**	5,69**	55,85**	59,36**	4,84**	2.246,76**	1.066,44**	4,11**	1,58**
P x E	297	3,41**	3,89**	4,17**	4,65**	2,31**	218,89**	160,45**	1,30**	0,46**
Gerações de RC (G _{RC})	2	15,01 ^{ns}	258,90*	270,25**	37,02 ^{ns}	188,63**	7.715,29**	641,51 ^{ns}	67,18**	32,44*
G _{RC1} vs G _{RC2} (C ₁)	1	29,50 ^{ns}	512,36*	488,41**	7,29 ^{ns}	376,36**	15.400,81*	32,49 ^{ns}	113,06*	64,77 ^{ns}
G _{RC1} + G _{RC2} vs 2 G _{RC3} (C ₂)	1	0,51 ^{ns}	5,43*	52,08**	66,74**	0,91 ^{ns}	29,77 ^{ns}	1.250,52*	21,29*	0,11 ^{ns}
G _{RC} x E	6	9,75**	24,33**	7,98**	15,03**	5,59**	788,48**	411,24**	2,44**	3,37**
C ₁ x E	3	18,10**	48,24**	14,08**	28,41**	9,86**	1536,78**	762,12**	3,81**	6,41**
C ₂ x E	3	1,40 ^{ns}	0,41 ^{ns}	1,88 ^{ns}	1,65 ^{ns}	1,32 ^{ns}	40,19 ^{ns}	60,37 ^{ns}	1,07 ^{ns}	0,32 ^{ns}
P x G _{RC}	198	9,93**	1,98**	6,41**	6,27**	1,37**	235,21**	106,50**	0,65**	0,37**
P x C ₁	99	17,05**	2,18*	8,96**	8,11**	1,47**	363,87**	150,12**	0,75**	0,54**
P x C ₂	99	2,80**	1,79 ^{ns}	3,87**	4,44**	1,26 ^{ns}	106,55**	62,87 ^{ns}	0,56 ^{ns}	0,21 ^{ns}
P x G _{RC} x E	594	1,32 ^{ns}	1,45 ^{ns}	1,84 ^{ns}	1,84 ^{ns}	0,99 ^{ns}	64,34 ^{ns}	45,52 ^{ns}	0,50 ^{ns}	0,16 ^{ns}
P x C ₁ x E	297	1,56*	1,59 ^{ns}	2,02 ^{ns}	1,80 ^{ns}	0,95 ^{ns}	63,54 ^{ns}	43,65 ^{ns}	0,50 ^{ns}	0,15 ^{ns}
P x C ₂ x E	297	1,08 ^{ns}	1,30 ^{ns}	1,65 ^{ns}	1,89 ^{ns}	1,04 ^{ns}	65,13 ^{ns}	47,39 ^{ns}	0,50 ^{ns}	0,16 ^{ns}
Epistasia total (Z)	100	2,78**	1,82 ^{ns}	4,35**	5,06**	1,26 ^{ns}	105,78**	74,75**	0,76**	0,21 ^{ns}
Z x E	300	1,08 ^{ns}	1,29 ^{ns}	1,65 ^{ns}	1,89 ^{ns}	1,04 ^{ns}	64,88 ^{ns}	47,52 ^{ns}	0,50 ^{ns}	0,16 ^{ns}
Erro Efetivo Médio	1.044	1,30	1,64	1,77	1,89	1,15	98,18	66,18	0,56	0,18
CV%		15,47	57,84	1,98	2,01	117,10	4,57	6,90	4,34	11,22
Média geral		7,37	4,40	67,28	68,20	0,92	216,74	117,88	0,54	3,80
IV ^(b)		(5,44;10,45)	(0,66;11,21)	(62,41;70,78)	(63,38;71,47)	(0,08;2,35)	(198,66;241,58)	(104,47;138,92)	(0,51;0,57)	(3,13;4,41)
IC		(7,32;7,41)	(4,35;4,46)	(67,23;67,33)	(68,14;68,25)	(0,87;0,96)	(216,35;217,14)	(117,56;118,21)	(0,53;0,55)	(3,78;3,82)
Média G _{RC1}		7,51	7,42	66,62	68,01	1,39	213,56	117,52	0,55	3,60
Média G _{RC2}		7,24	2,33	67,73	68,15	0,42	219,77	117,23	0,53	4,01
Média G _{RC3}		7,35	4,11	67,49	68,43	0,94	216,90	118,90	0,55	3,79

^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. PG: produção de grãos (t ha⁻¹); ACQ: acamamento e quebramento de plantas (médias não transformadas, %), FM: florescimento masculino (dias), FF: florescimento feminino (dias), IF: intervalo entre florescimentos (dias), AP: altura da planta (cm planta⁻¹), AE: altura da espiga (cm planta⁻¹), PRE: posição relativa da espiga, SG: *stay green*. ^(a)QM e médias multiplicados por 10³. ^(b)IV=Intervalo de variação; IC=Intervalo de confiança, a 95% de probabilidade.

Tabela 4. Quadrados médios e respectivas significâncias das análises de variâncias conjuntas do grupo com estresse (CE); coeficientes de variação (CV%) e médias para produção de grãos e caracteres da planta

FV	GL ^(a)	GL	Quadrados médios (QM)								
			PG	ACQ	FM ^(a)	FF ^(a)	IF ^(a)	AP ^(a)	AE ^(a)	PRE ^(a,b)	SG ^(a)
Ambientes (E)	2	3	1.002,65 **	842,59 **	455,73 **	739,69 **	34,39 **	8.466,28 **	38.497,10 **	729,50 **	89,29 **
Progênicos (P)	99	99	18,93 **	4,54 **	48,10 **	41,47 **	3,60 **	1.779,62 **	875,40 **	5,58 **	1,11 **
P x E	198	297	2,20 **	3,03 **	5,85 **	6,68 **	1,51 **	390,09 **	219,19 **	2,20 **	0,48 **
Gerações de RC (G _{RC})	2	2	51,08 *	270,54 **	199,82 **	16,25 *	177,21 **	607,89 ^{ns}	1.118,14 ^{ns}	60,97 **	10,19 *
G _{RC1} vs G _{RC2} (C ₁)	1	1	92,76 *	531,61 *	353,17 **	0,00 ^{ns}	353,17 **	1.144,65 ^{ns}	2.007,25 ^{ns}	111,75 *	17,85 **
G _{RC1} + G _{RC2} vs 2	1	1	9,41 *	9,47 ^{ns}	46,47 **	32,49 **	1,25 ^{ns}	71,12 ^{ns}	229,02 ^{ns}	10,20 *	2,52 ^{ns}
G _{RC3} (C ₂)	4	6	4,86 **	17,82 **	3,17 *	1,85 ^{ns}	0,33 ^{ns}	387,34 **	259,87 **	2,22 **	0,71 **
G _{RC} x E	2	3	8,98 **	30,84 **	5,87 *	3,25 ^{ns}	0,65 ^{ns}	749,94 **	484,90 **	4,06 **	0,29 ^{ns}
C ₁ x E	2	3	0,74 ^{ns}	4,80 *	0,47 ^{ns}	0,46 ^{ns}	0,01 ^{ns}	24,75 ^{ns}	34,84 ^{ns}	0,38 ^{ns}	1,13 **
C ₂ x E	2	3	0,74 ^{ns}	4,80 *	0,47 ^{ns}	0,46 ^{ns}	0,01 ^{ns}	24,75 ^{ns}	34,84 ^{ns}	0,38 ^{ns}	1,13 **
P x G _{RC}	198	198	4,83 **	1,42 ^{ns}	4,14 **	4,07 **	0,86 *	187,05 **	82,00 **	0,74 ^{ns}	0,21 **
P x C ₁	99	99	8,27 **	1,71 *	5,77 **	5,82 **	0,86 ^{ns}	281,79 **	100,72 **	0,63 ^{ns}	0,28 **
P x C ₂	99	99	1,39 **	1,13 ^{ns}	2,51 **	2,33 **	0,85 *	92,31 *	63,28 **	0,84 *	0,15 **
P x G _{RC} x E	396	594	0,76 ^{ns}	1,27 ^{ns}	1,32 ^{ns}	1,33 ^{ns}	0,65 ^{ns}	65,73 ^{ns}	37,60 ^{ns}	0,62 ^{ns}	0,12 ^{ns}
P x C ₁ x E	198	297	0,80 ^{ns}	1,26 ^{ns}	1,38 ^{ns}	1,38 ^{ns}	0,67 ^{ns}	66,35 ^{ns}	39,68 ^{ns}	0,65 ^{ns}	0,15 *
P x C ₂ x E	198	297	0,72 ^{ns}	1,27 ^{ns}	1,26 ^{ns}	1,28 ^{ns}	0,63 ^{ns}	65,10 ^{ns}	35,52 ^{ns}	0,58 ^{ns}	0,10 ^{ns}
Epistasia total (Z)	100	100	1,47 **	1,21 ^{ns}	2,95 **	2,63 **	0,86 *	92,10 *	64,93 **	0,94 **	0,18 **
Z x E	200	300	0,73 ^{ns}	1,31 ^{ns}	1,25 ^{ns}	1,27 ^{ns}	0,62 ^{ns}	64,70 ^{ns}	35,52 ^{ns}	0,58 ^{ns}	0,11 ^{ns}
Erro Efetivo Médio	783	1.044	1,01	1,37	1,81	2,06	0,71	119,82	69,16	0,77	0,12
CV%			20,24	46,53	2,03	2,15	191,20	5,99	9,12	5,57	8,04
Média geral			4,97	5,83	66,32	66,76	0,44	182,79	91,24	0,50	4,22
IV ^(c)			(3,22;7,93)	(1,97;12,62)	(62,33;69,96)	(63,57;69,84)	(-0,55;1,94)	(158,53;204,73)	(75,14;106,83)	(0,44;0,53)	(3,62;4,65)
IC			(4,93;5,01)	(5,78;5,87)	(66,26;66,38)	(66,70;66,83)	(0,40;0,48)	(182,29;183,30)	(90,85;91,62)	(0,48;0,51)	(4,20;4,24)
Média G _{RC1}			5,25	9,33	65,66	66,67	1,00	181,96	92,28	0,51	4,12
Média G _{RC2}			4,77	3,43	66,75	66,67	-0,08	183,91	89,69	0,49	4,37
Média G _{RC3}			4,88	5,39	66,55	66,95	0,41	182,51	91,74	0,50	4,17

^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. PG: produção de grãos (t ha⁻¹); ACQ: acamamento e quebramento de plantas (médias não transformadas, %), FM: florescimento masculino (dias), FF: florescimento feminino (dias), IF: intervalo entre florescimentos (dias), AP: altura da planta (cm planta⁻¹), AE: altura da espiga (cm planta⁻¹), PRE: posição relativa da espiga, SG: *stay green*. ^(a)FM, FF, IF, AP, AE, PRE e SG foram avaliados em apenas 3 ambientes desse grupo. ^(b)QM e médias multiplicados por 10³. ^(c)IV=Intervalo de variação; IC=Intervalo de confiança, a 95% de probabilidade

Neste estudo, a ocorrência de estresse provocou reduções semelhantes no número de dias para o FM (1,43%) e para o FF (2,11%), mas o IF apresentou uma redução sob estresse, diferente da maioria dos resultados reportados na literatura, sendo maior que 50,00%. Logo, dado que a maioria dos ambientes do grupo CE foram semeados na 2ª época (Tabela 1), as datas de plantio podem ter influenciado essa redução do IF no grupo CE. Esse resultado corrobora com os de Beyene et al. (2016), que também relataram reduções do IF em ambientes com estresse hídrico, variando de 2,41% a 17,80%.

A ocorrência de estresses na cultura do milho, seja hídrico ou por temperatura, pode ocasionar uma assincronia entre os florescimentos feminino e masculino, aumentando o IF e provocando falhas na polinização das plantas (Bolaños and Edmeades 1993; Bolaños and Edmeades 1996; Hayashi et al. 2015). Assim, para que ocorra a fecundação cruzada nessa cultura, a liberação dos grãos de pólen deve ocorrer no período em que os estilo-estigmas estiverem viáveis. Em geral, a parte feminina da planta de milho é bastante afetada pelo estresse hídrico, se tornando viável tardiamente, devido à exposição mais lenta dos estilo-estigmas. Já a parte masculina, composta pelo pendão e pelas anteras é menos afetada pelo estresse hídrico (Bolaños and Edmeades 1993; Araus et al. 2012; Beyene et al. 2016), porém estresses por temperatura e déficit de radiação solar podem inibir o crescimento e ramificação dos pendões, limitando a produção de grãos de pólen e reduzindo a viabilidade destes (Hayashi et al. 2015).

Ziyomo and Bernardo (2013) detectaram redução de 25,10% na altura das plantas sob estresse hídrico, bem como Beyene et al. (2016), que detectou reduções variando de 22,50 a 26,70%, semelhantes à detectada neste estudo. Ademais, Ziyomo and Bernardo (2013) também avaliaram a porcentagem de senescência das folhas, que é um caráter similar ao SG analisado neste estudo, e detectaram aumento da antecipação da senescência, de 531,58% nos ambientes sob estresse hídrico.

2.3.2. Análises de variâncias

Nas análises de variâncias individuais foram detectadas diferenças significativas ($p \leq 0,05$ ou $p \leq 0,01$) para progênies (P) para todos os caracteres e em todos os ambientes, indicando a variabilidade das mesmas. Para gerações de retrocruzamento (G_{RC}), foram detectadas diferenças significativas apenas para os caracteres FM, IF e PRE em todos os ambientes. Por sua vez, a interação $P \times G_{RC}$ permitiu detectar significância em todos os ambientes apenas para PG (ANEXOS H a P).

Nas análises de variâncias conjuntas dos ambientes do grupo SE foram detectadas significâncias para as fontes de variação ambientes (E), P e $P \times E$ para todos os caracteres, indicando, respectivamente, a presença de elevada variação entre os ambientes de avaliação, bem como entre as progênies e que as progênies apresentaram performances diferenciais nos diferentes ambientes. Para as fontes de variação G_{RC} e C_1 ($G_{RC1}-G_{RC2}$) foram detectadas diferenças significativas para todos os caracteres, exceto para PG, FF e AE, além de SG em C_1 , indicando que, em geral, houve variabilidade entre as gerações de retrocruzamento, e houve diferenças entre os retrocruzamentos com as linhagens genitoras. As interações $G_{RC} \times E$ e $C_1 \times E$ apresentaram significâncias para todos os caracteres, de forma que as gerações de retrocruzamento não foram consistentes nos diferentes ambientes, assim como as diferenças entre os retrocruzamentos com as linhagens genitoras também não o foram. As fontes $P \times G_{RC}$ e $P \times C_1$ apresentaram significâncias para todos os caracteres, indicando, que as progênies apresentaram performances diferenciais conforme a geração de retrocruzamento e conforme as diferenças entre os retrocruzamentos com as linhagens. A fonte $P \times G_{RC} \times E$ não apresentou significância para nenhum caráter, indicando que a interação $P \times G_{RC}$ não

apresentou comportamento diferencial nos ambientes de avaliação. A fonte PxC_1xE não apresentou significância para nenhum caráter, exceto para PG (Tabela 3).

Nas análises de variâncias conjuntas dos ambientes do grupo CE algumas fontes de variação apresentaram o mesmo comportamento do grupo SE e, por isso, não serão citadas novamente. Dentre as que apresentaram comportamento diferente, a fonte G_{RC} apresentou significância para todos os caracteres, exceto AP e AE, indicando que apenas para estes caracteres não houve diferença entre as gerações de retrocruzamento. Para a fonte C_1 não se detectou diferenças entre as linhagens genitoras apenas para FF, AP e AE. As fontes de variação $G_{RC}xE$ e C_1xE não apresentaram significâncias para FF e IF, indicando que, apenas para estes caracteres, as gerações de retrocruzamento foram consistentes nos ambientes, bem como as diferenças entre os retrocruzamentos com as linhagens genitoras. A fonte PxG_{RC} não apresentou significância para ACQ e PRE, indicando que para estes caracteres as performances das progênies se mantiveram através das gerações de retrocruzamento. A fonte PxC_1 não foi significativa para IF e PRE. A fonte PxC_1xE apresentou significância apenas para SG (Tabela 4).

Na análise de variância conjunta de grupos de ambientes serão apresentadas apenas as fontes de variação que envolveram grupos (S) e ambientes dentro de grupo (E/S), pois as demais fontes, em geral, apresentaram o comportamento médio dos grupos SE e CE. Desse modo, foram detectadas diferenças significativas entre grupos (S) somente para PG, AP e AE. A fonte PxS foi significativa apenas para IF, indicando que, em geral, as performances das progênies foram consistentes nos grupos de ambientes; enquanto a fonte PxE/S apresentou significância para todos os caracteres, exceto PRE, indicando que as progênies apresentaram performances diferenciais nos ambientes dentro de grupos. De modo semelhante, $G_{RC}xE/S$ e C_1xE/S não foram significativas para nenhum caráter, indicando que tanto as gerações de retrocruzamento quanto as diferenças entre as linhagens genitoras foram consistentes nos grupos. Por outro lado, $G_{RC}xE/S$ e C_1xE/S apresentaram significâncias para todos os caracteres, indicando que tanto as gerações de retrocruzamento, quanto as diferenças entre as linhagens genitoras apresentaram performances diferenciais nos ambientes dentro de grupos. A fonte $PxG_{RC}xE/S$ apresentou significância somente para PG e IF, indicando que para os demais caracteres a interação PxG_{RC} foi consistente nos grupos. De forma semelhante, PxC_1xE/S somente apresentou significância para PG. As fontes de variação $PxG_{RC}xE/S$ e PxC_1xE/S não foram significativas para nenhum caráter (Tabela 2).

As pressuposições dos modelos matemáticos foram testadas antes de se proceder as análises de variâncias conjuntas, de modo que a distribuição dos resíduos se ajustou a uma distribuição normal e foi detectada homogeneidade das variâncias residuais. De acordo com Pimentel Gomes (2009) se o quociente entre o maior e o menor quadrado médio dos erros efetivos das análises de variâncias individuais for menor que sete, a análise conjunta pode ser realizada sem grandes problemas, tendo sido detectados valores inferiores para todos os caracteres.

2.3.3. Estimativas de componentes de variâncias e parâmetros genéticos

2.3.3.1. Componentes de variâncias

Na análise conjunta de grupos de ambientes, as estimativas da variância aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$) diferiram significativamente de zero ($p \geq 0,05$) para todos os caracteres; já a estimativa da variância de dominância ($\hat{\sigma}_D^2$) não diferiu de zero para IF; a estimativa da variância aditiva x ambiente dentro de grupo ($\hat{\sigma}_{AE(S)}^2$) não diferiu de zero para

PRE e a estimativa da variância de dominância x ambiente dentro de grupo ($\hat{\sigma}_{DE(S)}^2$) foi nula para todos os caracteres. As magnitudes da estimativa de $\hat{\sigma}_A^2$ foram significativamente superiores ($p \geq 0,05$) às estimativas de $\hat{\sigma}_D^2$, bem como apresentaram magnitudes superiores também às estimativas da $\hat{\sigma}_{AE(S)}^2$, com exceção apenas dos caracteres ACQ, IF e SG, indicando a menor influência do ambiente sobre a variância aditiva na expressão da maioria dos caracteres (Tabela 5).

Nas análises do grupo SE, as estimativas da $\hat{\sigma}_A^2$ e $\hat{\sigma}_D^2$ diferiram significativamente de zero para todos os caracteres, bem como a estimativa da variância aditiva x ambiente ($\hat{\sigma}_{AE}^2$). Por outro lado, a estimativa da variância de dominância x ambiente ($\hat{\sigma}_{DE}^2$) diferiu de zero apenas para PG. As estimativas da $\hat{\sigma}_A^2$ apresentaram magnitudes superiores às magnitudes da $\hat{\sigma}_D^2$. Do mesmo modo, também o foram em relação às estimativas da variância aditiva x ambiente ($\hat{\sigma}_{AE}^2$), com exceção apenas dos caracteres ACQ, IF e PRE, confirmando a menor influência do ambiente sobre a variância aditiva na expressão desses caracteres (Tabela 6).

Nas análises do grupo CE, as estimativas da $\hat{\sigma}_A^2$ diferiram significativamente de zero para todos os caracteres. Por outro lado as estimativas da $\hat{\sigma}_D^2$ foram nulas para os caracteres IF e PRE. As estimativas da $\hat{\sigma}_{AE}^2$ diferiram de zero para todos os caracteres, mas apenas a estimativa da $\hat{\sigma}_{DE}^2$ para SG diferiu de zero. As magnitudes das estimativas da $\hat{\sigma}_A^2$ foram superiores às magnitudes das estimativas da $\hat{\sigma}_D^2$; assim como as magnitudes das suas interações com ambientes ($\hat{\sigma}_{AE}^2$), exceto para ACQ, PRE e SG, o que também evidencia a predominância da variância aditiva sobre a sua interação com os ambientes (Tabela 7).

Para PG no grupo SE, a $\hat{\sigma}_A^2$ apresentou uma magnitude 49,74% superior à $\hat{\sigma}_D^2$ e 63,47% superior à $\hat{\sigma}_{AE}^2$. Para esse mesmo caráter no grupo CE, a superioridade da magnitude da $\hat{\sigma}_A^2$ sobre a $\hat{\sigma}_D^2$ foi de 66,67% e sobre a $\hat{\sigma}_{AE}^2$ foi de 71,68%. A estimativa da $\hat{\sigma}_A^2$ foi o componente de maior proporção da variância genética ($\hat{\sigma}_G^2$), para todos os caracteres, nos dois grupos. Para PG essa proporção foi de 66,67% no grupo SE e 75,00% no grupo CE (Tabelas 6 e 7).

A magnitude da estimativa da variância genética ($\hat{\sigma}_G^2$) para PG no grupo SE foi 35,75% maior do que a magnitude do grupo CE, corroborando com os resultados de alguns autores que reportaram redução da variância genética para esse caráter na presença de estresse ambiental (Blum 1982; Bolaños and Edmeades 1996). Para os demais caracteres as magnitudes da variância genética não diferiram entre os grupos SE e CE (Tabelas 6 e 7).

Almeida et al. (2013) avaliaram três populações em ambientes com e sem estresse hídrico e detectaram redução significativa da magnitude da $\hat{\sigma}_G^2$ de duas populações nos ambientes com estresse, o que corrobora com os resultados deste estudo. Ziyomo and Bernardo (2013) avaliaram testecrosses originados do cruzamento B73xMo17 e também detectaram redução significativa da magnitude da $\hat{\sigma}_G^2$ dos caracteres PG, ACQ e AP, em ambientes com estresse hídrico.

Tabela 5. Estimativas dos componentes de variância ($\hat{\sigma}^2$) genética, interações com ambientes dentro de grupos, grau médio de dominância ($\hat{d}$), coeficiente de herdabilidade em nível de médias de meios irmãos ($\hat{h}_{\bar{x}}^2$), em nível de parcelas no sentido amplo ($\hat{h}_a^2$) e em nível de parcelas no sentido restrito ($\hat{h}_r^2$), e respectivos intervalos de confiança para produção de grãos e caracteres da planta, entre grupos de ambientes

Parâmetros	PG ^(a) (t ha ⁻¹)	ACQ (%)	FM (dias)	FF (dias)	IF (dias)	AP (cm planta ⁻¹)	AE (cm planta ⁻¹)	PRE ^(b)	SG
$\hat{\sigma}_A^2$	3,33 (2,88;3,89)	0,24 (0,18;0,34)	8,52 (7,39;9,95)	8,50 (7,36;9,94)	0,43 (0,35;0,53)	321,63 (277,45;377,33)	149,30 (128,14;176,2)	0,58 (0,48;0,70)	0,13 (0,11;0,16)
$\hat{\sigma}_D^2$	1,40 (1,07;1,92)	0,07 (0,04;0,15)	0,70 (0,51;1,02)	0,71 (0,52;1,02)	0,00	37,71 (28,05;53,43)	13,30 (9,65;19,50)	0,03 (0,02;0,08)	0,03 (0,02;0,04)
$\hat{\sigma}_{AE(S)}^2$	1,10 (1,00;1,22)	1,30 (1,18;1,45)	2,17 (1,95;2,42)	2,52 (2,27;2,82)	0,60 (0,52;0,70)	121,88 (109,20;136,93)	79,14 (71,03;88,73)	0,00	0,24 (0,21;0,26)
$\hat{\sigma}_{DE(S)}^2$	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
$\hat{\sigma}_G^2$	4,73 (4,16;5,43)	0,31 (0,23;0,42)	9,23 (8,09;10,62)	9,21 (8,07;10,61)	0,45 (0,37;0,56)	359,34 (314,36;414,77)	162,60 (141,42;188,95)	0,61 (0,51;0,74)	0,16 (0,14;0,19)
$\hat{\sigma}_{GE(S)}^2$	1,11 (1,01;1,23)	1,30 (1,18;1,45)	2,17 (1,95;2,43)	2,52 (2,28;2,82)	0,60 (0,52;0,70)	121,88 (110,11;135,67)	79,14 (71,65;87,86)	0,74 (0,66;0,83)	0,24 (0,22;0,27)
$\hat{\sigma}_Z^2$	0,14 (0,09;0,22)	0,00	0,31 (0,21;0,48)	0,30 (0,20;0,48)	0,00	5,00 (2,86;10,94)	4,60 (2,94;8,21)	0,05 (0,03;0,10)	0,01 (0,01;0,02)
$\hat{\sigma}_{ZS}^2$	0,00	0,00	0,00	0,00	0,16 (0,07;0,67)	0,00	0,00	0,00	0,00
$\hat{\sigma}_{ZE(S)}^2$	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
$\hat{d}$	0,92 (0,61;0,92)	0,73 (0,38;0,97)	0,41 (0,27;0,42)	0,41 (0,27;0,42)	0,29 (0,13;0,89)	0,48 (0,32;0,49)	0,42 (0,27;0,44)	0,34 (0,19;0,44)	0,65 (0,41;0,70)
$\hat{h}_{\bar{x}}^2$	0,93 (0,91;0,95)	0,46 (0,25;0,59)	0,94 (0,91;0,95)	0,93 (0,9;0,95)	0,68 (0,55;0,76)	0,91 (0,87;0,93)	0,88 (0,83;0,91)	0,75 (0,65;0,81)	0,76 (0,67;0,82)
$\hat{h}_a^2$ ^(c)	0,74 (0,72;0,75)	0,13 (0,12;0,14)	0,75 (0,73;0,77)	0,72 (0,7;0,75)	0,29 (0,28;0,31)	0,67 (0,64;0,70)	0,59 (0,55;0,63)	0,36 (0,33;0,40)	0,34 (0,31;0,36)
$\hat{h}_r^2$ ^(c)	0,52 (0,48;0,56)	0,10 (0,07;0,13)	0,69 (0,66;0,73)	0,67 (0,63;0,70)	0,28 (0,24;0,33)	0,60 (0,56;0,64)	0,54 (0,50;0,58)	0,34 (0,30;0,39)	0,28 (0,24;0,32)

Intervalos de confiança a 95% de probabilidade, entre parênteses. ^(a)PG: produção de grãos, ACQ: acamamento e quebramento de plantas, FM: florescimento masculino, FF: florescimento feminino, IF: intervalo entre florescimentos, AP: altura da planta, AE: altura da espiga, PRE: posição relativa da espiga, SG: *stay green*. ^(b)Variâncias e intervalos multiplicados por 10³. ^(c)Intervalo baseado no desvio padrão do coeficiente de herdabilidade

Tabela 6. Estimativas dos componentes de variância ($\hat{\sigma}^2$) genética, interações com ambientes dentro de grupos, grau médio de dominância ($\hat{d}$), coeficiente de herdabilidade em nível de médias de meios irmãos ($\hat{h}_X^2$), em nível de parcelas no sentido amplo ($\hat{h}_a^2$) e em nível de parcelas no sentido restrito ($\hat{h}_r^2$), e respectivos intervalos de confiança para produção de grãos e caracteres da planta, no grupo sem estresse

Parâmetros	PG ^(a) (t ha ⁻¹)	ACQ (%)	FM (dias)	FF (dias)	IF (dias)	AP (cm planta ⁻¹)	AE (cm planta ⁻¹)	PRE ^(b)	SG
$\hat{\sigma}_A^2$	3,86 (3,31;4,56)	0,30 (0,20;0,51)	8,61 (7,45;10,08)	9,12 (7,88;10,67)	0,42 (0,33;0,57)	337,98 (291,29;396,92)	151,00 (128,94;179,27)	0,47 (0,39;0,58)	0,19 (0,15;0,23)
$\hat{\sigma}_D^2$	1,94 (1,46;2,70)	0,07 (0,03;0,36)	0,87 (0,62;1,29)	0,79 (0,57;1,17)	0,06 (0,03;0,19)	37,54 (27,48;54,37)	13,31 (9,26;20,77)	0,03 (0,02;0,10)	0,05 (0,03;0,08)
$\hat{\sigma}_{AE}^2$	1,41 (1,24;1,61)	1,50 (1,31;1,74)	1,60 (1,39;1,86)	1,85 (1,61;2,13)	0,77 (0,66;0,92)	80,48 (69,66;94,04)	62,84 (54,89;72,68)	0,50 (0,43;0,58)	0,19 (0,16;0,21)
$\hat{\sigma}_{DE}^2$	0,13 (0,06;0,55)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
$\hat{\sigma}_G^2$	5,79 (5,05;6,71)	0,37 (0,25;0,61)	9,48 (8,29;10,95)	9,91 (8,66;11,45)	0,49 (0,38;0,64)	375,52 (327,81;434,51)	164,31 (141,92;192,47)	0,50 (0,41;0,62)	0,24 (0,20;0,28)
$\hat{\sigma}_{GE}^2$	1,54 (1,35;1,76)	1,50 (1,31;1,74)	1,73 (1,51;2,00)	1,85 (1,61;2,13)	0,77 (0,66;0,91)	80,48 (70,32;93,01)	62,84 (55,29;72,06)	0,50 (0,43;0,57)	0,19 (0,16;0,21)
$\hat{\sigma}_Z^2$	0,21 (0,14;0,36)	0,00	0,34 (0,22;0,56)	0,40 (0,26;0,66)	0,00	5,11 (2,69;13,27)	3,40 (1,75;9,28)	0,03 (0,02;0,10)	0,00
$\hat{\sigma}_{ZE}^2$	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
$\hat{d}$	1,00 (0,65;1,02)	0,70 (0,28;1,00)	0,45 (0,29;0,47)	0,42 (0,27;0,43)	0,55 (0,28;0,80)	0,47 (0,31;0,49)	0,42 (0,27;0,45)	0,37 (0,2;0,54)	0,72 (0,44;0,78)
$\hat{h}_X^2$	0,87 (0,82;0,91)	0,32 (0,04;0,50)	0,93 (0,90;0,95)	0,92 (0,89;0,94)	0,52 (0,33;0,65)	0,90 (0,86;0,93)	0,85 (0,79;0,89)	0,68 (0,56;0,77)	0,71 (0,59;0,79)
$\hat{h}_a^{2(c)}$	0,73 (0,71;0,74)	0,14 (0,10;0,18)	0,78 (0,76;0,80)	0,78 (0,76;0,80)	0,27 (0,23;0,30)	0,74 (0,72;0,77)	0,63 (0,60;0,67)	0,39 (0,36;0,43)	0,46 (0,43;0,49)
$\hat{h}_r^{2(c)}$	0,48 (0,44;0,53)	0,11 (0,07;0,16)	0,71 (0,68;0,75)	0,72 (0,68;0,75)	0,23 (0,18;0,28)	0,67 (0,63;0,71)	0,58 (0,54;0,62)	0,37 (0,32;0,42)	0,36 (0,32;0,41)

Intervalos de confiança a 95% de probabilidade, entre parênteses. ^(a)PG: produção de grãos, ACQ: acamamento e quebramento de plantas, FM: florescimento masculino, FF: florescimento feminino, IF: intervalo entre florescimentos, AP: altura da planta, AE: altura da espiga, PRE: posição relativa da espiga, SG: *stay green*. ^(b)Variâncias e intervalos multiplicados por 10³. ^(c)Intervalo baseado no desvio padrão do coeficiente de herdabilidade

Tabela 7. Estimativas dos componentes de variância ($\hat{\sigma}^2$) genética, interações com ambientes dentro de grupos, grau médio de dominância ($\hat{d}$), coeficiente de herdabilidade em nível de médias de meios irmãos ($\hat{h}_X^2$), em nível de parcelas no sentido amplo ($\hat{h}_a^2$) e em nível de parcelas no sentido restrito ($\hat{h}_r^2$), e respectivos intervalos de confiança para produção de grãos e caracteres da planta, no grupo com estresse

Parâmetros	PG ^(a) (t ha ⁻¹)	ACQ (%)	FM (dias)	FF (dias)	IF (dias)	AP (cm planta ⁻¹)	AE (cm planta ⁻¹)	PRE ^(b)	SG
$\hat{\sigma}_A^2$	2,79 (2,40;3,29)	0,25 (0,17;0,42)	9,39 (8,06;11,08)	7,73 (6,59;9,21)	0,46 (0,37;0,61)	308,79 (259,85;373,05)	145,82 (121,80;177,76)	0,56 (0,45;0,73)	0,14 (0,11;0,18)
$\hat{\sigma}_D^2$	0,93 (0,70;1,30)	0,06 (0,02;0,27)	0,73 (0,52;1,10)	0,74 (0,53;1,11)	0,00	35,91 (25,59;54,04)	10,17 (6,66;17,46)	0,00	0,02 (0,01;0,05)
$\hat{\sigma}_{AE}^2$	0,79 (0,68;0,93)	1,11 (0,96;1,30)	2,69 (2,34;3,13)	3,08 (2,68;3,58)	0,53 (0,44;0,65)	180,18 (156,82;209,2)	100,02 (86,91;116,36)	0,95 (0,82;1,12)	0,24 (0,21;0,28)
$\hat{\sigma}_{DE}^2$	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02 (0,01;0,06)
$\hat{\sigma}_G^2$	3,72 (3,25;4,31)	0,31 (0,21;0,49)	10,12 (8,79;11,78)	8,47 (7,32;9,93)	0,50 (0,39;0,65)	344,69 (294,96;408,22)	156,00 (131,85;187,48)	0,56 (0,45;0,72)	0,16 (0,13;0,21)
$\hat{\sigma}_{GE}^2$	0,79 (0,68;0,93)	1,11 (0,96;1,30)	2,69 (2,35;3,12)	3,08 (2,69;3,56)	0,53 (0,44;0,65)	180,18 (158,59;206,51)	100,02 (87,81;114,98)	0,95 (0,82;1,12)	0,26 (0,23;0,29)
$\hat{\sigma}_Z^2$	0,09 (0,06;0,18)	0,00	0,28 (0,18;0,51)	0,23 (0,14;0,44)	0,04 (0,02;0,19)	4,57 (2,00;18,92)	4,90 (2,8;10,72)	0,04 (0,02;0,12)	0,01 (0,01;0,03)
$\hat{\sigma}_{ZE}^2$	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
$\hat{d}$	0,82 (0,53;0,83)	0,67 (0,26;1,29)	0,39 (0,25;0,41)	0,44 (0,28;0,46)	0,00	0,48 (0,30;0,51)	0,37 (0,23;0,42)	0,00	0,56 (0,30;0,70)
$\hat{h}_X^2$	0,88 (0,84;0,91)	0,33 (0,06;0,51)	0,88 (0,83;0,91)	0,84 (0,77;0,88)	0,58 (0,40;0,70)	0,78 (0,69;0,84)	0,75 (0,64;0,82)	0,54 (0,44;0,72)	0,57 (0,39;0,69)
$\hat{h}_a^{2(c)}$	0,74 (0,72;0,76)	0,15 (0,11;0,18)	0,74 (0,71;0,77)	0,67 (0,64;0,71)	0,36 (0,32;0,40)	0,59 (0,55;0,63)	0,54 (0,50;0,58)	0,30 (0,24;0,35)	0,34 (0,30;0,38)
$\hat{h}_r^{2(c)}$	0,56 (0,51;0,60)	0,12 (0,07;0,16)	0,68 (0,65;0,72)	0,61 (0,57;0,66)	0,34 (0,28;0,39)	0,53 (0,48;0,57)	0,50 (0,46;0,55)	0,30 (0,23;0,36)	0,29 (0,24;0,34)

Intervalos de confiança a 95% de probabilidade, entre parênteses. ^(a)PG: produção de grãos, ACQ: acamamento e quebramento de plantas, FM: florescimento masculino, FF: florescimento feminino, IF: intervalo entre florescimentos, AP: altura da planta, AE: altura da espiga, PRE: posição relativa da espiga, SG: *stay green*. ^(b)Variâncias e intervalos multiplicados por 10³. ^(c)Intervalo baseado no desvio padrão do coeficiente de herdabilidade

Assim como neste estudo, outros autores também detectaram maior magnitude da $\hat{\sigma}_A^2$ em relação à $\hat{\sigma}_D^2$ para PG (Sofi et al. 2006; Singh and Gupta 2008; Hallauer et al. 2010). A partir desta mesma população avaliada em mais ambientes e não dividida em grupos, foi detectada maior magnitude da $\hat{\sigma}_A^2$ em relação à $\hat{\sigma}_D^2$ no controle genético de PG, ACQ, FM, FF, IF, AP, AE, PRE (Díaz 2011) e de SG (Andrade 2012). Esses trabalhos também identificaram estimativas da $\hat{\sigma}_A^2$ de maiores magnitudes que as estimativas da $\hat{\sigma}_{AE}^2$. No entanto, também há relatos de maiores magnitudes da $\hat{\sigma}_D^2$ em relação à $\hat{\sigma}_A^2$ para PG, principalmente considerando germoplasma adaptado ou elite (Wolf et al. 2000; Silva et al. 2004; Sofi et al. 2006). Para os caracteres de florescimento e estatura da planta, também foram reportadas maiores magnitudes da $\hat{\sigma}_A^2$ em relação às estimativas da $\hat{\sigma}_D^2$ e da $\hat{\sigma}_{AE}^2$ (Wolf et al. 2000; Sofi 2007; Singh and Gupta 2008; Silva 2011), bem como para SG (Belicuas et al. 2014).

2.3.3.2. Grau médio de dominância

A estimativa do grau médio de dominância ($\hat{d}$) na análise conjunta de grupos foi de dominância completa ($0,81 \leq \hat{d} \leq 1,20$) para PG ($\hat{d}=0,92$) e dominância parcial para os demais caracteres ($0,20 \leq \hat{d} \leq 0,80$), variando de 0,29 para IF a 0,73 para ACQ (Tabela 5). No grupo SE também foi detectada dominância completa para PG ($\hat{d}=1,00$) e dominância parcial para os demais caracteres, variando de 0,37 para PRE a 0,72 para SG (Tabela 6). Bem como no grupo CE, em que também foi detectada dominância completa para PG ($\hat{d}=0,82$) e dominância parcial para os demais caracteres, variando de 0,37 para AE a 0,67 para ACQ. Nesse grupo, para os caracteres IF e PRE, devido à impossibilidade de detecção da $\hat{\sigma}_D^2$, o $\hat{d}$ também não pôde ser calculado, o que sugere que os efeitos aditivos foram mais importantes no controle genético desses caracteres (Tabelas 6 e 7).

Apesar das estimativas do $\hat{d}$ de ambos os grupos terem sido classificados como de dominância completa para PG, no grupo SE os efeitos de dominância foram mais importantes no controle genético da PG que no grupo CE (Tabelas 6 e 7). Outros autores que também avaliaram essa população em mais ambientes e sem separá-los em grupos, também detectaram dominância completa no controle da PG (Díaz 2011; Mendoza 2011). Por outro lado, alguns autores reportaram dominância parcial no controle da PG (Sofi et al. 2006; Singh and Gupta 2008) e outros reportaram sobredominância (Sughroue and Hallauer 1997; Wolf et al. 2000; Aguiar 2003; Silva et al. 2004; Belicuas 2009).

Para os demais caracteres, os resultados sugerem que ambos os efeitos aditivos e de dominância foram importantes no controle genético, o que confirma os resultados de outros trabalhos que também detectaram dominância parcial para os caracteres de florescimento e de estatura (Sughroue and Hallauer 1997; Wolf et al. 2000; Silva et al. 2004; Singh and Gupta 2008; Díaz 2011), para ACQ (Sughroue and Hallauer 1997; Wolf et al. 2000; Díaz 2011) e para SG (Andrade 2012; Belicuas et al. 2014).

Assim como neste estudo, a maioria dos trabalhos citados (Wolf et al. 2000; Aguiar 2003; Silva et al. 2004; Sofi et al. 2006; Belicuas 2009; Díaz 2011; Mendoza 2011; Andrade 2012) utilizou populações F_2 , as quais apresentam desequilíbrio de ligação, o que leva ao surgimento de uma covariância entre os efeitos dos locos ligados que controlam determinado caráter. Essa covariância pode superestimar as estimativas de variância de dominância e subestimar ou superestimar as estimativas de variância aditiva, na fase de repulsão ou de associação, respectivamente (Comstock and Robinson 1952).

Em vista disso, na presença de desequilíbrio de ligação na fase de repulsão, o grau médio de dominância pode estar superestimado, podendo levar a estimativas superiores a um, ou seja, causando o efeito de pseudo-sobredominância. As estimativas dos componentes de variância e do grau médio de dominância apresentadas neste trabalho foram obtidas de uma população F_2 , que apresenta elevado desequilíbrio de ligação, de modo que essas estimativas podem incorrer em vieses, devido à covariância entre os locos que controlam os caracteres analisados.

2.3.3.3. Coeficientes de herdabilidades

As estimativas dos coeficientes de herdabilidade em nível de médias de meios irmãos ($\hat{h}_X^2$) obtidas nas análises conjuntas de grupos de ambientes, foram altas ($\hat{h}^2 > 0,80$) para PG ($\hat{h}_X^2 = 0,93$), para os caracteres de florescimento (FM e FF) e para os de estatura da planta (AP e AE). Para ACQ, IF, PRE e SG essas estimativas apresentaram magnitudes medianas ($0,40 \leq \hat{h}^2 \leq 0,80$). No grupo SE, as estimativas da $\hat{h}_X^2$ também foram altas para PG ($\hat{h}_X^2 = 0,87$), para os caracteres de florescimento e estatura, medianas para IF, PRE e SG, porém baixa ($\hat{h}^2 < 0,40$) para ACQ ($\hat{h}_X^2 = 0,32$). Essa distribuição se manteve no grupo CE, tendo sido apresentadas estimativas da $\hat{h}_X^2$ altas para PG ($\hat{h}_X^2 = 0,88$), FM e FF; medianas para IF, PRE e SG; e baixa para ACQ. Para os caracteres de estatura, no entanto, foram detectadas estimativas de magnitude mediana ($\hat{h}_X^2 = 0,78$ e $0,75$, respectivamente), inferiores às do grupo SE (Tabelas 5, 6 e 7).

Para PG as magnitudes dessas estimativas não diferiram significativamente entre os grupos SE e CE. Diferentemente deste estudo, Ziyomo and Bernardo (2013) reportaram coeficiente de herdabilidade em nível de médias para PG com magnitude estatisticamente superior em ambientes sem estresse hídrico em relação aos ambientes com estresse hídrico. Beyene et al. (2016) que também avaliaram dez populações em ambientes sem e com estresse hídrico, detectaram coeficientes de herdabilidade para PG com maiores magnitudes em ambientes sem estresse.

Segundo Edmeades (2013), a presença de estresse ocasiona um aumento na variância fenotípica entre plantas e entre parcelas, de forma que a herdabilidade para PG tende a reduzir em magnitude, como reportado em muitos trabalhos da literatura (Bolaños and Edmeades 1996; Beyene et al. 2013; Ziyomo and Bernardo 2013; Beyene et al. 2016). No entanto, neste estudo essa queda da magnitude da estimativa de $\hat{h}_X^2$ para PG no grupo sob estresse não foi verificada. Isso se deve à forma de estimação desse coeficiente, em que são utilizadas médias de progênie, de modo que os componentes da $\hat{\sigma}_{FMI}^2$ ficam divididos pelo número de G_{RC} (três) e também pelo número de ambientes (quatro), isto é, $\hat{\sigma}_{FMI}^2 = \hat{\sigma}_P^2 + \hat{\sigma}_{PE}^2/4 + \hat{\sigma}_E^2/12$, o que reduz significativamente a magnitude da estimativas da $\hat{\sigma}_{FMI}^2$, tornando-a próxima à magnitude da estimativa de variância genética e elevando a magnitude do coeficiente de herdabilidade. Este resultado corrobora com os resultados reportados por outros autores para esse caráter (Veldboom and Lee 1994; Bento 2006; Câmara et al. 2007; Bekavac et al. 2007; Belicuas 2009; Díaz 2011; Mendoza 2011; Silva 2011).

A estimativa da $\hat{h}_X^2$ de ACQ no grupo SE não diferiu significativamente do grupo CE, diferente de outros autores que detectaram redução significativa para esse caráter entre ambientes com e sem estresse (Beyene et al. 2013; Ziyomo and Bernardo 2013). Para FM houve uma redução significativa no grupo CE (5,38%), assim como também reportado por Beyene et al. (2013). Não foram observadas diferenças significativas entre as estimativas da $\hat{h}_X^2$ de IF dos dois grupos, corroborando com os resultados de outros estudos (Bolaños and Edmeades 1996; Beyene

et al. 2013). Para os caracteres da estatura da planta (AP e AE) e PRE foram detectadas reduções significativas das magnitudes da estimativa de $\hat{h}_X^2$ entre os grupos SE e CE (13,33%, 11,76% e 20,59%, respectivamente). Esses resultados para AP corroboram com os de Ziyomo and Bernardo (2013) e Beyene et al. (2013), que também detectaram reduções em ambientes com estresse. Por fim, para SG também se detectou redução da magnitude (19,72%) da estimativa da $\hat{h}_X^2$ entre os grupos SE e CE, discordando dos resultados de Bolaños and Edmeades (1996), que não detectaram diferença para esse coeficiente nos diferentes níveis de estresse hídrico.

Como observado, estimativas de $\hat{h}_X^2$ são difíceis de comparar com os resultados da literatura, visto que os valores dependem do tipo de progênie, do número de repetições e de ambientes utilizados (Hallauer et al. 2010). Nesses casos, a melhor alternativa é utilizar as estimativas dos coeficientes de herdabilidade em nível de parcelas nos sentidos amplo ($\hat{h}_a^2$) e restrito ($\hat{h}_r^2$), de forma que experimentos com o mesmo tamanho de parcelas possam ser comparados.

Na análise conjunta de grupos, as estimativas da $\hat{h}_a^2$ obtidas apresentaram magnitudes medianas para PG ($\hat{h}_a^2=0,74$), caracteres do florescimento e de estatura da planta. Para ACQ, IF, PRE e SG as magnitudes foram baixas. O mesmo ocorreu para as $\hat{h}_r^2$, porém com magnitudes um pouco inferiores às estimativas da $\hat{h}_a^2$, como era esperado, sendo que as estimativas da $\hat{h}_r^2$ foram medianas para PG ($\hat{h}_r^2=0,56$), caracteres do florescimento e estatura; e baixas para ACQ, IF, PRE e SG (Tabela 5).

Comparando os dois grupos foram observadas algumas reduções nas magnitudes das estimativas das $\hat{h}_a^2$ e das $\hat{h}_r^2$ obtidas, para alguns caracteres. Foram detectadas reduções das estimativas da $\hat{h}_a^2$ do grupo SE para o grupo CE para os caracteres FF (14,10%), AP (20,27%), AE (14,29%), PRE (23,08%) e SG (26,09%). Por outro lado, a estimativa de $\hat{h}_a^2$ para IF teve um aumento significativo (33,33%) no grupo CE, possivelmente devido à sua menor magnitude de variância fenotípica em nível de parcelas nesse grupo. Para a $\hat{h}_r^2$ também foram detectadas reduções significativas para os caracteres FF (15,28%), de estatura (20,89% e 13,79%, respectivamente), PRE (18,92%) e SG (19,44%). Por outro lado, as estimativas de $\hat{h}_r^2$ de PG e IF apresentaram aumentos significativos do grupo SE para o CE, sendo esses aumentos de 16,67% e 47,83%, respectivamente (Tabelas 5, 6 e 7).

Considerando o número de ambientes utilizados nas análises de variâncias conjuntas, os valores obtidos para as estimativas dos coeficientes de herdabilidade estão próximos aos reportados na literatura para todos os caracteres. Para ACQ os valores obtidos na análise conjunta de grupos para $\hat{h}_X^2$ (0,46), $\hat{h}_a^2$ (0,13) e $\hat{h}_r^2$ (0,10) foram semelhantes aos reportados por outros trabalhos (Wolf et al. 2000; Díaz 2011). Para os caracteres do florescimento as magnitudes da $\hat{h}_X^2$ (0,94 e 0,93 obtidas na análise conjunta; 0,93 e 0,92 obtidas no grupo SE; e 0,88 e 0,84 no grupo CE) foram muito superiores às reportadas por Aragão (2012) e Silva (2011); e tão altas quanto às obtidas em outros trabalhos (Wolf et al. 2000; Câmara et al. 2007; Hallauer et al. 2010; Díaz 2011). Para IF, as estimativas da $\hat{h}_X^2$ obtidas nas análises deste estudo (0,68 na análise conjunta de grupos; 0,52 no grupo SE e 0,52 no grupo CE) foram inferiores às obtidas por Bekavac et al. (2007) e Câmara et al. (2007). Para os caracteres de estatura da planta, as estimativas da $\hat{h}_X^2$ tiveram magnitudes elevadas, sendo maiores que as reportadas por Azizi et al. (2006) (0,30 a 0,78), Andrade and Miranda Filho (2008) (0,68 a 0,75) e Aragão (2012) (0,40 a 0,63), porém inferiores às reportadas por Wolf et al. (2000) (0,93 a 0,96). As estimativas da $\hat{h}_a^2$ e $\hat{h}_r^2$ deste estudo para os caracteres de estatura foram semelhantes às obtidas por Andrade and Miranda Filho (2008). Já para SG, as estimativas da $\hat{h}_X^2$ apresentaram magnitudes medianas, assim como em outros trabalhos (Perkins et al. 2008; Andrade 2012; Belicuas et al. 2014) (Tabelas 5, 6 e 7).

2.3.4. Detecção de efeitos epistáticos nas análises de variâncias

Nas análises de variâncias individuais a epistasia total (Z) não foi detectada para os caracteres ACQ, IF, AP e AE, em nenhum ambiente; para PRE e SG em apenas um ambiente; e para PG, FM e FF foi detectada epistasia em dois, três e quatro ambientes, respectivamente (ANEXOS H a P). Wolf and Hallauer (1997), que também utilizaram o delineamento *triple test cross* em milho, reportaram que a epistasia foi mais importante em ambientes extremos, ou seja, naqueles ambientes muito mais ou muito menos produtivos. Hauck et al. (2014), que utilizaram análise de médias de gerações em milho, também fizeram esta associação entre a detecção de epistasia e ambientes extremos. Bem como Jinks et al. (1973), que também inferiram que os efeitos epistáticos foram mais importantes nos ambientes extremos, para tabaco. No entanto, no presente estudo, não foi observada nenhuma associação entre a expressão da epistasia e os ambientes mais ou menos produtivos.

Na análise de variância conjunta de grupos foram detectadas diferenças significativas ($p \leq 0,05$ ou $p \leq 0,01$) no contraste C_2 apenas para FM, FF, AE e PRE, indicando a presença do efeito epistático aditivo x aditivo (axa) para esses caracteres. Essa baixa detecção se deve à característica bidirecional dos efeitos epistáticos, que podem ser positivos e negativos, de forma que o efeito médio, dado pelo contraste C_2 , pode ser nulo ou tão pequeno a ponto de não ser detectado (Eta-Ndu and Openshaw 1999); e também se deve ao reduzido poder estatístico do teste F, devido a C_2 ser testado com apenas um grau de liberdade. A fonte da interação progênie x C_2 ($P \times C_2$) indicou a presença de epistasia aditiva x dominante e/ou dominante x dominante (axd e/ou dxd) para todos os caracteres, exceto ACQ e IF (Tabela 2).

A fonte de variação Z detectou epistasia para todos os caracteres, exceto ACQ e IF. A interação epistasia x grupos ($Z \times S$) foi significativa apenas para IF e a interação epistasia x ambientes dentro de grupos ($Z \times E/S$) não apresentou significância, indicando, respectivamente, que a epistasia foi consistente nos dois grupos para a quase totalidade dos caracteres, bem como se manteve consistente nos diferentes ambientes dentro de grupos (Tabela 2).

Nas análises do grupo SE foram detectadas diferenças significativas no contraste C_2 para todos os caracteres, exceto PG, IF, AP e SG, indicando a presença da epistasia aditiva x aditiva no controle da maioria dos caracteres analisados. Por outro lado, a epistasia do tipo axd e/ou dxd foi detectada pela interação $P \times C_2$ apenas para os caracteres PG, FM, FF e AP. Já a fonte Z foi significativa para a maioria dos caracteres, exceto ACQ, IF e SG. Por outro lado a interação epistasia total x ambientes ($Z \times E$) não foi significativa para nenhum caráter, sugerindo que os efeitos epistáticos não diferiram entre ambientes, na ausência de estresse (Tabela 3).

Nas análises do grupo CE foi detectada epistasia axa (C_2) apenas para PG, FM, FF e PRE. Já a epistasia do tipo axd e/ou dxd ($P \times C_2$) foi detectada para todos os caracteres, com exceção apenas de ACQ. De forma semelhante, a epistasia total (Z) também foi significativa para todos os caracteres, exceto para ACQ. Do mesmo modo que no grupo SE, a interação $Z \times E$ não foi significativa para nenhum caráter, indicando que os efeitos epistáticos também não diferiram entre ambientes na presença de estresse (Tabela 4).

A fonte de variação Z foi significativa para maior número de caracteres nas análises conjuntas, devido ao número de graus de liberdade para testá-la, o qual é maior nas análises dos grupos SE e CE e nas análises conjuntas de grupos do que nas análises de variâncias individuais (ANEXOS A, B e C).

Wolf and Hallauer (1997) detectaram efeitos epistáticos axa (C_2) significativos para os caracteres FM, FF, IF e AE; e efeitos epistáticos axd e/ou dxd para PG, FF, IF, AP e AE. Silva (2011) detectou epistasia axa para todos os caracteres (PG, ACQ, FM, FF, IF, AP, AE e PRE). Utilizando a mesma população deste estudo, Mendoza (2011) e Díaz (2011) não detectaram efeitos epistáticos axa para PG, mas Díaz (2011) os detectou para FM, FF, AE e PRE.

Já os efeitos axd e/ou dxd foram detectados para todos os caracteres analisados por este autor (PG, FM, FF, IF, AP, AE e PRE), exceto ACQ. Sofi et al. (2006) também detectaram epistasia axa e axd e/ou dxd para PG, no entanto eles avaliaram suas progênes em apenas um ambiente com três repetições, de forma que os próprios autores sugeriram que, para que sejam detectados efeitos epistáticos com maior precisão, seria necessário avaliar essas progênes em mais ambientes. A interação ZxE foi detectada por Wolf and Hallauer (1997) para PG, assim como Díaz (2011) identificou essa interação para FF e IF. No entanto, esse autor não detectou essa interação para PG, como também reportado em outros trabalhos (Mendoza 2011; Silva 2011).

Apesar de ser reportado na literatura em diversos estudos, a limitação da utilização do delineamento *triple test cross* é devida à dificuldade de se montar esse tipo de delineamento, sendo necessário obter três tipos de progênes (RC₁, RC₂ e RC₃), as quais devem ser avaliadas com repetições e em diferentes ambientes para garantir a precisão das estimativas de variâncias genética e epistáticas. A variância genética, na presença de epistasia e ignorando a presença de ligação, é dada por $\sigma_G^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_{AA}^2 + \sigma_{AD}^2 + \sigma_{DD}^2$. Porém, apenas parte dos componentes dessa variância é explorada no TTC, como reportado por Kearsey and Pooni (1996) (Tabela 8).

Observa-se que a proporção da variância epistática (σ_{AA}^2 , σ_{AD}^2 e σ_{DD}^2) nas progênes do TTC é muito pequena em relação a uma população F₂, bem como em relação à proporção das variâncias aditiva (σ_A^2) e de dominância (σ_D^2) na variância genética (σ_G^2), de forma que a variância epistática só é detectada no TTC quando apresenta elevada importância para os caracteres.

Tabela 8. Componentes da variância genética (σ_A^2 e σ_D^2) e epistática (σ_{AA}^2 , σ_{AD}^2 e σ_{DD}^2); e proporção da variância entre progênes que é explorada por cada parâmetro em uma população F₂ e no *triple test cross* (TTC)

Parâmetros	População F ₂	Progênes do TTC
σ_A^2	1	1/4
σ_D^2	1	1
σ_{AA}^2	1	1/36
σ_{AD}^2	1	1/36
σ_{DD}^2	1	1/36

σ_A^2 : variância aditiva; σ_D^2 : variância de dominância; σ_{AA}^2 : variância epistática aditiva x aditiva; σ_{AD}^2 : variância epistática aditiva x dominante; σ_{DD}^2 : variância epistática dominante x dominante

Alguns autores utilizaram a metodologia de análise de médias de gerações proposta por Mather (1949) para detecção de epistasia em milho, para PG, caracteres de florescimento e de estatura, além de outros caracteres (Lamkey et al. 1995; Azizi et al. 2006; Velásquez et al. 2008; Hauck et al. 2014). Azizi et al. (2006) detectou epistasia axa e axd e/ou dxd para PG, AP, AE e FM. Velásquez et al. (2008) detectaram efeitos epistáticos para PG, FF e AP. Hauck et al. (2014) detectaram epistasia para PG, caracteres de florescimento e estatura da planta.

Em muitos estudos a detecção da epistasia para produção de grãos e caracteres da planta tem sido realizada com marcadores moleculares e análises de QTL (Blanc et al. 2006; Frascaroli et al. 2007; Dudley and Johnson 2009; Gonzalo et al. 2010; Steinhoff et al. 2011). Blanc et al. (2006) detectaram efeitos epistáticos significativos para os caracteres PG e FM, utilizando marcadores SSR e analisando QTL através do mapeamento por intervalo composto. Gonzalo et al. (2010) utilizaram marcadores RFLP e isozimas para mapear QTL em uma população de RILs, tendo detectado efeitos epistáticos significativos para todos os caracteres analisados, que incluíram PG, FM, FF, IF e AP. Dudley and Johnson (2009) utilizaram marcadores SNP e detectaram epistasia para o caráter produção de grãos. Segundo os autores, quase todas as marcas estiveram envolvidas nas interações epistáticas significativas e cerca de 75,00% das interações envolveram pelo menos uma marca que não foi considerada significativa na análise de marcas individuais. Além desses, alguns estudos de mapeamento associativo

(*genome-wide association studies* - GWAS) vêm demonstrando que as interações epistáticas estão distribuídas em todo o genoma e, portanto, devem ser consideradas nos caracteres quantitativos (Howard et al. 2014; Mackay 2014).

2.3.5. Estimativas da variância epistática

Considerando a análise conjunta de grupos, as estimativas das variâncias epistáticas totais ($\hat{\sigma}_Z^2$) foram significativas para todos os caracteres, com exceção de ACQ e IF, indicando que, em geral, houve variabilidade devido aos efeitos epistáticos para a maioria dos caracteres. Por outro lado, a estimativa da variância da interação epistasia x grupos ($\hat{\sigma}_{ZS}^2$) foi significativa apenas para IF, indicando que para a maioria dos caracteres as variâncias epistáticas foi consistente nos grupos SE e CE. A estimativa da variância da interação da epistasia x ambientes dentro de grupos ($\hat{\sigma}_{ZE(S)}^2$) também não foi significativa para nenhum dos caracteres, indicando que a variância epistática também foi consistente nos ambientes dentro de grupos (Tabela 5).

No grupo SE, a estimativa de $\hat{\sigma}_Z^2$ foi significativa para a maioria dos caracteres, excetuando-se apenas ACQ, IF e SG. Por outro lado, a estimativa da interação da variância epistática total x ambientes ($\hat{\sigma}_{ZE}^2$) não foi significativa para nenhum caráter, indicando que as variâncias epistáticas se mantiveram entre ambientes. Já no grupo CE, a $\hat{\sigma}_Z^2$ foi significativa para todos os caracteres, exceto para ACQ. Entretanto, da mesma forma que no grupo SE, a estimativa da $\hat{\sigma}_{ZE}^2$ não foi significativa para nenhum caráter, indicando que as variâncias epistáticas são importantes para a maioria dos caracteres, porém foram consistentes nos diferentes ambientes. As estimativas da $\hat{\sigma}_Z^2$ não diferiram entre os grupos SE e CE, exceto para PG que teve uma redução de 57,14% no grupo CE (Tabelas 6 e 7).

Considerando todas as análises, observa-se que as magnitudes das estimativas da $\hat{\sigma}_A^2$ e da $\hat{\sigma}_D^2$ foram muito superiores às magnitudes da $\hat{\sigma}_Z^2$, o que é devido à estrutura do TTC (Kearsey and Pooni 1996). Desse modo, só foram detectadas estimativas da $\hat{\sigma}_Z^2$ quando a epistasia foi bastante pronunciada para o caráter (Tabela 8).

2.3.6. Estimativas de efeitos epistáticos em plantas F₂

Foram detectados efeitos epistáticos significativos nos dois grupos de ambientes. No grupo SE foram detectados efeitos epistáticos para os caracteres PG, FM, FF, AP e AE, sendo que para PG foi detectada epistasia em dez plantas F₂, variando de -3,03 t ha⁻¹ a 5,13 t ha⁻¹; para FM a epistasia foi detectada em 19 plantas, variando de -5,00 dias a 4,88 dias; para FF foram detectadas 24 plantas com efeitos epistáticos variando de -5,87 dias a 4,38 dias; sete plantas para AP, variando de -18,88 cm pl⁻¹ a 29,50 cm pl⁻¹; e em oito plantas para AE, variando de -17,13 cm pl⁻¹ a 17,13 cm pl⁻¹ (Tabela 9).

No grupo CE foram detectados efeitos epistáticos significativos para PG, FM, FF, IF, AP, AE e SG, sendo que para PG foram detectadas 11 plantas F₂ com efeitos epistáticos variando de -1,94 t ha⁻¹ a 2,87 t ha⁻¹; para FM foram detectadas 13 plantas com efeitos epistáticos variando de -4,67 dias a 3,17 dias; dez plantas para FF, variando de -4,33 dias a -2,83 dias; dez plantas para IF, variando de -2,17 dias a 3,33 dias; cinco plantas para AP, variando de -31,50 cm pl⁻¹ a 24,00 cm pl⁻¹; cinco plantas para AE, variando de -26,17 dias a -16,50 dias; e 11 plantas para SG, variando de -1,79 a 0,89 (Tabela 10).

Os caracteres que apresentaram maior porcentagem de plantas F₂ com efeitos epistáticos significativos no grupo SE foram FF, FM e PG (24,00%, 19,00% e 10,00%, respectivamente) e no grupo CE foram FM, PG e SG (13,00%, 11,00% e 11,00%, respectivamente) (Tabelas 9 e 10).

Tabela 9. Efeitos epistáticos significativos de plantas F₂ para os caracteres PG, FM, FF, AP e AE, para o grupo sem estresse

Planta F ₂	PG ^(a)	Planta F ₂	FM	Planta F ₂	FF	Planta F ₂	AP	Planta F ₂	AE
3	3,35 **	3	-2,38 *	3	-5,87 **	1	17,13 *	6	14,25 *
5	-2,22 *	4	-2,88 *	4	-3,13 **	24	19,25 *	9	-17,13 *
23	2,63 *	17	-3,63 **	12	2,38 *	31	-16,88 *	32	-15,88 *
25	5,13 **	23	-3,25 **	15	-2,63 *	32	-17,63 *	48	-16,00 *
31	-3,03 **	25	-4,88 **	23	-3,25 **	55	29,50 **	55	17,13 *
35	-2,41 *	33	-3,00 **	25	-5,12 **	107	19,13 *	72	-14,38 *
46	-2,73 *	37	-5,00 **	27	-2,38 *	108	-18,88 *	82	-13,88 *
77	4,34 **	40	-4,63 **	33	-3,25 **			108	-15,13 *
84	-2,90 **	55	-2,50 *	37	-3,88 **				
85	-2,22 *	60	-2,50 *	40	-4,00 **				
		70	-4,38 **	59	-2,88 *				
		71	-2,75 *	63	-3,25 **				
		75	-3,13 **	70	-3,38 **				
		76	-2,63 *	71	-2,75 *				
		77	-2,75 *	75	-2,75 *				
		84	4,88 **	76	-3,50 **				
		85	2,50 *	77	-3,75 **				
		86	-4,25 **	84	4,38 **				
		98	-2,38 *	86	-3,50 **				
				88	-2,38 *				
				95	2,50 *				
				97	2,50 *				
				98	-2,37 *				
				108	2,75 *				
Total	10		19		24		7		8
Positivos	4		2		5		4		2
Negativos	6		17		19		3		6

* e ** significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. ^(a)PG: produção de grãos (t ha⁻¹), FM: florescimento masculino (dias), FF: florescimento feminino (dias), AP: altura da planta (cm planta⁻¹), AE: altura da espiga (cm planta⁻¹).

Tabela 10. Efeitos epistáticos significativos de plantas F₂ para os caracteres PG, FM, FF, IF, AP, AE e SG, para o grupo com estresse

Planta F ₂	PG ^(a)	Planta F ₂	FM	Planta F ₂	FF	Planta F ₂	IF	Planta F ₂	AP	Planta F ₂	AE	Planta F ₂	SG
3	1,74*	4	-2,83*	22	-2,83*	3	-1,67*	9	-25,33*	9	-18,17*	15	-0,73*
4	2,06*	23	-3,33*	23	-3,83**	4	1,83*	31	-22,83*	14	-16,50*	19	0,78*
23	2,87**	26	-3,00*	37	-4,00**	26	3,33**	48	-22,33*	48	-26,17**	25	-1,79**
25	1,85*	37	-4,67**	38	-3,33*	35	-1,83*	72	-31,50**	62	-19,17*	31	0,81*
27	2,87**	38	-3,00*	40	-4,33**	39	1,67*	110	24,00*	72	-19,17*	37	0,76*
33	1,72*	40	-4,33**	60	-3,67*	62	-2,17*					48	0,71*
45	-1,72*	52	-3,67**	62	-3,33*	65	1,67*					64	0,82*
70	1,94*	54	-3,50**	75	-3,17*	71	1,67*					68	0,79*
71	2,40**	60	-3,50**	77	-3,00*	77	1,67*					74	0,89**
77	2,11*	77	-4,67**	86	-3,83**	84	-1,67*					85	0,81*
85	-1,94*	84	3,17*									110	0,70*
		86	-4,67**										
		93	2,67*										
Total	11		13		10		10		5		5		11
Positivos	9		2		0		6		1		0		9
Negativos	2		11		10		4		4		5		2

* e ** significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. ^(a)PG: produção de grãos (t ha⁻¹), FM: florescimento masculino (dias), FF: florescimento feminino (dias), IF: intervalo entre florescimentos (dias), AP: altura da planta (cm planta⁻¹), AE: altura da espiga (cm planta⁻¹), SG: *stay green*.

No grupo SE foi detectado um maior número de plantas F_2 com efeitos epistáticos significativos para os caracteres FM, FF, AP e AE do que no grupo CE. Apesar dos efeitos epistáticos detectados no grupo SE não terem sido unidirecionais, para FM foram detectadas 17 plantas com efeitos epistáticos negativos e apenas duas com efeitos positivos. De forma semelhante, para FF foram detectadas 19 plantas com efeitos epistáticos negativos e apenas cinco com efeitos positivos. Portanto, a epistasia estaria atuando no sentido de reduzir o número de dias para os florescimentos masculino e feminino, sugerindo plantas mais precoces (Tabelas 9 e 10).

Por outro lado, no grupo CE foram detectados efeitos epistáticos significativos em sete caracteres, sendo que para FF e AE esses efeitos epistáticos foram unidirecionais negativos e estariam atuando no sentido de diminuir o número de dias para o florescimento feminino e diminuir a altura de espiga. Para PG, no grupo CE, foram observadas nove plantas com efeitos epistáticos positivos e apenas duas com efeitos negativos, de forma que a epistasia estaria atuando no sentido de aumentar a produção de grãos dessa população sob estresse hídrico (Tabela 10).

Algumas plantas F_2 apresentaram efeitos epistáticos significativos para mais de um caráter simultaneamente, destacando-se no grupo SE, 15 plantas para FM e FF, com sinal negativo; seis plantas para PG e FM, porém todas com sinais opostos; cinco plantas para PG e FF, com sinais opostos; e três para AP e AE, com sinal negativo. Destacam-se também nesse grupo as plantas de número 3, 23, 25, 55, 84 e 108, que apresentaram efeitos coincidentes para três caracteres. Dentre essas plantas, as de números 23 e 25 apresentaram efeitos coincidentes para PG, FM e FF, estando entre as 10% com maiores médias de PG (médias não apresentadas) (Tabelas 9 e 11).

Tabela 11. Total de plantas F_2 apresentando efeitos epistáticos significativos, coincidentes entre os caracteres PG, FM, FF, IF, AP, AE e SG, avaliados nos grupos sem estresse (acima da diagonal) e com estresse (abaixo da diagonal); e na diagonal os efeitos coincidentes nos dois grupos, para um mesmo caráter

Caracteres	PG	FM	FF	IF	AP	AE	SG
PG	5	6	5	0	1	0	0
FM	3	8	15	0	1	1	0
FF	2	7	6	0	1	1	0
IF	4	4	2	0	0	0	0
AP	0	0	0	0	1	3	0
AE	0	0	1	1	3	3	0
SG	2	1	1	0	3	1	0

①PG: produção de grãos ($t\ ha^{-1}$), FM: florescimento masculino (dias), FF: florescimento feminino (dias), IF: intervalo entre florescimentos (dias), AP: altura da planta ($cm\ planta^{-1}$), AE: altura da espiga ($cm\ planta^{-1}$), *stay green*

No grupo CE foram observadas sete plantas com efeitos coincidentes negativos para FM e FF; quatro plantas para PG e IF e quatro plantas para FM e IF, porém todas com sinais opostos. Nesse grupo destacam-se as plantas de número 4, 23, 48, 62 e 77, que apresentaram efeitos coincidentes para três caracteres. Dentre essas plantas, a número 23 e a 62 ficaram entre as 20% mais produtivas (médias não apresentadas) (Tabelas 10 e 11).

Observa-se que a planta número 23 está entre as mais produtivas e apresentou efeitos epistáticos coincidentes para maior número de caracteres nos dois grupos (Tabelas 9 e 10). Wolf et al. (2005) reportaram que os locos que afetam caracteres coincidentes, como no caso dessas plantas, podem estar interagindo, o que sugere a presença de epistasia pleiotrópica.

Outros trabalhos que também usaram o TTC para estudar a epistasia em milho, detectaram efeitos epistáticos bidirecionais para PG e outros caracteres (Wolf and Hallauer 1997; Eta-Ndu and Openshaw 1999; Díaz

2011; Mendoza 2011; Silva 2011). Eta-Ndu and Openshaw (1999) utilizaram um TTC modificado, onde 52 progênies referentes às plantas F₂, provenientes de duas populações, as quais foram cruzadas com dois testadores e avaliadas em diferentes ambientes para PG. Os autores detectaram efeitos epistáticos significativos em 11 e sete plantas F₂ para cada testador, no primeiro cruzamento; e 15 e cinco plantas para cada testador, no segundo cruzamento, sendo que todos os efeitos foram bidirecionais. Nesse trabalho, também foram detectadas algumas plantas com efeitos epistáticos coincidentes. Silva (2011) seguindo o modelo de delineamento de Eta-Ndu and Openshaw (1999), avaliou 100 progênies cruzadas com dois testadores e detectou efeitos epistáticos significativos para 12 e 14 plantas F₂ para PG, nove e 18 plantas para FM; 11 e 18 plantas para FF; seis e oito plantas para IF; 11 e nove plantas para AP; e nove e 13 plantas para AE; além de outros caracteres, porém todos também bidirecionais.

Os coeficientes de correlação (r) entre os efeitos epistáticos de plantas F₂ e a média das três gerações de retrocruzamento ($\overline{G_{RC}}$) não foram significativos ($p \geq 0,01$ ou $p \geq 0,05$) para nenhum caráter, exceto para PG no grupo CE ($r=0,21^*$). Esse resultado indica que houve uma expressão diferencial dos efeitos epistáticos entre as progênies para PG, sugerindo que os efeitos epistáticos influenciaram as performances dessas progênies de forma linear. Além disso, a baixa magnitude desse coeficiente ($r \leq 0,45$) pode estar relacionada à característica bidirecional dos efeitos epistáticos, sendo que mesmo as dez progênies com maiores PG apresentaram tanto efeitos negativos como positivos, de modo que esses efeitos podem se anular. O fato desse coeficiente ter sido significativo para PG se deve ao número dos graus de liberdade com que o mesmo é testado (Tabelas 12 e 13).

Tabela 12. Coeficientes de correlação (r) entre efeitos epistáticos de plantas F₂ (Z_i) e as médias gerais das gerações de retrocruzamento ($\overline{G_{RC1}}$ e $\overline{G_{RC2}}$); e entre os efeitos epistáticos e as médias das três gerações ($\overline{G_{RC}}$), para os caracteres PG, ACQ, FM, FF, IF, AP, AE, PRE e SG, para o grupo sem estresse

Caracteres	$\overline{G_{RC1}}$	$\overline{G_{RC2}}$	$\overline{G_{RC}}$
PG (t ha ⁻¹) ^(a)	0,35 **	0,03 ns	0,09 ns
ACQ (%)	0,42 **	0,31 **	0,11 ns
FM (dias)	0,23 *	0,28 **	0,11 ns
FF (dias)	0,36 **	0,31 **	0,19 ns
IF (dias)	0,34 **	0,22 *	0,00 ns
AP (cm planta ⁻¹)	0,14 ns	0,19 ns	0,03 ns
AE (cm planta ⁻¹)	0,18 ns	0,20 *	0,04 ns
PRE	0,37 **	0,25 *	0,11 ns
SG	0,45 **	0,17 ns	0,17 ns

* e ** significativo a 5% e a 1% de probabilidade, respectivamente. ^(a)PG: produção de grãos, FM: florescimento masculino, FF: florescimento feminino, IF: intervalo entre florescimentos, AP: altura da planta, AE: altura da espiga, PRE: posição relativa da espiga, SG: *stay green*

Tabela 13. Coeficientes de correlação (r) entre efeitos epistáticos de plantas F₂ (Z_i) e as médias gerais das gerações de retrocruzamento ($\overline{G_{RC1}}$ e $\overline{G_{RC2}}$); e entre os efeitos epistáticos e as médias das três gerações ($\overline{G_{RC}}$), para os caracteres PG, ACQ, FM, FF, IF, AP, AE, PRE e SG, para o grupo com estresse

Caracteres	$\overline{G_{RC1}}$	$\overline{G_{RC2}}$	$\overline{G_{RC}}$
PG (t ha ⁻¹) ^(a)	0,37 **	0,22 *	0,21 *
ACQ (%)	0,15 ns	0,24 *	-0,12 ns
FM (dias)	0,20 *	0,18 ns	0,05 ns
FF (dias)	0,22 *	0,25 *	0,10 ns
IF (dias)	0,33 **	0,33 **	0,06 ns
AP (cm planta ⁻¹)	0,27 **	0,28 **	0,15 ns
AE (cm planta ⁻¹)	0,17 ns	0,27 **	0,04 ns
PRE	0,26 **	0,32 **	0,05 ns
SG	0,36 **	0,31 **	0,15 ns

* e ** significativo a 5% e a 1% de probabilidade, respectivamente. ^(a)PG: produção de grãos, FM: florescimento masculino, FF: florescimento feminino, IF: intervalo entre florescimentos, AP: altura da planta, AE: altura da espiga, PRE: posição relativa da espiga, SG: *stay green*

Os coeficientes de correlação (r) entre os efeitos epistáticos de plantas F_2 e as médias das gerações de retrocruzamento com as linhagens genitoras L08-05F (G_{RC1}) e L38-05D (G_{RC2}) também apresentaram magnitudes baixas ($r \leq 0,45$) para todos os caracteres, variando de $r=0,14^{ns}$ a $0,45^{**}$ para $\overline{G_{RC1}}$ e de $r=0,03^{ns}$ a $0,31^{**}$ para $\overline{G_{RC2}}$, no grupo SE; e variando de $r=0,15^{ns}$ a $0,37^{**}$ para $\overline{G_{RC1}}$ e de $r=0,18^{ns}$ a $0,33^{**}$ para $\overline{G_{RC2}}$, no grupo CE. Desse modo, também não foram detectadas fortes associações entre os efeitos epistáticos e as performances das progênies. Para todos os caracteres em que a correlação foi significativa, os efeitos epistáticos e as médias dos caracteres foram correlacionados positivamente. Para SG não há trabalhos reportados na literatura que tenham estimado os efeitos epistáticos em nível de planta (Tabelas 12 e 13).

Outros autores também não observaram associações entre os efeitos epistáticos estimados e o caráter produção de grãos, como Eta-Ndu and Openshaw (1999), que utilizaram o TTC e Velásquez et al. (2008), que utilizaram médias de gerações.

2.4. Considerações finais

Os resultados confirmaram a presença de variabilidade genética na população avaliada para todos os caracteres, além da presença de epistasia (Z), exceto para o caráter acamamento e quebraamento de plantas (ACQ), intervalo entre florescimentos (IF) e *stay green* (SG), no grupo sem estresse (SE) e ACQ no grupo CE. A epistasia foi importante para maior número de caracteres no grupo CE do que no grupo SE, o que poderia sustentar a hipótese de que os efeitos epistáticos seriam mais importantes nos ambientes extremos (Jinks et al. 1973; Wolf and Hallauer 1997). No entanto, não foi detectada interação epistasia x ambientes dentro de grupos ($Z \times E/S$) para nenhum caráter, indicando que os efeitos epistáticos não diferiram entre os ambientes dentro de cada grupo. Considerando a estrutura de grupos de ambientes, só foi detectada presença de epistasia x grupos ($Z \times S$) para o caráter IF, indicando que para os demais caracteres a epistasia também não diferiu entre os grupos. Em plantas F_2 foram detectados efeitos epistáticos variando de $-3,03 \text{ t ha}^{-1}$ a $5,13 \text{ t ha}^{-1}$ para PG no grupo SE e de $-1,94 \text{ t ha}^{-1}$ a $2,87 \text{ t ha}^{-1}$ no grupo CE, além de grandes variações para os outros caracteres, indicando que esses efeitos são importantes para os caracteres quantitativos. Entretanto, não foram detectados coeficientes de correlações (r) de alta magnitude entre as médias e os efeitos epistáticos de plantas F_2 , possivelmente devido à característica bidirecional desses efeitos.

Apesar da presença da epistasia ser evidente para os caracteres quantitativos, sua inclusão nos modelos ainda é pouco observada devido à necessidade de grandes populações e delineamentos complexos como o *triple test cross* (TTC) (Kearsey and Jinks 1968), o qual exige a obtenção de três tipos de progênies (RC_1 , RC_2 e RC_3). Além disso, estudos de seleção genômica têm reportado que a inclusão de epistasia aumenta a complexidade dos modelos de predição, dificultando a modelagem, demandando maior tempo computacional e acarretando incrementos pequenos na acurácia de predição (Lorenzana and Bernardo 2009; Bernardo 2010), tendo-se optado muitas vezes pela não inclusão desses efeitos. Porém, a dificuldade de se estimar a epistasia não implica que a mesma esteja ausente ou represente pequena importância na herança dos caracteres quantitativos (Hallauer 2007). Desconsiderar os efeitos epistáticos quando estão presentes, pode resultar em interpretações viesadas de componentes de variâncias e parâmetros genéticos, como grau médio de dominância e coeficientes de herdabilidades, incorrendo em respostas observadas com a seleção diferentes das esperadas (Eta-Ndu and Openshaw 1999; Sofi et al. 2007).

No melhoramento de milho, existe um interesse crescente em relação à epistasia, devido ao seu envolvimento na base genética da depressão por endogamia e da heterose. Alguns estudos têm detectado que as interações epistáticas são importantes para a heterose (Melchinger et al. 2007; Tang et al. 2010; Melo et al. 2014). No

entanto, a presença da epistasia em linhagens elite de milho não deve afetar significativamente as estratégias dos programas de melhoramento de híbridos comerciais, devido à forma como esses programas são conduzidos, com a formação de grupos heteróticos e avanço da endogamia durante o processo de obtenção de linhagens dentro de cada grupo, simultaneamente com a avaliação dos híbridos entre diferentes grupos heteróticos, estratégia que tem sido eficiente em selecionar não apenas combinações gênicas favoráveis (Melchinger et al. 1988; Lamkey et al. 1995; Silva 2011), mas também interações epistáticas favoráveis, possibilitando a fixação desses efeitos epistáticos nas melhores linhagens, ou seja, naquelas com boa capacidade específica de combinação. Desse modo, a epistasia do tipo aditiva x aditiva (axa) se torna mais importante para os caracteres quantitativos à medida que as gerações de endogamia são avançadas. Bem como as epistasias aditiva x dominante e dominante x dominante (axd e dxd) são mais importantes nas combinações híbridas.

Além de serem afetados pela epistasia, os caracteres quantitativos também sofrem influência dos fatores ambientais, assim como suas variâncias. Em vista disso, alguns estudos têm relatado a detecção de interação epistasia x ambientes, a qual poderia dificultar o processo de seleção. Para minimizar os efeitos dessa interação, sugere-se que além de se avaliar grandes populações, que elas sejam avaliadas em diferentes anos, locais e condições ambientais. Essas avaliações são ainda mais importantes no melhoramento de milho, devido à realização de duas safras, sendo que a época de cultivo da segunda safra está sujeita a déficits hídricos e veranicos. Neste estudo, no entanto, não foram detectadas interações epistasia x grupos para a maioria dos caracteres, exceto para IF, sugerindo que as interações epistáticas não foram afetadas pelo estresse hídrico ou que não foi possível detectá-las apenas com dados fenotípicos, sugerindo-se que sejam feitos mais estudos para os caracteres analisados, aliando o delineamento TTC a estudos moleculares e de mapeamento de QTL.

Referências

- Aguiar AM (2003) Use of the design III with molecular markers for the genetic analysis of grain yield and its components in maize. Thesis, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Aguiar AM, Carlini-Garcia LA, Silva AR Da, et al (2003) Combining ability of inbred lines of maize and stability of their respective single-crosses. *Sci Agric* 60:83–89. doi: 10.1590/S0103-90162003000100013
- Almeida GD, Makumbi D, Magorokosho C, et al (2013) QTL mapping in three tropical maize populations reveals a set of constitutive and adaptive genomic regions for drought tolerance. *Theor Appl Genet* 126:583–600. doi: 10.1007/s00122-012-2003-7
- Andrade JA da C, Miranda Filho JB (2008) Quantitative Variation in the Tropical Maize Population , Esalq-Pb1. *Sci Agric* 65:174–182
- Andrade MT (2012) Genetic analysis of the stay green trait in maize using the design III. Dissertation, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Aragão TR de P (2012) Testcrosses by sowing dates interaction and implications for maize breeding. Dissertation, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Araus JL, Serret MD, Edmeades GO (2012) Phenotyping maize for adaptation to drought. *Front Physiol* 3 AUG:1–20. doi: 10.3389/fphys.2012.00305
- Austin DF, Lee M (1998) Detection of Quantitative Trait Loci for Grain Yield and Yield Components in Maize across Generations in Stress and Nonstress Environments. *Crop Sci* 38:1296–1308

- Azizi F, Rezai AM, Saeidi G (2006) Generation Mean Analysis to estimate genetic parameters for different traits in two crosses of corn inbred lines at three planting densities. *J Agric Sci Technol* 8:153–169
- Bekavac G, Purar B, Jocković Đ (2008) Relationships between line per se and testcross performance for agronomic traits in two broad-based populations of maize. *Euphytica* 162:363–369. doi: 10.1007/s10681-007-9527-y
- Bekavac G, Purar B, Stojaković M, et al (2007) Genetic analysis of stay-green trait in broad-based maize populations. *Cereal Res Commun* 35:31–41. doi: 10.1556/CRC.35.2007.1.5
- Belicuas PR (2009) Inheritance study of stay-green, yield and its components in maize using the design III and QTL mapping. Thesis, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Belicuas PR, Aguiar AM, Bento DAV, et al (2014) Inheritance of the stay-green trait in tropical maize. *Euphytica* 198:163–173. doi: 10.1007/s10681-014-1106-4
- Bento DAV (2006) Mapping QTLs for grain yield and its components in a tropical maize population. Thesis, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Bernardo R (2010) Breeding for Quantitative Traits in Plants. Stemma Press, Woodbury
- Beyene Y, Mugo S, Semagn K, et al (2013) Genetic distance among doubled haploid maize lines and their testcross performance under drought stress and non-stress conditions. *Euphytica* 192:379–392. doi: 10.1007/s10681-013-0867-5
- Beyene Y, Semagn K, Crossa J, et al (2016) Improving maize grain yield under drought stress and non-stress environments in sub-saharan africa using marker-assisted recurrent selection. *Crop Sci* 56:344–353. doi: 10.2135/cropsci2015.02.0135
- Blanc G, Charcosset A, Mangin B, et al (2006) Connected populations for detecting quantitative trait loci and testing for epistasis: An application in maize. *Theor Appl Genet* 113:206–224. doi: 10.1007/s00122-006-0287-1
- Blum A (1982) Evidence for genetic variability in drought resistance and its implications for plant breeding. In: Drought resistance in crops with emphasis on rice. International Rice Research Institute, Lo Banos, pp 53–68
- Bolaños J, Edmeades GO (1993) Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. II. Responses in reproductive behavior. *F Crop Res* 31:253–268. doi: 10.1016/0378-4290(93)90065-U
- Bolaños J, Edmeades GO (1996) The importance of the anthesis - silking interval in breeding for drought tolerance in tropical maize. *F Crop Res* 48:65–80
- Burdick RK, Graybill F. (1992) Confidence intervals on variance components. Marcel Dekker, New York
- Câmara TMM, Bento DAV, Alves GF, et al (2007) Genetic parameters of drought tolerance related traits in tropical maize. *Bragantia* 66:595–603. doi: 10.1590/S0006-87052007000400009
- Comstock RE, Robinson HF (1952) Estimation of average dominance of genes. In: Gowen JW (ed) Heterosis: a record of researches directed toward explaining and utilizing the vigor of hybrids. Iowa State College Press, Ames, pp 494–516
- DeLougherty RL, Crookston RK (1979) Harvest Index of Corn Affected by Population Density, Maturity Rating, and Environment. *Agron J* 71:577–580
- Díaz RJS (2011) Epistasis for yield and plant traits in maize. Thesis, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Dudley JW, Johnson GR (2009) Epistatic models improve prediction of performance in corn. *Crop Sci* 49:763–770. doi: 10.2135/cropsci2008.08.0491
- Edmeades GO (2013) Progress in Achieving and Delivering Drought Tolerance in Maize - An Update by. Ithaca, NY

- Eta-Ndu JT, Openshaw SJ (1999) Epistasis for Grain Yield in Two F₂ Populations of Maize. *Crop Sci* 39:346–352.
- Frascaroli E, Canè MA, Landi P, et al (2007) Classical genetic and quantitative trait loci analyses of heterosis in a maize hybrid between two elite inbred lines. *Genetics* 176:625–644. doi: 10.1534/genetics.106.064493
- Fritsche-Neto R, Vieira RA, Scapim CA, et al (2012) Updating the ranking of the coefficients of variation from maize experiments. *Acta Sci - Agron* 34:99–101. doi: 10.4025/actasciagron.v34i1.13115
- Gonzalo M, Holland JB, Vyn TJ, McIntyre LM (2010) Direct mapping of density response in a population of B73 x Mo17 recombinant inbred lines of maize (*Zea mays* L.). *Heredity* (Edinb) 104:583–599. doi: 10.1038/hdy.2009.140
- Hallauer AR (2007) History, contribution, and future of quantitative genetics in plant breeding: Lessons from maize. *Crop Sci*. doi: 10.2135/cropsci2007.04.0002IPBS
- Hallauer AR, Carena MJ, Miranda Filho JB (2010) *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Springer, New York
- Hartley HO (1950) The use of range in analysis of variance. *Biometrika* 37:271–280
- Hauck AL, Richard Johnson G, Mikel MA, et al (2014) Generation means analysis of elite ex-plant variety protection commercial inbreds: A new public maize genetics resource. *Crop Sci* 54:174–189. doi: 10.2135/cropsci2013.03.0172
- Hayashi T, Makino T, Sato N, Deguchi K (2015) Barrenness and Changes in Tassel Development and Flowering Habit of Hybrid Maize Associated with Low Air Temperatures. *Plant Prod Sci* 18:93–98. doi: 10.1626/pp.s.18.93
- Howard R, Carriquiry AL, Beavis WD (2014) Parametric and nonparametric statistical methods for genomic selection of traits with additive and epistatic genetic architectures. *G3* (Bethesda) 4:1027–1046. doi: 10.1534/g3.114.010298
- Jinks JL, Perkins JM, Pooni HS (1973) The incidence of epistasis in normal and extreme environments. *Heredity* (Edinb) 31:263–269
- Kearsey MJ, Jinks JL (1968) A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. *Heredity* (Edinb) 23:403–9. doi: 10.1038/hdy.1968.52
- Kearsey MJ, Pooni HS (1996) *The Genetical Analysis of Quantitative Traits*, 1a. Chapman & Hall, London
- Knapp SJ, Stroup WW, Ross WM (1985) Exact confidence intervals for heredity on a progeny mean basis. *Crop Sci* 25:192–194
- Lamkey KR, Schnicker BL, Melchinger AE (1995) Epistasis in an Elite Maize Hybrid and Choice of Generation for Inbred Line Development. *Crop Sci* 35:1272–1282
- Lorenzana RE, Bernardo R (2009) Accuracy of genotypic value predictions for marker-based selection in biparental plant populations. *Theor Appl Genet* 120:151–161. doi: 10.1007/s00122-009-1166-3
- Mackay TFC (2014) Epistasis and quantitative traits: using model organisms to study gene-gene interactions. *Nat Rev Genet* 15:22–33. doi: 10.1038/nrg3627
- Mather K (1949) *Biometrical Genetics: the study of continuous variation*. Dour Publications, London
- Melchinger AE, Schmidt W, Geiger HH (1988) Comparison of Testcrosses Produced from F₂ and First Backcross Populations in Maize. *Crop Sci* 28:743–749. doi: 10.2135/cropsci1988.0011183X002800050004x
- Melchinger AE, Utz HF, Piepho HP, et al (2007) The role of epistasis in the manifestation of heterosis: A systems-oriented approach. *Genetics* 177:1815–1825. doi: 10.1534/genetics.107.077537
- Melo WMC, Balestre M, Pinho RG V, Bueno Filho JSS (2014) Genetic control of the performance of maize hybrids using complex pedigrees and microsatellite markers. *Euphytica* 195:331–344. doi: 10.1007/s10681-013-0999-7

- Mendoza PJG (2011) Epistasis for grain yield and yield components in maize. Thesis, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Perkins JM, Jinks JL (1973) The assessment and specificity of environmental and genotype-environmental components of variability. *Heredity* (Edinb) 30:111–126
- Pimentel Gomes F (2009) Experimental statistics course, 15th edn. FEALQ, Piracicaba
- SAS Institute Inc (2008) Statistical analysis software: SAS 9.2
- Satterthwaite FE (1946) An approximate distribution of estimates of variance components. *Biometrics Bulletin* 2:110–114
- Searle SR, Casella G, McCulloch CE (2006) Variance components. John Wiley & Sons
- Shapiro SS, Wilk MB (1965) An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika* 52:591–611
- Silva AR, Souza Jr. CL De, Aguiar AM, Souza AP de (2004) Estimates of genetic variance and level of dominance in a tropical maize population. I. Grain yield and plant traits. *Maydica* 49:65–71
- Silva DVF e (2011) Epistasis in maize testcrosses. Thesis, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Singh SB, Gupta BB (2008) Triple Test Cross analysis to detect of epistasis for morpho-physiological traits related to drought tolerance and yield components in maize (*Zea mays* L.). *J Res* 7:202–209
- Sofi PA (2007) Genetic Analysis of tassel ear characters in maize using triple test cross. *Asian J Plant Sci* 6:881–883
- Sofi PA, Rather AG, Warsi MZK (2007) Implications of Epistasis in Maize Breeding. *Int J Plant Breed Genet* 1:1–11
- Sofi P, Rather AG, Venkatesh S (2006) Triple test cross analysis in maize (*Zea mays* L.). *Indian J Crop Sci* 1:191–193
- Steinhoff J, Liu W, Maurer HP, et al (2011) Multiple-line cross quantitative trait locus mapping in european elite maize. *Crop Sci* 51:2505–2516. doi: 10.2135/cropsci2011.03.0181
- Stubber CW, Edwards MD, Wendel JF (1987) Molecular-marker-facilitated investigations of quantitative trait loci in maize. II. Factors influencing yield and its component traits. *Crop Sci* 27:639–648. doi: 10.2135/cropsci1987.0011183X002700040006x
- Sughroue JR, Hallauer AR (1997) Analysis of the diallel mating design for maize inbred lines. *Crop Sci* 37:400–405.
- Tang J, Yan J, Ma X, Teng W (2010) Dissection of the genetic basis of heterosis in an elite maize hybrid by QTL mapping in an immortalized F₂ population. *Theor Appl Genet* 120:333–340. doi: 10.1007/s00122-009-1213-0
- Velásquez JCP, Souza Jr CL, Narro LA, et al (2008) Genetic effects for maize traits in acid and non-acid soils. *Genet Mol Biol* 97:89–97
- Veldboom LR, Lee M (1994) Molecular-marker-facilitated studies of morphological traits in maize. II: Determination of QTLs for grain yield and yield components. *Theor Appl Genet* 89:451–458. doi: 10.1007/BF00225380
- Veldboom LR, Lee M (1996a) Genetic Mapping of Quantitative Trait Loci in Maize in Stress and Nonstress Environments: I. Grain Yield and Yield Components. *Crop Sci* 36:1310–1319
- Veldboom LR, Lee M (1996b) Genetic Mapping of Quantitative Trait Loci in Maize in Stress and Nonstress Environments: II. Plant Height and Flowering. *Crop Sci* 36:1320–1327
- Vello NA, Vencovsky R (1974) Variâncias associadas às estimativas de variância genética e coeficiente de herdabilidade. In: Relatório científico de 1974. Escola Superior de Agricultura “Luiz De Queiroz”, Piracicaba, pp 238–248
- Wolf DP, Hallauer AR (1997) Triple Test Cross Analysis to Detect Epistasis in Maize. *Crop Sci* 37:763–770
- Wolf DP, Peternelli LA, Hallauer AR (2000) Estimates of Genetic Variance in an F₂ Maize Population. *J Hered* 91:384–391

- Wolf JB, Leamy LJ, Routman EJ, Cheverud JM (2005) Epistatic pleiotropy and the genetic architecture of covariation within early and late-developing skull trait complexes in mice. *Genetics* 171:683–694. doi: 10.1534/genetics.104.038885
- Ziyomo C, Bernardo R (2013) Drought tolerance in maize: Indirect selection through secondary traits versus genomewide selection. *Crop Sci* 53:1269–1275. doi: 10.2135/cropsci2012.11.0651

3. EPISTASIA E PARÂMETROS GENÉTICOS EM AMBIENTES COM E SEM ESTRESSE HÍDRICO EM MILHO: PRODUÇÃO DE GRÃOS E COMPONENTES

RESUMO

A importância das interações epistáticas é extensamente discutida na literatura e sabe-se que desconsiderar a epistasia quando ela está presente, pode ocasionar interpretações viesadas de estimativas de parâmetros genéticos importantes, os quais influenciam nas tomadas de decisões dos programas de melhoramento. Por outro lado, pouco se sabe sobre a interação dos efeitos epistáticos pelos ambientes. Diante disso, o objetivo neste estudo foi a análise genética da produção de grãos e componentes de produção em milho, incluindo estimativas de componentes de variância genética e presença de efeitos epistáticos, em ambientes com e sem estresse hídrico. Para isso foi utilizado o delineamento *triple test cross* (TTC), sendo cruzadas duas linhagens contrastantes (L08-05F e L38-05D), foi obtida a geração F_1 , que posteriormente foi autofecundada, bem como a geração F_2 , da qual 100 progênies $F_{2.3}$ foram retrocruzadas com os genitores e com a F_1 . Essas progênies foram avaliadas em oito ambientes, nos quais observou-se a ocorrência de estresse hídrico em quatro ambientes e, para aproveitar o estresse ocorrido, esses ambientes foram divididos em dois grupos, denominados sem estresse (SE) e com estresse (CE). Foram avaliados os caracteres produção de grãos (PG), número de fileiras (NF), número de grãos por fileira (NGF), peso de 300 grãos (P300), comprimento de grão (CG) e prolificidade (PRO). Realizaram-se análises de variâncias por ambientes, análises de variâncias conjuntas de ambientes e análises conjuntas de grupos. Nas análises conjuntas de ambientes foi detectada epistasia para todos os caracteres, exceto CG no grupo SE; e CG e PRO no grupo CE. Porém não foi detectada interação epistasia x ambiente para nenhum caráter nos dois grupos. Na análise conjunta de grupos foi detectada interação epistasia x grupos apenas para NF e PRO, mas não foi detectada epistasia x ambiente dentro de grupos. Os efeitos aditivos foram mais importantes que os de dominância para PG nos dois grupos e, em geral, os coeficientes de herdabilidade em nível de médias não diferiram entre os grupos. Foram detectados efeitos epistáticos em plantas F_2 para os caracteres PG, NGF e P300, porém não foram detectados coeficientes de correlação de altas magnitudes entre os efeitos epistáticos e as médias dos retrocruzamentos. A epistasia foi importante para muitos caracteres, porém, ao contrário do que é reportado na literatura, as interações epistáticas não interagiram com os ambientes.

Palavras-chave: Interação epistasia x ambientes; *Triple test cross*; *Zea mays* L.; Interações epistáticas; Prolificidade

ABSTRACT

The importance of epistatic interactions is extensively discussed in the literature and it is known that disregarding the epistasis when it is present may lead to incorrect interpretations of important parameter estimates that influence decision-making in breeding programs. On the other hand, little is known about the interaction of epistatic effects by environments. Therefore, the objective of this study was to do genetic analysis of grain yield and its components in maize, including estimates of genetic variance components and presence of epistatic effects in environments with and without water stress. For this, triple test cross (TTC) design was used, and two contrasting lines were crossed (L08-05F and L38-05D), F_1 generation was obtained and it was self-pollinated, as well as F_2 generation, from which 100 $F_{2.3}$ progenies were backcrossed to parents and to F_1 . These progenies were evaluated in eight environments, in which water deficit was observed in four. In order to take advantage of the stress occurred, these environments were divided into two groups, called without stress (WS) and with stress (SS). Traits that were analyzed: grain yield (GY), kernel rows (KR), kernels per row (KPR), 300-grain weight (300W), kernel depth (KD) and prolificacy (PRO). Analyses of variances of each environment, joint analyses of variances of environments and between groups were carried out. In joint analyses of environments, epistasis was detected for all traits except KD in WS group; and KD and PRO in SS group. However, no epistasis x environment interaction was detected

for any character in both groups. In a joint analysis of groups, epistasis x groups interaction were detected only for KR and PRO, but epistasis x environment within groups interaction was not detected. Additive variances estimates presented higher magnitudes than dominant variances estimates to GY in both groups and, in general, the heritability coefficients at half-sib mean level did not differ between groups. Epistatic effects were detected in F_2 plants for GY, KPR, and 300W traits, but high correlation coefficients between epistatic effects and means of backcrosses were not detected. Epistasis was important for many traits, but, contrary to what is reported in the literature, in this study epistatic interactions did not interact with environments.

Keywords: Epistasis x environments interaction; Triple test cross; *Zea mays* L.; Epistatic interactions; Prolificacy

3.1. Introdução

Na literatura, diversos trabalhos têm reportado que não só os efeitos aditivos e de dominância atuam no controle genético de caracteres importantes no milho, mas também as interações epistáticas. No entanto, a importância dessas interações ainda é discutida de forma recorrente. Schnicker (1992) apresenta uma extensa lista de trabalhos que estimaram a epistasia para caracteres em milho, sendo que, em geral, efeitos epistáticos desfavoráveis estariam presentes em materiais sob melhoramento e não endogâmicos, enquanto materiais elite já apresentariam as combinações epistáticas favoráveis fixadas e, portanto, nesses casos a epistasia teria menor importância.

Muitos outros trabalhos relatam pequena importância da epistasia para os caracteres quantitativos em milho, de modo que sua inclusão nos modelos aumentaria pouco o poder estatístico dos mesmos (Silva and Hallauer 1975; Wolf et al. 2000; Hinze and Lamkey 2003; Mihaljevic et al. 2005). Todavia, quando a epistasia é desconsiderada, as interpretações das estimativas de variância aditiva e de dominância, grau médio de dominância e coeficientes de herdabilidade podem estar viesadas e suas aplicações no melhoramento de milho podem incorrer em respostas à seleção diferentes das esperadas (Eta-Ndu and Openshaw 1999; Sofi et al. 2007).

Para se detectar a epistasia são usadas diferentes metodologias, dentre as quais o delineamento *triple test cross* (TTC) apresenta a vantagem de permitir a detecção precisa desse efeito e de estimativas de variância aditiva e de dominância (Kearsey and Jinks 1968). O TTC tem sido utilizado para investigar a herança de caracteres quantitativos no milho, como produção de grãos e componentes (Wolf and Hallauer 1997; Sofi et al. 2006; Singh and Gupta 2008; Mendoza 2011).

Ao se investigar a herança de caracteres quantitativos, é importante que se considere o efeito ambiental, pois esses caracteres são controlados por muitos locos, os quais se expressam de forma diferencial em ambientes e condições distintas. Além disso, esses locos interagem epistaticamente entre si, de modo que alguns trabalhos têm reportado que essas interações são mais pronunciadas em ambientes extremos (Jinks et al. 1973; Perkins and Jinks 1973; Wolf and Hallauer 1997).

Em uma condição de déficit hídrico, as médias e variâncias genéticas de caracteres como produção e número de grãos tendem a ser menores do que na ausência de restrição hídrica. Contrariamente, dada a variação ambiental de uma condição como essa, a variância fenotípica desses caracteres tende a ser maior do que em uma condição de disponibilidade hídrica adequada. Logo, é possível que o efeito ambiental interaja com a epistasia e alguns trabalhos têm reportado essa interação em milho (Moreno-Gonzalez and Dudley 1981; Wolf and Hallauer 1997; Ceballos et al. 1998; Khan and McNeilly 2005; Azizi et al. 2006). Em vista disso, o objetivo neste estudo foi a análise genética da produção de grãos e componentes de produção em milho, incluindo estimativas de componentes de variância genética e presença de efeitos epistáticos em ambientes com e sem estresse hídrico.

3.2. Material e métodos

3.2.1. Material genético

Neste estudo foram utilizadas as linhagens endogâmicas L08-05F e L38-05D, desenvolvidas pelo Programa de Melhoramento de Milho do Departamento de Genética da ESALQ/USP, as quais foram descritas no capítulo 2 e por Aguiar et al. (2003).

Essas linhagens endogâmicas foram cruzadas para obtenção da geração F_1 , a qual foi autofecundada, gerando a população F_2 . Uma amostra de 100 plantas F_2 foi autofecundada, dando origem a 100 progênies $F_{2.3}$. Essas progênies foram retrocruzadas para ambas as linhagens genitoras e para a geração F_1 , em campos isolados de despendoamento, segundo o delineamento *triple test cross* (TTC), proposto por Kearsey and Jinks (1968), conforme descrito no capítulo 2. A utilização de progênies $F_{2.3}$ foi um artifício para se obter sementes suficientes, dado que essas progênies possuem, em média, a mesma constituição gamética da planta F_2 que lhe deu origem. Antes do florescimento masculino, as progênies $F_{2.3}$ foram despendoadas manualmente. Espigas de cada progênie de retrocruzamento foram colhidas em conjunto, debulhadas, as sementes misturadas e as progênies identificadas. Dessa forma, produziram-se 100 progênies de retrocruzamento com cada genitor e com a geração F_1 , resultando em 300 progênies de retrocruzamentos.

3.2.2. Procedimento experimental

As 300 progênies de retrocruzamentos foram avaliadas em oito ambientes. Cada ambiente foi composto pela combinação entre ano agrícola, estação experimental e época de semeadura, os quais foram: anos agrícolas 2008/2009, 2009/2010; estações experimentais, Caterpillar (locais I e II) e Anhembi (locais I, II e III), da ESALQ/USP; e primeira e segunda épocas de semeadura. Durante a condução dos experimentos ocorreu estresse hídrico em quatro ambientes, que, apesar de não ter sido aferido, foi confirmado por uma queda na produção de grãos de 32,56%, entre os ambientes sem estresse e os ambientes afetados pelo estresse hídrico. Devido a isso, os ambientes foram divididos em dois grupos, denominados sem estresse (SE) e com estresse (CE), sendo o mesmo procedimento adotado por DeLougherty and Crookston (1979), Veldboom and Lee (1996a), Veldboom and Lee (1996b), Wolf and Hallauer (1997) e Austin and Lee (1998) (Tabela 1 do capítulo 2). O preparo do solo e demais tratamentos culturais foram realizados da mesma forma em todos os ambientes. Foi utilizado o delineamento experimental alfa-látice 15 x 20, fatorial, com dois fatores (progênies referentes às plantas F_2 e gerações de retrocruzamento), tendo sido feitas duas repetições por ambiente. As parcelas foram iguais às descritas no capítulo 2.

Foram coletados dados dos caracteres: estande (E), obtido por meio da contagem do número total de plantas em cada parcela na época da colheita; número de espigas (NE), que foi o número total de espigas, considerando-se aquelas de tamanho igual ou superior à média da parcela, sendo que as espigas mal formadas e/ou pequenas foram agrupadas para equivaler a uma espiga de tamanho médio; número de fileiras da espiga (NF), número de grãos por fileira (NGF), obtido de uma única fileira, diâmetro de espiga (DE) e diâmetro de sabugo (DS), que foram obtidos da média de cinco espigas representativas da parcela; umidade de grãos (U) em %, mensurada em amostras retiradas de cada parcela, utilizando um medidor eletrônico de umidade; produção de grãos (PG), em gramas, obtida do peso total de grãos da parcela; peso de 300 grãos (P300), que foi o peso, em gramas, obtido utilizando-se uma balança de precisão.

Para as análises foram utilizados os caracteres: PG ($t\ ha^{-1}$), ajustado para 15% de umidade dos grãos e ajustado para o estande médio, NF, NGF, P300, comprimento de grãos ($CG=(DE-DS)/2$), e prolificidade ($PRO=NE/E$), ajustado para o estande médio.

3.2.3. Análises de variâncias

Foram realizadas análises genético-estatísticas de acordo com o modelo do delineamento genético *triple test cross* (TTC). A distribuição dos dados foi testada para normalidade dos resíduos utilizando o teste de Shapiro-Wilk (Shapiro and Wilk 1965) e foi verificada a homogeneidade das variâncias dos erros utilizando o teste de Hartley (Hartley 1950). O módulo PROC GLM do programa estatístico SAS (SAS Institute Inc 2008) foi utilizado para as análises.

Para cada caráter foram realizadas análises de variâncias por ambiente, conforme o modelo matemático da eq. (1) apresentada no capítulo 2. A partir das médias ajustadas e dos quadrados médios dos erros efetivos das análises de variâncias de cada ambiente, foram realizadas análises de variâncias para os grupos SE e CE, segundo o modelo matemático da eq. (2), apresentada no capítulo 2. Foram também realizadas análises de variâncias conjuntas de grupos, utilizando as médias ajustadas e os erros efetivos de todos os ambientes, conforme o modelo matemático da eq. (3), apresentada no capítulo 2.

Os esquemas das análises de variâncias para cada ambiente, das análises conjuntas de ambientes e das análises conjuntas de grupos, referentes aos modelos matemáticos descritos, encontram-se nos Anexos A, B e C.

3.2.3.1. Detecção dos efeitos epistáticos nas análises de variâncias

Através da decomposição das fontes de variação gerações de retrocruzamento (G_{RC}) e suas interações com progênes (PxG_{RC}), das análises de variâncias conjuntas dos grupos SE e CE e conjuntas de grupos, foi testada a presença da epistasia. A soma de quadrados de G_{RC} foi decomposta em dois contrastes ortogonais, sendo eles denominados C_1 e C_2 , em que $C_1=G_{RC1}-G_{RC2}$ e $C_2=G_{RC1}+G_{RC2}-2G_{RC3}$. O contraste C_1 permite testar as diferenças entre as médias das gerações de retrocruzamento com ambas as linhagens genitoras da população estudada e o contraste C_2 permite testar o efeito da epistasia do tipo aditiva x aditiva. A fonte de variação PxG_{RC} também foi decomposta em dois contrastes ortogonais (PxC_1 e PxC_2), sendo que o primeiro permite testar a variação dos efeitos de dominância e o segundo a variação dos efeitos epistáticos não aditivos (aditivo x dominante e/ou dominante x dominante).

Para se obter os quadrados médios da epistasia total (Z), foram somadas as somas de quadrados (SQ) das fontes de variação C_2 e PxC_2 , dividindo essa soma pelo somatório dos seus respectivos graus de liberdade, ou seja, $QM_Z=(SQ_{C2}+SQ_{PxC2})/(GL_{C2}+GL_{PxC2})$. De forma semelhante, foram calculados os quadrados médios das suas interações com ambientes, $QM_{ZxE}=(SQ_{C2xE}+SQ_{PxC2xE})/(GL_{C2xE}+GL_{PxC2xE})$, interações com grupos de ambientes $QM_{ZxS}=(SQ_{C2xS}+SQ_{PxC2xS})/(GL_{C2xS}+GL_{PxC2xS})$ e ambientes dentro de grupos, $QM_{ZxE/S}=(SQ_{C2xE/S}+SQ_{PxC2xE/S})/(GL_{C2xE/S}+GL_{PxC2xE/S})$ (Kearsey and Pooni 1996). As significâncias dos efeitos epistáticos e suas interações foram realizadas pelos testes F (ANEXOS A, B e C).

3.2.4. Estimativas dos efeitos epistáticos em plantas F₂

Quando detectada a presença da epistasia pelas análises conjuntas dos grupos de ambientes para um determinado caráter, os efeitos epistáticos (Z_i) foram estimados para a i -ésima planta F₂, dentro de cada grupo, utilizando o contraste sugerido por Kearsey and Jinks (1968) e Eta-Ndu and Openshaw (1999), apresentado no capítulo 2 (eq. 4).

Para testar a significância da epistasia em nível de plantas F₂, dentro de cada grupo de ambientes, foi utilizado o teste t , segundo Eta-Ndu and Openshaw (1999), com probabilidade de 0,05 e 0,01, conforme apresentado no capítulo 2 (eq. 5). Foi verificado o sinal desses efeitos (se positivos ou negativos), a coincidência de plantas F₂ com Z_i significativo para dois ou mais caracteres dentro de um mesmo grupo e para um mesmo caráter nos dois grupos. Foram também estimados os coeficientes de correlação de Pearson entre Z_i e as médias gerais das progênies nas três gerações de retrocruzamento e das progênies em cada retrocruzamento com as linhagens genitoras (G_{RC1} e G_{RC2}), utilizando o PROC CORR do programa estatístico SAS (SAS Institute Inc 2008). Os retrocruzamentos com a geração F₁ não foram considerados, pelo fato dessa população de retrocruzamento não ser normalmente utilizada pelos programas de melhoramento para o desenvolvimento de cultivares.

3.2.5. Estimativas de componentes de variância e parâmetros genéticos

A partir das esperanças matemáticas dos quadrados médios das análises de variâncias conjuntas dos grupos SE e CE e análises de variâncias conjuntas de grupos (ANEXOS A, B e C), foram estimados os componentes de variância para cada caráter, seguindo a metodologia proposta por Searle et al. (2006), as quais foram apresentadas no capítulo 2 (eq. 6 a 13).

As estimativas da variância aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$), da variância de dominância ($\hat{\sigma}_D^2$) e suas interações com os ambientes e com ambientes dentro de grupos ($\hat{\sigma}_{AE}^2$, $\hat{\sigma}_{DE}^2$, $\hat{\sigma}_{AE(s)}^2$ e $\hat{\sigma}_{DE(s)}^2$, respectivamente), foram obtidas segundo Comstock and Robinson (1952) e Hallauer et al. (2010), tendo sido apresentadas no capítulo 2 (eq. 14 a 21). Foram estimadas as variâncias epistáticas totais ($\hat{\sigma}_Z^2$), suas interações com ambientes ($\hat{\sigma}_{ZE}^2$), com grupos ($\hat{\sigma}_{ZS}^2$) e com ambientes dentro de grupo ($\hat{\sigma}_{ZE(s)}^2$), conforme eq. (22 a 26), apresentadas no capítulo 2. Os intervalos de confiança para esses componentes foram estimados com 95% de probabilidade, segundo os procedimentos apresentados por Burdick and Graybill (1992), (eq. 27).

Os coeficientes de herdabilidade em nível de médias de progênies de meios irmãos ($\hat{h}_X^2$) e em nível de parcelas, no sentido amplo ($\hat{h}_a^2$) e restrito ($\hat{h}_r^2$) foram estimados conforme eq. (28 a 34), definidas no capítulo 2. Os intervalos de confiança para as estimativas dos coeficientes de herdabilidade em nível de médias de meios irmãos foram estimados segundo os procedimentos apresentados por Knapp et al. (1985) (eq. 35 e 36, capítulo 2); já os intervalos de confiança para os coeficientes de herdabilidade em nível de parcelas, foram baseados nos desvios padrão destes coeficientes. Apesar de não ser o mais adequado, esses desvios padrão foram utilizados devido ao grande número de fontes de variação envolvidas nos cálculos das estimativas desses coeficientes (eq. 37 e 38, capítulo 2). Os intervalos de confiança encontram-se em detalhes no capítulo 2 e Anexo E.

O grau médio de dominância ($\hat{d}$) foi estimado pela eq. (39) e seu intervalo de confiança foi estimado seguindo os procedimentos apresentados por Burdick and Graybill (1992), com 95% de probabilidade, pelas eq. (40 e 41), apresentadas no capítulo 2. Estimativas de $\hat{d}$ sugerem controle genético principalmente por efeitos aditivos

nos casos em que $0,00 \leq \hat{d} \leq 0,20$, dominância parcial se $0,21 \leq \hat{d} \leq 0,80$, dominância completa se $0,81 \leq \hat{d} \leq 1,20$ e sobredominância se $\hat{d} > 1,20$ (Stuber et al. 1987).

3.3. Resultados e discussão

3.3.1. Médias e precisão experimental

A média geral de PG considerando os dois grupos de ambientes foi 6,17 t ha⁻¹, variando de 4,56 a 9,19 t ha⁻¹, o que indica que existe variabilidade genética disponível para se explorar a tolerância ao estresse hídrico. Para a maioria dos demais caracteres, as médias foram semelhantes às detectadas por Mendoza (2011), que avaliou esta mesma população, porém em mais ambientes e sem dividi-los em grupos (Tabela 14).

Foram detectadas diferenças significativas entre as médias dos dois grupos de ambientes, sem estresse (SE) e com estresse (CE), para produção de grãos (PG) e todos os componentes de produção. No grupo SE, a média da PG foi 7,37 t ha⁻¹, variando de 5,44 t ha⁻¹ a 10,45 t ha⁻¹. Por outro lado, no grupo CE a média desse caráter foi 4,97 t ha⁻¹, variando de 3,22 t ha⁻¹ a 7,93 t ha⁻¹, resultando em uma redução de 2,40 t ha⁻¹ para PG, ou seja, 32,56%, a qual se deve, possivelmente à sensibilidade das progênes ao déficit hídrico. As médias de todos os componentes de produção sofreram reduções no grupo CE, sendo que para NF essa redução foi de 1,88%; para NGF foi de 6,83%; P300 sofreu uma redução média de 15,75%; CG de 8,49%; e PRO de 14,74%. Esses resultados indicam o efeito pronunciado do estresse hídrico sobre a maioria dos caracteres. O retrocruzamento com a linhagem L08-05F (G_{RC1}) apresentou os maiores valores de PG e NF nos dois grupos de ambientes, bem como de NGF, P300 e PRO no grupo CE, indicando que essa linhagem foi mais tolerante ao déficit hídrico que a L38-05D e que a F₁ (Tabelas 15 e 16).

Os intervalos de confiança das médias destes caracteres foram estreitos, indicando a boa qualidade dos dados. Os coeficientes de variação (CV%) do grupo SE foram menores que os do grupo CE e, em sua maioria, apresentaram baixas magnitudes, sendo similares aos reportados na literatura, o que indica a boa precisão experimental na condução dos experimentos (Câmara et al. 2007; Hallauer et al. 2010; Mendoza 2011; Fritsche-Neto et al. 2012) (Tabelas 14, 15 e 16).

Tabela 14. Quadrados médios e respectivas significâncias das análises de variâncias conjuntas de grupos de ambientes; coeficientes de variação (CV%) e médias para produção de grãos e componentes

(continua)

FV	GL	Quadrados médios (QM)					
		PG	NF ^(a)	NGF	P300	CG ^(b)	PRO ^(b)
Grupos (S)	1	6.909,36 *	908,69 *	7.671,18 *	200.975,23 *	10.066,07 ns	21.917,28 ns
Ambientes/S (E/S)	6	523,14 **	85,71 **	724,92 **	24.992,56 **	2.793,14 **	4.976,65 **
Progenies (P)	99	42,76 **	162,51 **	134,09 **	1.174,32 **	43,99 **	162,23 **
P x S	99	2,73 ns	7,53 ns	10,80 ns	113,41 ns	8,39 ns	37,62 **
P x E/S	594	2,80 **	8,45 **	10,43 **	108,50 **	8,19 **	26,34 **
Gerações de RC (G _{RC})	2	60,30 ns	795,47 **	215,48 **	171,76 ns	19,45 ns	51,02 ns
G _{RC1} vs G _{RC2} (C ₁)	1	113,44 ns	1.589,23 **	424,59 *	335,46 ns	6,74 ns	42,60 ns
G _{RC1} + G _{RC2} vs 2 G _{RC3} (C ₂)	1	7,15 ns	1,70 ns	6,36 ns	8,06 ns	32,16 ns	59,44 ns
G _{RC} x S	2	5,79 ns	9,21 ns	55,63 *	219,64 ns	19,72 ns	242,70 ns
C ₁ x S	1	8,82 ns	11,72 ns	97,79 ns	399,78 ns	38,50 ns	361,01 ns
C ₂ x S	1	2,77 ns	6,70 ns	13,47 ns	39,50 ns	0,94 ns	124,39 *
G _{RC} x E/S	12	7,31 **	5,10 ns	13,77 **	276,19 **	17,68 **	80,91 **
C ₁ x E/S	6	13,54 **	7,22 ns	19,28 **	486,93 **	27,43 **	144,39 **
C ₂ x E/S	6	1,07 ns	2,97 ns	8,25 ns	65,45 ns	7,93 ns	17,44 ns
P x G _{RC}	198	13,38 **	10,96 **	30,98 **	179,74 **	16,18 **	60,88 **
P x C ₁	99	23,59 **	13,64 **	49,80 **	239,65 **	26,77 **	104,41 **
P x C ₂	99	3,17 **	8,28 **	12,15 **	119,83 **	5,60 **	17,34 ns
P x G _{RC} x S	198	1,37 **	5,45 *	5,34 ns	50,46 ns	3,73 ns	16,61 ns
P x C ₁ x S	99	1,73 **	4,20 ns	6,27 *	49,49 ns	3,79 ns	16,59 ns
P x C ₂ x S	99	1,03 ns	6,39 *	4,41 ns	51,40 ns	3,64 ns	17,05 ns
P x G _{RC} x E/S	1.188	1,04 ns	4,43 ns	5,02 ns	45,74 ns	3,74 ns	14,34 ns
P x C ₁ x E/S	594	1,18 ns	4,05 ns	4,92 ns	46,41 ns	3,58 ns	14,56 ns
P x C ₂ x E/S	594	0,90 ns	4,81 ns	5,11 ns	45,08 ns	3,89 ns	14,12 ns
Epistasia total (Z)	100	3,21 **	8,21 **	12,10 **	118,71 **	5,86 **	17,76 ns
Z x S	100	1,05 ns	6,39 *	4,51 ns	51,28 ns	3,62 ns	18,12 *
Z x E/S	600	0,91 ns	4,79 ns	5,14 ns	45,28 ns	3,93 ns	14,15 ns
Erro Efetivo Médio	2.088	1,16	4,36	5,43	48,94	3,84	15,16
CV%		17,43	4,64	6,52	9,25	6,09	13,96
Média geral		6,17	14,22	35,76	75,67	1,02	0,88
Intervalo de variação		(4,56;9,19)	(12,75;15,83)	(32,48;39,68)	(62,99;91,25)	(0,94;1,11)	(0,75;1,08)
Intervalo de confiança ^(c)		(6,12;6,21)	(14,19;14,24)	(35,67;35,86)	(75,39;75,95)	(1,01;1,02)	(0,88;0,89)
Média G _{RC1}		6,38	14,43	36,10	76,02	1,01	0,88
Média G _{RC2}		6,01	13,99	35,37	75,37	1,02	0,88
Média G _{RC3}		6,11	14,22	35,82	75,61	1,02	0,89
Média grupo SE		7,37	14,35	37,03	82,14	1,06	0,95
Média grupo CE		4,97	14,08	34,50	69,20	0,97	0,81

ns, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. PG: produção de grãos (t ha⁻¹), NF: número de fileiras (fileiras espiga⁻¹), NGF: número de grãos por fileira (grãos fileira⁻¹), P300: peso de 300 grãos (g parcela⁻¹), CG: comprimento de grão (cm), PRO: prolificidade (espiga pl⁻¹). ^(a,b)QM e médias multiplicados por 10¹ e 10³, respectivamente. ^(c)IC=Intervalo de confiança, a 95% de probabilidade.

^(d)SE=sem estresse, CE=com estresse

Tabela 15. Quadrados médios e respectivas significâncias das análises de variâncias do grupo sem estresse (SE); coeficientes de variação (CV%) e médias para produção de grãos e componentes

FV	GL	Quadrados médios (QM)					
		PG	NF ^(a)	NGF	P300	CG ^(b)	PRO ^(b)
Ambientes (E)	3	43,63 **	105,54 **	340,71 **	9.466,82 **	3.663,18 **	4.469,24 **
Progenies (P)	99	26,55 **	84,96 **	68,32 **	600,97 **	22,80 **	104,48 **
P x E	297	3,41 **	8,02 **	9,13 **	99,31 **	7,69 **	27,46 **
Gerações de RC (G _{RC})	2	15,01 ^{ns}	472,27 **	38,30 ^{ns}	21,51 ^{ns}	30,39 ^{ns}	251,86 ^{ns}
G _{RC1} vs G _{RC2} (C ₁)	1	29,50 ^{ns}	936,96 **	57,42 ^{ns}	1,41 ^{ns}	38,72 ^{ns}	325,81 ^{ns}
G _{RC1} + G _{RC2} vs 2 G _{RC3} (C ₂)	1	0,51 ^{ns}	7,58 ^{ns}	19,18 ^{ns}	41,62 ^{ns}	22,05 ^{ns}	177,90 *
G _{RC} x E	6	9,75 **	4,93 ^{ns}	24,86 **	368,67 **	9,80 **	82,68 **
C ₁ x E	3	18,10 **	7,92 ^{ns}	36,40 **	731,75 **	11,39 *	150,20 **
C ₂ x E	3	1,40 ^{ns}	1,93 ^{ns}	13,32 *	5,59 ^{ns}	8,21 ^{ns}	15,16 ^{ns}
P x G _{RC}	198	9,93 **	7,59 **	18,42 **	117,28 **	9,93 **	46,28 **
P x C ₁	99	17,05 **	8,14 **	29,18 **	156,91 **	15,54 **	72,86 **
P x C ₂	99	2,80 **	7,04 **	7,66 **	77,64 **	4,32 ^{ns}	19,70 *
P x G _{RC} x E	594	1,32 ^{ns}	4,41 ^{ns}	4,32 ^{ns}	43,46 ^{ns}	3,46 ^{ns}	15,98 ^{ns}
P x C ₁ x E	297	1,56 *	4,04 ^{ns}	4,26 ^{ns}	37,37 ^{ns}	3,19 ^{ns}	16,91 ^{ns}
P x C ₂ x E	297	1,08 ^{ns}	4,77 ^{ns}	4,38 ^{ns}	49,54 ^{ns}	3,74 ^{ns}	15,06 ^{ns}
Epistasia total (Z)	100	2,78 **	7,05 **	7,77 **	77,28 **	4,50 ^{ns}	21,28 *
Z x E	300	1,08 ^{ns}	4,75 ^{ns}	4,47 ^{ns}	49,10 ^{ns}	3,78 ^{ns}	15,06 ^{ns}
Erro Efetivo Médio	1.044	1,30	4,23	4,50	50,52	3,46	15,89
CV%		15,47	4,53	5,73	8,65	5,53	13,28
Média geral		7,37	14,35	37,03	82,14	1,06	0,95
Intervalo de variação		(5,44;10,45)	(12,87;16,07)	(33,48;41,55)	(70,87;95,1)	(0,98;1,13)	(0,78;1,15)
Intervalo de confiança ^(c)		(7,32;7,41)	(14,33;14,38)	(36,94;37,11)	(81,85;82,42)	(1,06;1,07)	(0,94;0,95)
Média G _{RC1}		7,51	14,58	37,15	82,20	1,06	0,93
Média G _{RC2}		7,24	14,10	36,78	82,26	1,07	0,96
Média G _{RC3}		7,35	14,38	37,15	81,95	1,07	0,96

^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. PG: produção de grãos (t ha⁻¹), NF: número de fileiras (fileiras espiga⁻¹), NGF: número de grãos por fileira (grãos fileira⁻¹), P300: peso de 300 grãos (g parcela⁻¹), CG: comprimento de grão (cm), PRO: prolificidade (espiga pl⁻¹). ^(a,b)QM e médias multiplicados por 10¹ e 10³, respectivamente.

^(c)IC=Intervalo de confiança, a 95% de probabilidade

Tabela 16. Quadrados médios e respectivas significâncias das análises de variâncias do grupo com estresse (CE); coeficientes de variação (CV%) e médias para produção de grãos e componentes

FV	GL	Quadrados médios (QM)					
		PG	NF ^(a)	NGF	P300	CG ^(b)	PRO ^(b)
Ambientes (E)	3	1.002,65 **	65,88 **	1.109,13 **	40.518,29 **	1.923,09 **	5.484,07 **
Progênies (P)	99	18,93 **	85,08 **	76,57 **	686,77 **	29,58 **	95,37 **
P x E	297	2,20 **	8,89 **	11,73 **	117,69 **	8,69 **	25,22 **
Gerações de RC (G _{RC})	2	51,08 *	332,41 **	232,81 **	369,88 ^{ns}	8,78 ^{ns}	41,86 ^{ns}
G _{RC1} vs G _{RC2} (C ₁)	1	92,76 *	663,99 **	464,95 **	733,83 ^{ns}	6,51 ^{ns}	77,80 ^{ns}
G _{RC1} + G _{RC2} vs 2 G _{RC3} (C ₂)	1	9,41 *	0,82 ^{ns}	0,66 ^{ns}	5,94 ^{ns}	11,05 ^{ns}	5,93 ^{ns}
G _{RC} x E	6	4,86 **	5,27 ^{ns}	2,68 ^{ns}	183,70 **	25,55 **	79,14 **
C ₁ x E	3	8,98 **	6,53 ^{ns}	2,17 ^{ns}	242,10 **	43,46 **	138,57 **
C ₂ x E	3	0,74 ^{ns}	4,01 ^{ns}	3,18 ^{ns}	125,30 *	7,64 ^{ns}	19,71 ^{ns}
P x G _{RC}	198	4,83 **	8,82 **	17,90 **	112,93 **	9,98 **	31,20 **
P x C ₁	99	8,27 **	9,69 **	26,88 **	132,23 **	15,02 **	47,99 **
P x C ₂	99	1,39 **	7,96 **	8,92 **	93,62 **	4,94 ^{ns}	14,41 ^{ns}
P x G _{RC} x E	594	0,76 ^{ns}	4,45 ^{ns}	5,72 ^{ns}	48,03 ^{ns}	4,01 ^{ns}	12,70 ^{ns}
P x C ₁ x E	297	0,80 ^{ns}	4,05 ^{ns}	5,58 ^{ns}	55,14 *	3,98 ^{ns}	12,26 ^{ns}
P x C ₂ x E	297	0,72 ^{ns}	4,85 ^{ns}	5,85 ^{ns}	40,93 ^{ns}	4,04 ^{ns}	13,13 ^{ns}
Epistasia total (Z)	100	1,47 **	7,89 **	8,84 **	92,74 **	5,00 ^{ns}	14,32 ^{ns}
Z x E	300	0,73 ^{ns}	4,85 ^{ns}	5,82 ^{ns}	41,77 ^{ns}	4,08 ^{ns}	13,20 ^{ns}
Erro Efetivo Médio	1.044	1,01	4,49	6,36	47,36	4,22	14,43
CV%		20,24	4,76	7,31	9,95	6,69	14,75
Média geral		4,97	14,08	34,50	69,20	0,97	0,81
Intervalo de variação		(3,22;7,93)	(12,46;15,59)	(30,27;38,84)	(54,63;89,75)	(0,87;1,09)	(0,66;1,01)
Intervalo de confiança ^(c)		(4,93;5,01)	(14,05;14,10)	(34,40;34,60)	(68,92;69,47)	(0,97;0,98)	(0,81;0,82)
Média G _{RC1}		5,25	14,29	35,05	69,84	0,97	0,82
Média G _{RC2}		4,77	13,88	33,97	68,48	0,97	0,81
Média G _{RC3}		4,88	14,07	34,48	69,27	0,97	0,81

^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. PG: produção de grãos (t ha⁻¹), NF: número de fileiras (fileiras espiga⁻¹), NGF: número de grãos por fileira (grãos fileira⁻¹), P300: peso de 300 grãos (g parcela⁻¹), CG: comprimento de grão (cm), PRO: prolificidade (espiga pl⁻¹). ^(a,b)QM e médias multiplicados por 10¹ e 10³, respectivamente.

^(c)IC=Intervalo de confiança, a 95% de probabilidade

Muitos trabalhos relatam reduções na produção de grãos sob condições de estresse superiores às deste estudo, variando de aproximadamente 40,00% a mais de 80,00% (Bolaños and Edmeades 1996; Wolf and Hallauer 1997; Almeida et al. 2013; Ziyomo and Bernardo 2013; Beyene et al. 2016). Entre as principais causas dessas reduções está a ocorrência de estresses hídricos na fase do florescimento (Bolaños and Edmeades 1993; Araus et al. 2012; Beyene et al. 2016). Bolaños and Edmeades (1996) avaliaram ambientes com boa disponibilidade hídrica e sob estresse severo, detectando reduções da PG e de componentes de produção ainda mais acentuadas que neste estudo (reduções de 85,94% na PG, 38,83% no peso de grãos e 51,58% na PRO). No trabalho de Wolf and Hallauer (1997) também podem ser detectadas reduções entre os ambientes mais produtivos e os menos produtivos de 43,20% para PG, 27,32% para CG e 7,84% para PRO. Em vista disso, as médias detectadas neste estudo estão dentro do padrão encontrado na literatura (Wolf and Hallauer 1997; Aguiar 2003; Bento 2006) e são bem próximas às médias detectadas por Mendoza (2011).

3.3.2. Análises de variâncias

Nas análises de variâncias individuais foram detectadas diferenças significativas ($p \leq 0,05$ ou $p \leq 0,01$) para progênies (P) para todos os caracteres e em todos os ambientes, indicando a presença de variabilidade entre as progênies. Para gerações de retrocruzamento (G_{RC}), em todos os ambientes foram detectadas diferenças significativas para o caráter NF, na maioria dos ambientes para PG e NGF; e na metade dos ambientes para P300. A fonte de variação $P \times G_{RC}$, por sua vez, apresentou diferenças significativas para todos os caracteres em todos os ambientes ou na grande maioria deles (ANEXO H e ANEXOS Q a U).

Nas análises de variâncias conjuntas dos ambientes do grupo SE, foram detectadas diferenças significativas para todos os caracteres para as fontes de variação ambientes (E), P e $P \times E$, indicando, respectivamente, a presença de variação entre os ambientes de avaliação, bem como entre as progênies e que as progênies apresentaram performances diferenciais nos diferentes ambientes. Para as fontes de variação G_{RC} e C_1 ($G_{RC1} - G_{RC2}$) foram detectadas diferenças significativas apenas para NF, indicando que, em geral, não houve variabilidade entre as gerações de retrocruzamento, assim como não foram detectadas diferenças entre os retrocruzamentos com as diferentes linhagens genitoras. As interações entre $G_{RC} \times E$ e $C_1 \times E$ apresentaram significâncias para todos os caracteres, exceto para NF, de modo que, em geral, as gerações de retrocruzamento variaram conforme os ambientes, bem como as diferenças entre os retrocruzamentos com as linhagens genitoras também variaram conforme os ambientes. As fontes $P \times G_{RC}$ e $P \times C_1$ foram significativas para todos os caracteres, indicando, que as progênies apresentaram performances diferenciais conforme a geração de retrocruzamento e conforme as diferenças entre os retrocruzamentos com as linhagens genitoras. As interações triplas $P \times G_{RC} \times E$ e $P \times C_1 \times E$ não foram significativas para nenhum caráter, indicando que a interação $P \times G_{RC}$ foi consistente nos ambientes de avaliação, bem como $P \times C_1$ também o foi, exceto para PG (Tabela 15).

As fontes de variação que apresentaram o mesmo comportamento nos dois grupos de ambientes não serão apresentadas novamente. Dentre as demais, no grupo CE a fonte G_{RC} apresentou diferenças significativas apenas para os caracteres PG, NF e NGF, indicando que houve variabilidade entre as gerações de retrocruzamento para esses caracteres. O mesmo ocorreu para a fonte de variação C_1 , indicando que houve diferenças entre os retrocruzamentos com as linhagens genitoras. Para as fontes $G_{RC} \times E$ e $C_1 \times E$, foram identificadas significâncias para a maioria dos caracteres, exceto para NF e NGF, indicando que, em geral, as gerações de retrocruzamento variaram

nos diferentes ambientes, bem como as diferenças entre os retrocruzamentos com as linhagens genitoras. A fonte PxC_1xE foi significativa apenas para P300 (Tabela 16).

Nas análises de variâncias conjuntas de grupos serão apresentadas apenas as fontes de variação que envolveram grupos (S) e ambientes dentro de grupos (E/S), pois as demais fontes, em geral apresentaram o comportamento médio dos grupos SE e CE. Diante disso, foram detectadas diferenças significativas entre grupos (S) para todos os caracteres, exceto CG e PRO. A fonte de variação PxS foi significativa apenas para PRO, indicando que, em geral, as performances das progênies foram consistentes nos dois grupos de ambientes; por outro lado a fonte PxE/S foi significativa para todos os caracteres, indicando que as progênies apresentaram performances diferenciais nos ambientes dentro de cada grupo. De modo semelhante, a fonte $G_{RC}XS$ apresentou significância apenas para NGF, indicando que as gerações de retrocruzamento, em geral, foram consistentes nos dois grupos; enquanto para C_1XS não foi detectada significância para nenhum caráter, indicando que não houve diferenças entre os retrocruzamentos com as linhagens genitoras apresentaram performances diferenciais nos dois grupos. As fontes de variação $G_{RC}XE/S$ e C_1XE/S apresentaram significância para todos os caracteres, exceto NF, o que indica que as performances das gerações de retrocruzamento e as diferenças entre os retrocruzamentos com as linhagens genitoras diferiram nos ambientes dentro de grupos. A fonte $PxG_{RC}XS$ foi significativa somente para PG e NF, indicando que para os demais caracteres a performance da interação PxG_{RC} se manteve nos dois grupos. De forma semelhante, PxC_1XS foi significativa apenas para PG e NGF, indicando que para os demais caracteres a interação PxC_1 foi consistente nos dois grupos. As fontes $PxG_{RC}XE/S$ e PxC_1XE/S não foram significativas para nenhum caráter, indicando que as interações PxG_{RC} e PxC_1 foram consistentes nos ambientes dentro de cada grupo (Tabela 14).

Foram testadas as pressuposições dos modelos matemáticos antes de se proceder as análises de variâncias conjuntas, sendo que a distribuição dos resíduos se ajustou a uma distribuição normal e foi detectada homogeneidade das variâncias residuais. De acordo com Pimentel Gomes (2009) se o quociente entre o maior e o menor quadrado médio dos erros efetivos das análises de variâncias individuais for menor que sete, a análise conjunta pode ser realizada sem grandes problemas, tendo sido detectados valores inferiores para todos os caracteres.

3.3.3. Estimativas de componentes de variâncias e parâmetros genéticos

3.3.3.1. Componentes de variâncias

Nas análises conjuntas de grupos, as estimativas da variância aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$) e da variância de dominância ($\hat{\sigma}_D^2$) diferiram significativamente de zero ($p \geq 0,05$) para todos os caracteres. Bem como as estimativas da variância aditiva x ambiente dentro de grupo ($\hat{\sigma}_{AE(S)}^2$). Por outro lado, as estimativas da variância de dominância x ambiente dentro de grupo ($\hat{\sigma}_{DE(S)}^2$) foram nulas para todos os caracteres. As estimativas da $\hat{\sigma}_A^2$ apresentaram maiores magnitudes que as estimativas da $\hat{\sigma}_D^2$, como também apresentaram magnitudes superiores às $\hat{\sigma}_{AE(S)}^2$, com exceção apenas do caráter CG, indicando a menor influência do ambiente sobre a variância aditiva na expressão desses caracteres (Tabela 17).

Nas análises conjuntas do grupo SE, as estimativas da $\hat{\sigma}_A^2$ e da $\hat{\sigma}_D^2$ diferiram significativamente de zero para todos os caracteres, bem como a estimativa da variância aditiva x ambiente ($\hat{\sigma}_{AE}^2$). Por outro lado, as estimativas da variância de dominância x ambiente ($\hat{\sigma}_{DE}^2$) não diferiram de zero, exceto para PG. Assim como nas análises conjuntas de grupos, as $\hat{\sigma}_A^2$ apresentaram maiores magnitudes que as $\hat{\sigma}_D^2$, como também maiores que as $\hat{\sigma}_{AE}^2$, com

exceção apenas do caráter CG, confirmando a menor influência do ambiente sobre a variância aditiva na expressão dos caracteres. Para PG a $\hat{\sigma}_A^2$ apresentou uma magnitude 49,74% superior à magnitude da $\hat{\sigma}_D^2$ e 63,47% superior à magnitude da $\hat{\sigma}_{AE}^2$. Para PRO, que é um componente de produção importante, a $\hat{\sigma}_A^2$ apresentou uma magnitude 48,60% superior à $\hat{\sigma}_D^2$ e 41,03% superior à $\hat{\sigma}_{AE}^2$ (Tabela 18).

Nas análises conjuntas do grupo CE, as estimativas da $\hat{\sigma}_A^2$ e da $\hat{\sigma}_D^2$ diferiram significativamente de zero para todos os caracteres, bem como a estimativa da variância aditiva x ambiente ($\hat{\sigma}_{AE}^2$). No entanto, as estimativas da $\hat{\sigma}_{DE}^2$ não diferiram de zero, exceto para P300. Nesse grupo as $\hat{\sigma}_A^2$ apresentaram magnitudes superiores às $\hat{\sigma}_D^2$, como também apresentaram magnitudes superiores às $\hat{\sigma}_{AE}^2$, para todos os caracteres, exceto para CG. Nesse grupo, para PG a superioridade da magnitude da $\hat{\sigma}_A^2$ sobre a da $\hat{\sigma}_D^2$ foi de 66,67% e de 71,68% em relação à da $\hat{\sigma}_{AE}^2$. Para PRO a $\hat{\sigma}_A^2$ apresentou uma magnitude 62,73% superior à magnitude da $\hat{\sigma}_D^2$ e 38,47% superior à magnitude da $\hat{\sigma}_{AE}^2$ (Tabela 19).

A magnitude da estimativa da variância genética ($\hat{\sigma}_G^2$) para PG no grupo SE foi 35,75% maior que a magnitude dessa estimativa de variância no grupo CE, corroborando com os resultados de alguns autores que também reportaram redução da variância genética para PG na presença de estresse ambiental, em relação às condições favoráveis (Blum 1982; Bolaños and Edmeades 1996). Almeida et al. (2013) avaliaram três populações em ambientes com e sem estresse hídrico e detectaram redução significativa da magnitude da $\hat{\sigma}_G^2$ de duas populações nos ambientes com estresse hídrico, o que está de acordo com os resultados deste estudo. Ziyomo and Bernardo (2013) também detectaram redução significativa da magnitude da $\hat{\sigma}_G^2$ em ambientes com estresse hídrico em relação à ambientes sem estresse hídrico, avaliando testecrosses originados do cruzamento B73xMo17. Para PRO, a magnitude da $\hat{\sigma}_G^2$ no grupo SE foi 17,52% superior à magnitude dessa variância no grupo CE. Para os demais caracteres as magnitudes das $\hat{\sigma}_G^2$ não diferiram entre os grupos SE e CE (Tabelas 18 e 19).

Nesta mesma população avaliada em mais ambientes e não dividida em grupos, também são reportadas magnitudes das $\hat{\sigma}_A^2$ superiores às magnitudes das $\hat{\sigma}_D^2$ no controle genético de PG e componentes (Mendoza 2011). Esse autor também reportou $\hat{\sigma}_A^2$ de maiores magnitudes que as $\hat{\sigma}_{AE}^2$, inclusive para o caráter CG. Outros autores também detectaram magnitudes das $\hat{\sigma}_A^2$ superiores às magnitudes das $\hat{\sigma}_D^2$ para o caráter PG (Sofi et al. 2006; Singh and Gupta 2008; Hallauer et al. 2010). Além disso, também foram reportadas magnitudes superiores das $\hat{\sigma}_A^2$ em relação às magnitudes das $\hat{\sigma}_D^2$ e das $\hat{\sigma}_{AE}^2$ para NF, CG e PRO (Wolf et al. 2000) e magnitudes das $\hat{\sigma}_A^2$ superiores às magnitudes das $\hat{\sigma}_D^2$ para PG, NF, NGF e peso médio de grãos (Singh and Gupta 2008).

3.3.3.2. Grau médio de dominância

A estimativa do grau médio de dominância ($\hat{d}$) na análise conjunta de grupos foi de dominância completa ($0,81 \leq \hat{d} \leq 1,20$) para PG ($\hat{d}=0,92$), CG ($\hat{d}=0,98$) e PRO ($\hat{d}=1,00$); e dominância parcial para os demais caracteres ($0,20 \leq \hat{d} \leq 0,80$), variando de 0,31 para NF a 0,74 para NGF. No grupo SE também foi detectada dominância completa para PG ($\hat{d}=1,00$), CG ($\hat{d}=1,11$) e PRO ($\hat{d}=1,01$); e dominância parcial para os demais caracteres, variando de 0,28 para NF a 0,79 para NGF. Bem como no grupo CE, em que também foi detectada dominância completa para PG ($\hat{d}=0,82$), CG ($\hat{d}=0,89$) e PRO ($\hat{d}=0,86$); e dominância parcial para os demais caracteres, variando de 0,33 para NF a 0,70 para NGF (Tabelas 17, 18 e 19).

Tabela 17. Estimativas dos componentes de variância ($\hat{\sigma}^2$) genética, interações com ambientes dentro de grupos, grau médio de dominância ($\hat{d}$), coeficiente de herdabilidade em nível de médias de meios irmãos ($\hat{h}_X^2$), em nível de parcelas no sentido amplo ($\hat{h}_a^2$) e em nível de parcelas no sentido restrito ($\hat{h}_r^2$), e respectivos intervalos de confiança para produção de grãos e componentes, entre grupos de ambientes

Parâmetros	PG ^(a) (t ha ⁻¹)	NF ^(b) (fileira espiga ⁻¹)	NGF (grãos fileira ⁻¹)	P300 (g parcela ⁻¹)	CG (cm) ^(c)	PRO (espigas pl ⁻¹) ^(c)
$\hat{\sigma}_A^2$	3,33 (2,88;3,89)	12,84 (11,14;14,95)	10,31 (8,91;12,06)	88,82 (76,62;104,20)	2,99 (2,54;3,58)	11,30 (9,63;13,45)
$\hat{\sigma}_D^2$	1,40 (1,07;1,92)	0,60 (0,42;0,94)	2,80 (2,10;3,93)	12,08 (8,78;17,66)	1,45 (1,07;2,06)	5,60 (4,15;7,97)
$\hat{\sigma}_{AE(S)}^2$	1,10 (1,00;1,22)	2,73 (2,43;3,10)	3,33 (2,96;3,78)	39,70 (35,79;44,30)	2,91 (2,62;3,26)	7,37 (6,43;8,53)
$\hat{\sigma}_{DE(S)}^2$	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
$\hat{\sigma}_G^2$	4,73 (4,16;5,43)	13,44 (11,76;15,50)	13,11 (11,50;15,09)	100,90 (88,11;116,70)	4,44 (3,84;5,20)	16,90 (14,65;19,71)
$\hat{\sigma}_{GE(S)}^2$	1,11 (1,01;1,23)	2,73 (2,43;3,09)	3,33 (2,96;3,78)	39,70 (35,79;44,29)	2,91 (2,62;3,26)	7,37 (6,43;8,53)
$\hat{\sigma}_Z^2$	0,14 (0,09;0,22)	0,11 (0,04;1,58)	0,47 (0,31;0,81)	4,21 (2,63;7,81)	0,14 (0,07;0,41)	0,00
$\hat{\sigma}_{ZS}^2$	0,00	0,80 (0,33;3,89)	0,00	0,00	0,00	2,01 (0,72;16,62)
$\hat{\sigma}_{ZE(S)}^2$	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
$\hat{d}$	0,92 (0,61;0,92)	0,31 (0,20;0,32)	0,74 (0,48;0,75)	0,52 (0,34;0,54)	0,98 (0,63;1,02)	1,00 (0,64;1,03)
$\hat{h}_X^2$	0,93 (0,91;0,95)	0,95 (0,93;0,96)	0,92 (0,89;0,94)	0,91 (0,87;0,93)	0,81 (0,74;0,86)	0,84 (0,78;0,88)
$\hat{h}_a^{2(d)}$	0,74 (0,72;0,75)	0,73 (0,71;0,75)	0,68 (0,67;0,70)	0,61 (0,59;0,64)	0,48 (0,46;0,50)	0,53 (0,51;0,55)
$\hat{h}_r^{2(d)}$	0,52 (0,48;0,56)	0,70 (0,67;0,73)	0,54 (0,50;0,58)	0,54 (0,50;0,58)	0,32 (0,28;0,36)	0,35 (0,31;0,40)

Intervalos de confiança a 95% de probabilidade, entre parênteses. ^(a)PG: produção de grãos, NF: número de fileiras, NGF: número de grãos por fileira, P300: peso de 300 grãos, CG: comprimento de grão, PRO: prolificidade. ^(b,c)Variâncias e intervalos multiplicados por 10¹ e 10³, respectivamente. ^(d)Intervalo baseado no desvio padrão do coeficiente de herdabilidade

Tabela 18. Estimativas dos componentes de variância ($\hat{\sigma}^2$) genética, interações com ambientes dentro de grupos, grau médio de dominância ($\hat{d}$), coeficiente de herdabilidade em nível de médias de meios irmãos ($\hat{h}_{\bar{x}}^2$), em nível de parcelas no sentido amplo ($\hat{h}_a^2$) e em nível de parcelas no sentido restrito ($\hat{h}_r^2$), e respectivos intervalos de confiança para produção de grãos e componentes, no grupo sem estresse

Parâmetros	PG ^(a) (t ha ⁻¹)	NF ^(b) (fileira espiga ⁻¹)	NGF (grãos fileira ⁻¹)	P300 (g parcela ⁻¹)	CG (cm) ^(c)	PRO (espigas pl ⁻¹) ^(c)
$\hat{\sigma}_A^2$	3,86 (3,31;4,56)	12,82 (11,06;15,05)	9,86 (8,45;11,67)	83,61 (71,18;99,62)	2,52 (2,06;3,16)	12,82 (10,69;15,67)
$\hat{\sigma}_D^2$	1,94 (1,46;2,70)	0,51 (0,31;1,01)	3,12 (2,30;4,45)	14,94 (10,65;22,49)	1,54 (1,12;2,27)	6,59 (4,63;10,13)
$\hat{\sigma}_{AE}^2$	1,41 (1,24;1,61)	2,52 (2,13;3,04)	3,09 (2,64;3,66)	32,53 (27,65;38,84)	2,83 (2,44;3,30)	7,56 (6,24;9,36)
$\hat{\sigma}_{DE}^2$	0,13 (0,06;0,55)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
$\hat{\sigma}_G^2$	5,79 (5,05;6,71)	13,34 (11,55;15,57)	12,98 (11,29;15,08)	98,55 (85,09;115,5)	4,06 (3,41;4,92)	19,41 (16,47;23,21)
$\hat{\sigma}_{GE}^2$	1,54 (1,35;1,76)	2,52 (2,13;3,04)	3,09 (2,64;3,66)	32,53 (27,83;38,53)	2,83 (2,45;3,3)	9,52 (7,89;11,72)
$\hat{\sigma}_Z^2$	0,21 (0,14;0,36)	0,29 (0,14;0,96)	0,41 (0,23;0,96)	3,52 (1,81;9,60)	0,00	1,15 (0,65;2,58)
$\hat{\sigma}_{ZE}^2$	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
$\hat{d}$	1,00 (0,65;1,02)	0,28 (0,17;0,33)	0,79 (0,52;0,82)	0,60 (0,38;0,63)	1,11 (0,68;1,19)	1,01 (0,63;1,09)
$\hat{h}_{\bar{x}}^2$	0,87 (0,82;0,91)	0,91 (0,87;0,93)	0,87 (0,81;0,90)	0,83 (0,77;0,88)	0,66 (0,53;0,75)	0,74 (0,63;0,81)
$\hat{h}_a^{2(d)}$	0,73 (0,71;0,74)	0,74 (0,72;0,76)	0,71 (0,69;0,73)	0,63 (0,60;0,66)	0,47 (0,45;0,50)	0,53 (0,50;0,55)
$\hat{h}_r^{2(d)}$	0,48 (0,44;0,53)	0,71 (0,68;0,75)	0,54 (0,49;0,58)	0,53 (0,49;0,58)	0,29 (0,25;0,34)	0,35 (0,30;0,39)

Intervalos de confiança a 95% de probabilidade, entre parênteses. ^(a)PG: produção de grãos, NF: número de fileiras, NGF: número de grãos por fileira, P300: peso de 300 grãos, CG: comprimento de grão, PRO: prolificidade. ^(b,c)Variâncias e intervalos multiplicados por 10¹ e 10³, respectivamente. ^(d)Intervalo baseado no desvio padrão do coeficiente de herdabilidade

Tabela 19. Estimativas dos componentes de variância ($\hat{\sigma}^2$) genética, interações com ambientes dentro de grupos, grau médio de dominância ($\hat{d}$), coeficiente de herdabilidade em nível de médias de meios irmãos ($\hat{h}_X^2$), em nível de parcelas no sentido amplo ($\hat{h}_a^2$) e em nível de parcelas no sentido restrito ($\hat{h}_r^2$), e respectivos intervalos de confiança para produção de grãos e componentes, no grupo com estresse

Parâmetros	PG ^(a) (t ha ⁻¹)	NF ^(b) (fileira espiga ⁻¹)	NGF (grãos fileira ⁻¹)	P300 (g parcela ⁻¹)	CG (cm) ^(c)	PRO (espigas pl ⁻¹) ^(c)
$\hat{\sigma}_A^2$	2,79 (2,40;3,29)	12,70 (10,93;14,94)	10,81 (9,22;12,84)	94,85 (80,66;113,16)	3,50 (2,89;4,32)	11,67 (9,72;14,27)
$\hat{\sigma}_D^2$	0,93 (0,70;1,30)	0,70 (0,46;1,23)	2,66 (1,92;3,93)	9,64 (6,23;16,86)	1,38 (0,97;2,11)	4,35 (3,05;6,69)
$\hat{\sigma}_{AE}^2$	0,79 (0,68;0,93)	2,94 (2,50;3,50)	3,58 (3,00;4,33)	46,88 (41,04;54,07)	2,99 (2,56;3,54)	7,18 (5,95;8,83)
$\hat{\sigma}_{DE}^2$	0,00	0,00	0,00	3,89 (1,51;23,38)	0,00	0,00
$\hat{\sigma}_G^2$	3,72 (3,25;4,31)	13,40 (11,62;15,64)	13,47 (11,66;15,74)	104,48 (89,61;123,41)	4,88 (4,12;5,87)	16,01 (13,58;19,17)
$\hat{\sigma}_{GE}^2$	0,79 (0,68;0,93)	2,94 (2,50;3,50)	3,58 (3,01;4,32)	50,77 (44,48;58,50)	2,99 (2,56;3,53)	7,18 (5,96;8,82)
$\hat{\sigma}_Z^2$	0,09 (0,06;0,18)	0,38 (0,20;0,99)	0,38 (0,18;1,16)	6,37 (4,01;11,65)	0,00	0,00
$\hat{\sigma}_{ZE}^2$	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
$\hat{d}$	0,82 (0,53;0,83)	0,33 (0,21;0,37)	0,70 (0,45;0,73)	0,45 (0,28;0,51)	0,89 (0,55;0,96)	0,86 (0,54;0,93)
$\hat{h}_X^2$	0,88 (0,84;0,91)	0,90 (0,85;0,92)	0,85 (0,79;0,89)	0,83 (0,76;0,87)	0,71 (0,59;0,78)	0,74 (0,63;0,81)
$\hat{h}_a^{2(d)}$	0,74 (0,72;0,76)	0,72 (0,70;0,75)	0,67 (0,64;0,69)	0,58 (0,55;0,61)	0,49 (0,46;0,51)	0,53 (0,51;0,54)
$\hat{h}_r^{2(d)}$	0,56 (0,51;0,60)	0,68 (0,65;0,72)	0,53 (0,49;0,58)	0,53 (0,49;0,57)	0,35 (0,30;0,40)	0,38 (0,34;0,43)

Intervalos de confiança a 95% de probabilidade, entre parênteses. ^(a)PG: produção de grãos, NF: número de fileiras, NGF: número de grãos por fileira, P300: peso de 300 grãos, CG: comprimento de grão, PRO: prolificidade. ^(b,c)Variâncias e intervalos multiplicados por 10¹ e 10³, respectivamente. ^(d)Intervalo baseado no desvio padrão do coeficiente de herdabilidade

Apesar das estimativas do $\hat{d}$ de ambos os grupos terem sido classificadas como de dominância completa para PG, no grupo SE as estimativas do $\hat{d}$ apresentaram maiores magnitudes que no grupo CE, indicando que os efeitos de dominância foram mais importantes no grupo SE que no grupo CE (Tabelas 18 e 19). Díaz (2011) e Mendoza (2011), que analisaram a mesma população deste estudo, também relataram dominância completa para PG. Por outro lado, para esse mesmo caráter há trabalhos na literatura que reportam dominância parcial para PG (Sofi et al. 2006; Singh and Gupta 2008) e outros que reportam sobredominância (Sughroue and Hallauer 1997; Wolf et al. 2000; Aguiar 2003; Silva et al. 2004; Belicuas 2009).

Para os caracteres que apresentaram dominância parcial, os resultados sugerem que ambos os efeitos aditivos e de dominância foram importantes no controle genético, o que confirma os resultados de outros trabalhos que também detectaram dominância parcial para número de fileiras e peso de grãos (Wolf et al. 2000; Sofi et al. 2006; Singh and Gupta 2008; Belicuas 2009; Díaz 2011). Para NGF, há relatos de dominância completa (Singh and Gupta 2008; Belicuas 2009) e também de dominância parcial (Díaz 2011). Para CG Wolf et al. (2000) reportaram dominância completa.

A maioria dos trabalhos citados (Wolf et al. 2000; Aguiar 2003; Silva et al. 2004; Sofi et al. 2006; Belicuas 2009; Díaz 2011; Mendoza 2011), assim como neste estudo, utilizou populações F_2 , as quais são caracterizadas pela presença de desequilíbrio de ligação, o que leva ao surgimento de uma covariância entre os efeitos dos locos ligados que controlam determinado caráter. Na presença dessa covariância, estimativas de variância de dominância podem ser superestimadas e estimativas de variância aditiva podem ser subestimadas ou superestimadas, na fase de repulsão ou de associação, respectivamente (Comstock and Robinson 1952). Desse modo, na presença de desequilíbrio de ligação na fase de repulsão, o grau médio de dominância pode estar superestimado, podendo levar a estimativas superiores a um, ou seja, causando o efeito de pseudo-sobredominância.

Neste trabalho, como foi utilizada uma população F_2 , a qual apresenta elevado desequilíbrio de ligação, as interpretações das estimativas dos componentes de variância e do grau médio de dominância podem estar viesadas, devido à covariância entre os locos que controlam os caracteres analisados.

3.3.3.3. Coeficientes de herdabilidades

Para grupos de ambientes, as estimativas dos coeficientes de herdabilidade em nível de médias de meios irmãos ($\hat{h}_X^2$) foram altas ($\hat{h}^2 > 0,80$) para todos os caracteres; bem como no grupo SE, em que as estimativas da $\hat{h}_X^2$ também foram altas para todos os caracteres, exceto CG e PRO (0,66 e 0,74, respectivamente), que apresentaram magnitudes medianas ($0,40 \leq \hat{h}^2 \leq 0,80$). Esses resultados não diferiram estatisticamente das estimativas do grupo CE, que também foram de magnitude alta para PG ($\hat{h}_X^2 = 0,88$), NF, NGF e P300 e medianas para CG e PRO ($\hat{h}_X^2 = 0,71$ e 0,74, respectivamente) (Tabelas 17, 18 e 19).

As $\hat{h}_X^2$ obtidas no grupo SE não diferiram estatisticamente das estimativas do grupo CE para nenhum dos caracteres. Esse resultado difere do reportado por Ziyomo and Bernardo (2013) que relatam magnitude da $\hat{h}_X^2$ para PG estatisticamente superior em ambientes sem estresse hídrico em relação a ambientes com estresse hídrico; e por Beyene et al. (2016) que também reportaram maiores magnitudes das $\hat{h}_X^2$ para PG em ambientes sem estresse que em ambientes com estresse. Além desses, Bolaños and Edmeades (1996) também detectaram redução significativa da $\hat{h}_X^2$ para PG, do grupo SE para o CE; e aumento significativo para PRO, diferindo dos resultados deste estudo.

Na literatura alguns trabalhos reportam que o estresse ambiental aumenta a variância fenotípica entre plantas e entre parcelas, de modo que a magnitude do coeficiente de herdabilidade para PG tende a reduzir (Bolaños and Edmeades 1996; Beyene et al. 2013; Edmeades 2013; Ziyomo and Bernardo 2013; Beyene et al. 2016). Neste estudo, todavia, foi detectada magnitude elevada da $\hat{h}_x^2$ para PG, possivelmente decorrente da forma de estimação desse coeficiente, que utilizou médias de progênies, sendo que os componentes da $\hat{\sigma}_{FMI}^2$ ficam divididos pelo número de G_{RC} (três) e também pelo número de ambientes (quatro), isto é, $\hat{\sigma}_{FMI}^2 = \hat{\sigma}_p^2 + \hat{\sigma}_{PE}^2/4 + \hat{\sigma}_e^2/12$, o que reduz significativamente a magnitude da estimativas da $\hat{\sigma}_{FMI}^2$, tornando-a próxima à magnitude da estimativa de variância genética e elevando a magnitude do coeficiente de herdabilidade, corroborando com os resultados reportados por outros autores para PG (Veldboom and Lee 1994; Bento 2006; Câmara et al. 2007; Bekavac et al. 2007; Belicuas 2009; Díaz 2011; Mendoza 2011).

É difícil comparar estimativas de coeficientes de herdabilidades em nível de médias de progênies entre trabalhos diferentes, pois esses valores dependem do tipo de progênies, do número de repetições e de ambientes utilizados (Hallauer et al. 2010). Dessa forma, a melhor alternativa seria utilizar as estimativas dos coeficientes de herdabilidade em nível de parcelas nos sentidos amplo ($\hat{h}_a^2$) e restrito ($\hat{h}_r^2$), de modo a comparar experimentos com o mesmo tamanho de parcelas.

Na análise conjunta de grupos, as $\hat{h}_a^2$ apresentaram magnitudes medianas para todos os caracteres, variando de 0,48 para CG a 0,74 para PG. Já as $\hat{h}_r^2$, também apresentaram magnitudes medianas para a maioria dos caracteres, porém CG e PRO apresentaram magnitudes baixas ($\hat{h}_r^2 < 0,40$). As magnitudes das $\hat{h}_r^2$ foram significativamente inferiores às magnitudes das $\hat{h}_a^2$, como esperado, dado que o que diferencia as estimativas de herdabilidade em nível de parcelas é a presença da $\hat{\sigma}_G^2$ para a $\hat{h}_a^2$ e a presença da $\hat{\sigma}_A^2$ para $\hat{h}_r^2$, sendo que as $\hat{\sigma}_A^2$ apresentaram menores magnitudes que as $\hat{\sigma}_G^2$ para todos os caracteres, com exceção de NF, para o qual essas estimativas não diferiram estatisticamente (Tabela 17).

No grupo SE as $\hat{h}_a^2$ apresentaram magnitudes medianas para todos os caracteres, variando de 0,47 para CG a 0,74 para NF. Bem como no grupo CE, em que as $\hat{h}_a^2$ também apresentaram magnitudes medianas, variando de 0,49 para CG a 0,74 para PG. As $\hat{h}_r^2$ do grupo SE foram de magnitude mediana para os caracteres PG, NF, NGF e P300 (0,48; 0,71; 0,54; e 0,53, respectivamente); enquanto as $\hat{h}_r^2$ para os caracteres CG e PRO apresentaram magnitudes baixas (0,29 e 0,35, respectivamente). No grupo CE as $\hat{h}_r^2$ também foram de magnitude mediana para PG, NF, NGF e P300 (0,56; 0,68; 0,53; e 0,53, respectivamente) e de magnitude baixa para CG e PRO (0,35 e 0,38, respectivamente). Comparando os dois grupos, foram detectadas reduções significativas das magnitudes das $\hat{h}_a^2$ do grupo SE para o CE, apenas para os caracteres NGF (5,63%) e P300 (7,94%). Por outro lado, para as $\hat{h}_r^2$ foram detectados aumentos significativos para os caracteres PG (16,67%) e CG (20,69%) (Tabelas 18 e 19).

Os valores obtidos para os coeficientes de herdabilidade neste estudo, tanto em nível de médias quanto em nível de parcelas, estão próximos aos reportados na literatura para esses caracteres. Para NF outros autores também reportaram estimativas da $\hat{h}_x^2$ de magnitudes elevadas, variando de 0,89 (Aguiar 2003; Belicuas 2009) a 0,95 (Wolf et al. 2000; Bento 2006), o que indica que, nesses casos, a variância genética explicou a maior parte da variância fenotípica; e para a $\hat{h}_a^2$ também foi reportada magnitude mediana ($\hat{h}_a^2 = 0,48$) (Andrade and Miranda Filho 2008). Para NGF, Bento (2006) e Mendoza (2011) também obtiveram $\hat{h}_x^2$ de elevada magnitude ($\hat{h}_x^2 = 0,88$ e 0,94, respectivamente), bem como este último também identificou estimativas da $\hat{h}_a^2$ e da $\hat{h}_r^2$ de magnitudes medianas

($\hat{h}_a^2=0,65$ e $\hat{h}_r^2=0,51$). Avaliando o peso médio de grãos, alguns autores detectaram $\hat{h}_x^2$ de alta magnitude ($\hat{h}_x^2=0,72$; 0,91 e 0,80, respectivamente), assim como para P300, avaliado neste estudo (Aguar 2003; Bento 2006; Belicuas 2009). Para CG, Mendoza (2011), que avaliou a mesma população deste estudo em mais ambientes e sem dividi-los em grupos, obteve $\hat{h}_x^2$ de magnitude elevada ($\hat{h}_x^2=0,86$), não diferindo da magnitude detectada na análise conjunta de grupos deste estudo ($\hat{h}_x^2=0,81$); bem como as $\hat{h}_a^2$ e $\hat{h}_r^2$ também tiveram magnitudes semelhantes ($\hat{h}_a^2=0,45$ e $\hat{h}_r^2=0,30$) às deste estudo. Azizi et al. (2006) também detectaram $\hat{h}_x^2$ de magnitudes medianas para CG. Para PRO, assim como na análise conjunta de grupos deste estudo, Câmara et al. (2007) também detectaram $\hat{h}_x^2$ de magnitude elevada ($\hat{h}_x^2=0,88$) para uma das populações avaliadas e mediana para a outra população ($\hat{h}_x^2=0,73$). Na literatura, no entanto, também há relatos de $\hat{h}_x^2$ de magnitudes baixas e medianas para PRO (Wolf and Hallauer 1997; Aguar 2003; Andrade and Miranda Filho 2008; Silva 2011; Aragão 2012).

3.3.4. Detecção de efeitos epistáticos nas análises de variâncias

Nas análises de variâncias individuais a epistasia total (Z) foi detectada para os caracteres NGF e PRO em apenas um ambiente, para PG, P300 e CG em dois ambientes e para NF em três ambientes (ANEXO H e ANEXOS Q a U). Outros autores que também utilizaram o delineamento TTC observaram que a epistasia foi mais importante em ambientes extremos (Jinks et al. 1973; Wolf and Hallauer 1997). Hauck et al. (2014), que utilizaram análise de médias de gerações em milho, também detectaram epistasia principalmente nos ambientes extremos. Porém, neste estudo não foi observada nenhuma associação entre a expressão da epistasia e os ambientes mais ou menos produtivos.

Na análise de variância conjunta de grupos não foram detectadas diferenças significativas ($p \leq 0,05$ ou $p \leq 0,01$) no contraste C_2 para nenhum caráter, indicando a ausência de epistasia do tipo aditiva x aditiva (axa), isto se deve à característica bidirecional dos efeitos epistáticos, que podem ser positivos e negativos, de forma que o efeito médio, dado por esse contraste, pode ser nulo ou tão pequeno a ponto de não ser detectado (Eta-Ndu and Openshaw 1999); e também se deve ao reduzido poder estatístico do teste F , devido a C_2 ser testado com apenas um grau de liberdade. Por outro lado, a fonte da interação progênies x C_2 ($P \times C_2$) indicou a presença de efeitos epistáticos aditivos x dominantes e/ou dominantes x dominantes (axd e/ou dxd) para todos os caracteres, exceto PRO (Tabela 14).

A fonte de variação Z permitiu detectar efeitos epistáticos totais para todos os caracteres, exceto para PRO. A interação epistasia total x grupos ($Z \times S$) foi significativa apenas para NF e PRO; e a interação epistasia total x ambientes dentro de grupo ($Z \times E/S$) não apresentou significância, indicando, respectivamente, que a epistasia foi consistente nos dois grupos para a maioria dos caracteres, bem como se manteve consistente nos diferentes ambientes dentro de grupo (Tabela 14).

Nas análises do grupo SE foram detectadas diferenças significativas no contraste C_2 apenas para PRO, indicando a ausência da epistasia axa para os demais caracteres analisados. Por outro lado, a epistasia do tipo axd e/ou dxd foi detectada pela interação $P \times C_2$ para todos os caracteres, exceto CG. Já Z foi detectada para todos os caracteres, exceto CG. Por outro lado não foi detectada interação epistasia total x ambientes ($Z \times E$) para nenhum caráter, sugerindo que os efeitos epistáticos não diferiram entre ambientes na ausência de estresse (Tabela 15).

Nas análises do grupo CE foi detectada epistasia axa (C_2) apenas para PG. Porém a epistasia do tipo axd e/ou dxd ($P \times C_2$) e Z foram detectadas para todos os caracteres, exceto CG e PRO. Do mesmo modo que no grupo

SE, não foi detectada interação ZxE para nenhum caráter, indicando que os efeitos epistáticos também não diferiram entre os ambientes na presença de estresse (Tabela 16).

A epistasia total (Z) foi detectada para maior número de caracteres nas análises conjuntas, do que nas análises de variâncias individuais, devido ao número de graus de liberdade para testá-la, que é maior nas análises dos grupos SE e CE e nas análises conjuntas de grupos de ambientes (ANEXOS A, B e C).

Wolf and Hallauer (1997) detectaram efeitos epistáticos axa significativos para NGF e efeitos epistáticos axd e/ou dxd para PG e NGF. Silva (2011) também detectou epistasia axa para PG. Utilizando a mesma população deste estudo avaliada em mais ambientes, Mendoza (2011) detectou efeitos epistáticos axa para CG e efeitos epistáticos axd e/ou dxd para todos os caracteres analisados (PG, NF, NGF, CG, P300 e PRO). Sofi et al. (2006) também detectaram efeitos epistáticos axa e axd e/ou dxd para PG, NF e peso de 100 grãos, porém, eles avaliaram as progênies em apenas um ambiente com três repetições, sugerindo que seria necessário avaliar essas progênies em mais ambientes para aumentar a precisão de detecção dos efeitos epistáticos. A interação ZxE foi detectada por Wolf and Hallauer (1997) para PG e PRO. Mendoza (2011) também identificou ZxE para o caráter NF, no entanto, essa interação não foi detectada para PG, como também reportado por Silva (2011).

A dificuldade de se montar um delineamento TTC se deve à necessidade de obtenção de três tipos de progênies (RC₁, RC₂ e RC₃), as quais devem ser avaliadas com repetições e em diferentes ambientes. Ignorando a presença de ligação, a variância genética na presença de epistasia é dada por $\sigma_G^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_{AA}^2 + \sigma_{AD}^2 + \sigma_{DD}^2$. No entanto, apenas parte dos componentes dessa variância é explorada no TTC, como reportado por Kearsey and Pooni (1996) (Tabela 8 do capítulo 2). Como pode ser observado, a proporção da variância epistática (σ_{AA}^2 , σ_{AD}^2 e σ_{DD}^2) nas progênies do TTC é muito pequena em relação a uma população F₂, bem como em relação às proporções das variâncias aditiva (σ_A^2) e de dominância (σ_D^2) na variância genética (σ_G^2). Desse modo a variância epistática somente é detectada no TTC quando apresenta elevada importância para os caracteres.

Alguns autores utilizaram a metodologia de análise de médias de gerações proposta por Mather (1949) para detecção de epistasia para PG e para alguns componentes de produção. Entre eles, Velásquez et al. (2008) detectaram efeitos epistáticos para PG e PRO e Hauck et al. (2014) detectaram efeitos epistáticos para PG, NF, NGF, CG e PRO. Azizi et al. (2006) detectaram epistasia axa e axd e/ou dxd para PG e peso de 100 grãos, além de epistasia axa para NF e NGF.

Na literatura também são reportados muitos estudos com marcadores moleculares e mapeamento de QTL para detecção da epistasia para PG (Blanc et al. 2006; Frascaroli et al. 2007; Dudley and Johnson 2009; Gonzalo et al. 2010; Steinhoff et al. 2011) e componentes de produção, como PRO (Gonzalo et al. 2010). Blanc et al. (2006) utilizaram marcadores SSR e mapearam QTL, detectando efeitos epistáticos significativos para PG. Gonzalo et al. (2010) detectaram efeitos epistáticos significativos para todos os caracteres analisados, que incluíram PG e PRO, utilizando marcadores RFLP e isozimas para mapear QTL. Dudley and Johnson (2009) mapearam QTL utilizando marcadores SNP e detectaram epistasia para o caráter produção de grão, sendo que, segundo os autores, quase todas as marcas estiveram envolvidas nas interações epistáticas significativas e cerca de 75,00% das interações envolveram pelo menos uma marca que não foi considerada significativa na análise de marcas individuais. Estudos de mapeamento associativo (*genome-wide association studies* - GWAS) vêm indicando que as interações epistáticas estão distribuídas em todo o genoma, devendo ser consideradas nos caracteres quantitativos (Howard et al. 2014; Mackay 2014).

3.3.5. Estimativas da variância epistática

Considerando a análise conjunta de grupos, as estimativas das variâncias epistáticas totais ($\hat{\sigma}_Z^2$) foram significativas ($p \leq 0,01$ ou $p \leq 0,05$) para todos os caracteres, exceto para PRO, indicando que, em geral, houve variabilidade devido aos efeitos epistáticos para a maioria dos caracteres. Por outro lado, a estimativa da variância da interação epistasia x grupos ($\hat{\sigma}_{ZS}^2$) foi significativa apenas para NF e PRO, indicando que para a maioria dos caracteres os efeitos epistáticos foram consistentes nos grupos SE e CE. A estimativa da interação da epistasia com ambientes dentro de grupos ($\hat{\sigma}_{ZE(S)}^2$) não foi significativa para nenhum dos caracteres, indicando que os efeitos epistáticos se mantiveram nos ambientes dentro de grupo (Tabela 17).

No grupo SE, as $\hat{\sigma}_Z^2$ foram significativas para todos os caracteres, excetuando-se apenas CG. Por outro lado, a estimativa da interação da variância epistática total x ambientes ($\hat{\sigma}_{ZE}^2$) não diferiu de zero para nenhum caráter, indicando que os efeitos epistáticos foram consistentes entre ambientes. Já no grupo CE, as estimativas da $\hat{\sigma}_Z^2$ foram significativas para todos os caracteres, exceto CG e PRO, mas da mesma forma que no grupo SE, as estimativas da $\hat{\sigma}_{ZE}^2$ não foram significativas para nenhum caráter. Esses resultados indicam que os efeitos epistáticos são importantes no controle genético da grande maioria dos caracteres, mas que esses efeitos se mantiveram entre os ambientes. As estimativas da $\hat{\sigma}_Z^2$ não diferiram entre os grupos SE e CE, exceto para PG que teve uma redução de 57,14% no grupo CE (Tabelas 18 e 19).

Considerando todas as análises, observa-se que as magnitudes das $\hat{\sigma}_A^2$ e das $\hat{\sigma}_D^2$ foram muito superiores às magnitudes das estimativas da $\hat{\sigma}_Z^2$, o que é devido à estrutura do TTC (Kearsey and Pooni 1996). Desse modo, só foram detectadas estimativas da $\hat{\sigma}_Z^2$ quando a epistasia foi bastante pronunciada para o caráter (Tabela 8).

3.3.6. Estimativas de efeitos epistáticos em plantas F₂

Foram detectados efeitos epistáticos significativos em plantas F₂, nos dois grupos de ambientes, para os caracteres PG, NGF e P300. No grupo SE, os efeitos epistáticos para PG foram detectados em dez plantas F₂, variando de -3,03 t ha⁻¹ a 5,13 t ha⁻¹; para NGF também foram detectadas dez plantas com efeitos epistáticos significativos, variando de -7,20 grãos fileira⁻¹ a 5,98 grãos fileira⁻¹; e para P300 foram detectadas 13 plantas com efeitos epistáticos significativos, variando de -16,06 g parcela⁻¹ a 20,24 g parcela⁻¹ (Tabela 20).

No grupo CE foram detectadas onze plantas com efeitos epistáticos significativos para PG, variando de -1,94 t ha⁻¹ a 2,87 t ha⁻¹; para NGF foram detectadas 13 plantas com efeitos variando de -5,13 grãos fileira⁻¹ a 5,85 grãos fileira⁻¹; e para P300 foram detectadas 14 plantas F₂ com efeitos epistáticos significativos, variando de -20,18 g parcela⁻¹ a 20,71 g parcela⁻¹. As porcentagens de plantas F₂ com efeitos epistáticos significativos no grupo SE foram 13,00% para P300, 10,00% para NGF e 10,00% para PG; e no grupo CE foram 14,00% para P300, 13,00% para NGF e 11,00% para PG (Tabelas 20 e 21).

Foram detectadas cinco plantas com efeitos epistáticos significativos coincidentes nos dois grupos para PG; uma para NGF e quatro para P300. No grupo SE foram detectadas cinco plantas com efeitos coincidentes entre PG e NGF; uma entre PG e P300; e quatro entre NGF e P300. No grupo CE foram detectadas três plantas coincidentes entre PG e NGF; três entre PG e P300; e duas entre NGF e P300. Nos dois grupos, todas as plantas coincidentes apresentaram o mesmo sinal, indicando que nessas plantas a epistasia estaria atuando no mesmo sentido para esses pares de caracteres (Tabela 22).

Tabela 20. Efeitos epistáticos significativos de plantas F₂ para os caracteres PG, NGF e P300, para o grupo sem estresse

Planta F ₂	PG ^(a)	Planta F ₂	NGF	Planta F ₂	P300
3	3,35 **	3	5,98 **	4	12,50 *
5	-2,22 *	25	3,93 *	16	-15,10 *
23	2,63 *	31	-7,20 **	25	18,45 **
25	5,13 **	46	-4,66 *	26	16,95 **
31	-3,03 **	75	4,10 *	66	-16,06 **
35	-2,41 *	76	4,83 **	67	-14,30 *
46	-2,73 *	82	-5,27 **	73	14,59 *
77	4,34 **	85	-6,65 **	75	-12,57 *
84	-2,90 **	94	-3,77 *	76	12,75 *
85	-2,22 *	97	-6,00 **	79	20,24 **
				88	15,52 *
				94	-12,34 *
				108	-12,59 *
Total	10		10		13
Positivos	4		4		7
Negativos	6		6		6

* e ** significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. ^(a)PG: produção de grãos (t ha⁻¹), NGF: número de grãos por fileira (grãos fileira⁻¹), P300: peso de 300 grãos (g parcela⁻¹).

Tabela 21. Efeitos epistáticos significativos de plantas F₂ para os caracteres PG, NGF e P300, para o grupo com estresse

Planta F ₂	PG ^(a)	Planta F ₂	NGF	Planta F ₂	P300
3	1,74 *	1	-5,13 *	13	20,08 **
4	2,06 *	8	4,70 *	25	20,71 **
23	2,87 **	17	-4,40 *	31	-17,28 **
25	1,85 *	19	5,85 **	33	13,18 *
27	2,87 **	23	5,63 *	39	-14,33 *
33	1,72 *	27	4,33 *	59	12,29 *
45	-1,72 *	31	-4,90 *	66	-14,94 *
70	1,94 *	37	5,72 **	76	17,13 **
71	2,40 **	38	4,85 *	77	13,34 *
77	2,11 *	66	-5,07 *	81	19,54 **
85	-1,94 *	70	4,72 *	86	13,62 *
		101	4,70 *	87	-18,15 **
		108	-4,35 *	94	-14,09 *
				106	-20,18 **
Total	11		13		14
Positivos	9		8		8
Negativos	2		5		6

* e ** significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. ^(a)PG: produção de grãos (t ha⁻¹), NGF: número de grãos por fileira (grãos fileira⁻¹), P300: peso de 300 grãos (g parcela⁻¹).

Merece destaque a planta F₂ número 25, que apresentou efeito epistático significativo para todos os caracteres no grupo SE, bem como esteve entre 10% das plantas com maior média de PG (médias não apresentadas)

(Tabelas 20, 21 e 22). De acordo com esses resultados, locos que atuam sobre caracteres coincidentes, como no caso dessa planta, poderiam estar interagindo, sugerindo a presença de epistasia pleiotrópica (Wolf et al. 2005).

Observa-se que as plantas F_2 com efeitos epistáticos significativos para um mesmo caráter apresentaram sinais diferentes, ou seja, os efeitos epistáticos foram bidirecionais. Outros autores também usaram o *triple test cross* (TTC) para estudar a epistasia em plantas F_2 de milho e detectaram efeitos epistáticos bidirecionais para PG e componentes (Wolf and Hallauer 1997; Eta-Ndu and Openshaw 1999; Díaz 2011; Mendoza 2011; Silva 2011). Eta-Ndu and Openshaw (1999) utilizaram um TTC modificado, onde 52 progênies provenientes de duas populações foram cruzadas com dois testadores e avaliadas em diferentes ambientes quanto à produção de grãos. Foram detectados efeitos epistáticos significativos em 11 e sete plantas F_2 para cada testador, em uma das populações; e 15 e cinco plantas para cada testador na outra população, porém os efeitos foram bidirecionais. Nesse trabalho também foi detectada coincidência entre plantas. A partir do delineamento proposto por Eta-Ndu and Openshaw (1999), Silva (2011) avaliou 100 progênies cruzados com dois testadores e detectou efeitos epistáticos significativos em 12 e 14 testecrosses para PG, nove e 15 testecrosses para PRO; além de outros caracteres, todos bidirecionais.

Tabela 22. Total de plantas F_2 apresentando efeitos epistáticos significativos, coincidentes entre os caracteres PG, NGF e P300, avaliados no grupo de ambientes sem estresse (acima da diagonal) e com estresse (abaixo da diagonal); e na diagonal os efeitos coincidentes nos dois grupos, para um mesmo caráter

Caracteres	PG ^(a)	NGF	P300
PG	5	5	1
NGF	3	1	4
P300	3	2	4

^(a)PG: produção de grãos ($t\ ha^{-1}$), NGF: número de grãos por fileira ($grãos\ fileira^{-1}$), P300: peso de 300 grãos ($g\ parcela^{-1}$)

Os coeficientes de correlação (r) entre os efeitos epistáticos de plantas F_2 e a média das três gerações de retrocruzamento ($\overline{G_{RC}}$) foram significativos ($p \leq 0,01$ ou $p \leq 0,05$) apenas para NGF ($r=0,25^*$) no grupo SE e para PG ($r=0,21^*$) e P300 ($r=0,20^*$) no grupo CE. Esse resultado indica que houve uma expressão diferencial dos efeitos epistáticos para esses caracteres, sugerindo que os efeitos epistáticos influenciaram as performances dessas progênies de forma linear. Além disso, a magnitude baixa desses coeficientes ($r \leq 0,45$) pode estar relacionada à característica bidirecional dos efeitos epistáticos, sendo que mesmo as dez progênies com maiores NGF, maiores PG e maiores P300 (médias não apresentadas), apresentaram tanto efeitos epistáticos positivos quanto negativos, que tendem a se anular. A significância desses coeficientes de correlação com baixa magnitude se deve ao número dos graus de liberdade com que são testados (Tabelas 23 e 24).

Tabela 23. Coeficientes de correlação (r) entre efeitos epistáticos de plantas F_2 (Z_i) e as médias gerais das gerações de retrocruzamento ($\overline{G_{RC1}}$ e $\overline{G_{RC2}}$); e entre os efeitos epistáticos e as médias das três gerações ($\overline{G_{RC}}$), para os caracteres PG, NF, NGF, P300, CG e PRO, para o grupo sem estresse

Caracteres	$\overline{G_{RC1}}$	$\overline{G_{RC2}}$	$\overline{G_{RC}}$
PG (t ha ⁻¹) ^(a)	0,35 **	0,03 ^{ns}	0,09 ^{ns}
NF (fileira espiga ⁻¹)	0,12 ^{ns}	0,12 ^{ns}	-0,07 ^{ns}
NGF (grãos fileira ⁻¹)	0,38 **	0,35 **	0,25 *
P300 (g parcela ⁻¹)	0,35 **	0,23 *	0,10 ^{ns}
CG (cm)	0,39 **	0,08 ^{ns}	0,06 ^{ns}
PRO (espigas pl ⁻¹)	0,12 ^{ns}	0,31 **	-0,01 ^{ns}

* e ** significativo a 5% e a 1% de probabilidade, respectivamente. ^(a)PG: produção de grãos, NF: número de fileiras, NGF: número de grãos por fileira, P300: peso de 300 grãos, PRO: prolificidade

Tabela 24. Coeficientes de correlação (r) entre efeitos epistáticos de plantas F_2 (Z_i) e as médias gerais das gerações de retrocruzamento ($\overline{G_{RC1}}$ e $\overline{G_{RC2}}$); e entre os efeitos epistáticos e as médias das três gerações ($\overline{G_{RC}}$), para os caracteres PG, NF, NGF, P300, CG e PRO, para o grupo com estresse

Caracteres	$\overline{G_{RC1}}$	$\overline{G_{RC2}}$	$\overline{G_{RC}}$
PG (t ha ⁻¹) ^(a)	0,37 **	0,22 *	0,21 *
NF (fileira espiga ⁻¹)	0,13 ^{ns}	0,05 ^{ns}	-0,12 ^{ns}
NGF (grãos fileira ⁻¹)	0,27 **	0,42 **	0,20 ^{ns}
P300 (g parcela ⁻¹)	0,39 **	0,38 **	0,20 *
CG (cm)	0,29 **	0,21 *	0,05 ^{ns}
PRO (espigas pl ⁻¹)	0,18 ^{ns}	0,25 *	0,02 ^{ns}

* e ** significativo a 5% e a 1% de probabilidade, respectivamente. ^(a)PG: produção de grãos, NF: número de fileiras, NGF: número de grãos por fileira, P300: peso de 300 grãos, PRO: prolificidade

Os coeficientes de correlação (r) entre os efeitos epistáticos de plantas F_2 e as médias das gerações de retrocruzamento com as linhagens genitoras L08-05F (G_{RC1}) e L38-05D (G_{RC2}) também foram predominantemente baixos ($r \leq 0,45$) para todos os caracteres nos dois grupos, variando de $r=0,12^{ns}$ a $0,39^{**}$ para $\overline{G_{RC1}}$ e de $r=0,03^{ns}$ a $0,35^{**}$ para $\overline{G_{RC2}}$, no grupo SE; e variando de $r=0,13^{ns}$ a $0,39^{**}$ para $\overline{G_{RC1}}$ e de $r=0,05^{ns}$ a $0,42^{**}$ para $\overline{G_{RC2}}$, no grupo CE. Desse modo, também não foram detectadas associações entre os efeitos epistáticos e as performances das progênies. Para todos os caracteres em que a correlação foi significativa, os efeitos epistáticos e as médias dos caracteres foram correlacionados positivamente (Tabelas 23 e 24). Para PG, outros autores também não observaram associações da performance dos genótipos com os efeitos epistáticos estimados, como Eta-Ndu and Openshaw (1999) que utilizaram o TTC e Velásquez et al. (2008) que utilizaram médias de gerações.

3.4. Considerações finais

Os resultados deste estudo indicaram a presença de variabilidade genética na população originada do cruzamento L08-05F x L38-05D para todos os caracteres. Embora os efeitos aditivos tenham sido a principal fonte de variação para produção de grãos e componentes de produção, foi detectada epistasia (Z) para todos os caracteres, exceto comprimento de grão no grupo sem estresse (SE) e comprimento de grão e prolificidade no grupo com estresse (CE). A epistasia foi importante para maior número de caracteres no grupo SE do que no grupo CE, o que poderia confirmar os resultados de outras pesquisas que sugerem que a epistasia seria mais importante nos ambientes extremos (Jinks et al. 1973; Wolf and Hallauer 1997). Porém, não foi detectada interação epistasia x ambientes ($Z \times E$)

em nenhum dos grupos, bem como também não se detectou epistasia x ambientes dentro de grupos ($Z \times E/S$), indicando que os efeitos epistáticos não diferiram entre os ambientes dentro de grupos. Em geral, a epistasia também não diferiu entre os grupos ($Z \times S$), exceto para número de fileiras e prolificidade. Em nível de médias as magnitudes dos efeitos epistáticos detectados foram mais evidentes do que as magnitudes em nível de variâncias, como pode ser observado nas elevadas amplitudes de variação dos efeitos epistáticos em plantas F_2 . Porém, não foram detectados coeficientes de correlação (r) de alta magnitude ($r \geq 0,45$) entre as médias das progênies nos retrocruzamentos e os efeitos epistáticos, o que possivelmente se deve à característica bidirecional desses efeitos.

O delineamento genético *triple test cross* (TTC) (Kearsey and Jinks 1968) tem se mostrado eficiente para a detecção da epistasia, pois permite a obtenção de estimativas da variância epistática independentes das estimativas de variâncias aditiva, dominante e de suas interações com ambientes, como confirmado neste estudo. No entanto, esse é um delineamento complexo que exige a obtenção de três tipos de progênies (RC_1 , RC_2 e RC_3) e de populações grandes, de modo que poucos trabalhos o têm utilizado. Além disso, a inclusão da epistasia aumenta a complexidade dos modelos, elevando o grau de dificuldade das análises estatístico-genéticas. Por outro lado, as dificuldades inerentes à estimação da epistasia não implicam que esse efeito esteja ausente ou seja pouco importante para os caracteres quantitativos (Hallauer 2007).

Ignorar a presença da epistasia para caracteres de importância econômica no milho, como produção de grãos e componentes, pode causar vieses na interpretação das estimativas de componentes de variância e parâmetros genéticos importantes para o melhoramento, como grau médio de dominância e coeficientes de herdabilidades. Portanto, quando a epistasia está presente e é desconsiderada, a resposta à seleção observada pode ser diferente da esperada (Eta-Ndu and Openshaw 1999; Sofi et al. 2007).

Na literatura alguns estudos têm reportado que a epistasia pode estar relacionada à depressão por endogamia e à heterose (Melchinger et al. 2007; Tang et al. 2010; Melo et al. 2014). Tang et al. (2010) mapearam QTL para produção de grãos e componentes em milho, identificando interações epistáticas que, juntamente aos efeitos de dominância, foram atribuídas à base genética da heterose em uma população amplamente cultivada na China. No entanto, nos programas de melhoramento, devido ao avanço da endogamia para obtenção de linhagens dentro de grupos heteróticos, o que ocorre simultaneamente com a avaliação dos híbridos entre grupos heteróticos distintos, tem se selecionado não apenas combinações gênicas favoráveis (Melchinger et al. 1988; Lamkey et al. 1995; Silva 2011), mas também interações epistáticas favoráveis, possibilitando a fixação desses efeitos epistáticos naquelas linhagens com boa capacidade específica de combinação. Em programas de seleção recorrente, Rasmusson and Philips (1997) consideram a epistasia como uma das razões para o contínuo sucesso dos ciclos avançados de seleção, principalmente devido ao componente aditivo x aditivo da variância epistática, que é um dos mecanismos que mantêm o progresso com a seleção.

As médias dos caracteres quantitativos são altamente influenciadas pelas condições ambientais, principalmente, pela ocorrência de estresse hídrico, bem como as variâncias genéticas e epistáticas desses caracteres. Em vista disso, é necessário que se avalie esses caracteres em diferentes locais, safras e anos; e se estime esses parâmetros e suas interações com os efeitos ambientais, visando a aumentar a precisão da seleção dos materiais com as melhores combinações gênicas, bem como com interações epistáticas favoráveis para tolerância ao estresse hídrico. Neste estudo, porém, não foram detectadas interações epistasia x grupos ($Z \times S$) para a maioria dos caracteres, sugerindo-se que as interações epistáticas não foram afetadas pelo estresse hídrico ou que não foi possível detectar interações $Z \times S$ significativas para a maioria dos caracteres apenas com dados fenotípicos. Desse modo, sugere-se que sejam feitos mais estudos aliando o delineamento TTC a estudos moleculares e de mapeamento de QTL.

Referências

- Aguiar AM (2003) Use of the design III with molecular markers for the genetic analysis of grain yield and its components in maize. Thesis, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Aguiar AM, Carlini-Garcia LA, Silva AR da, et al (2003) Combining ability of inbred lines of maize and stability of their respective single-crosses. *Sci Agric* 60:83–89. doi: 10.1590/S0103-90162003000100013
- Almeida GD, Makumbi D, Magorokosho C, et al (2013) QTL mapping in three tropical maize populations reveals a set of constitutive and adaptive genomic regions for drought tolerance. *Theor Appl Genet* 126:583–600. doi: 10.1007/s00122-012-2003-7
- Andrade JA da C, Miranda Filho JB (2008) Quantitative Variation in the Tropical Maize Population, Esalq-Pb1. *Sci Agric* 65:174–182.
- Aragão TR de P (2012) Testcrosses by sowing dates interaction and implications for maize breeding. Dissertation, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Araus JL, Serret MD, Edmeades GO (2012) Phenotyping maize for adaptation to drought. *Front Physiol* 3 AUG:1–20. doi: 10.3389/fphys.2012.00305
- Austin DF, Lee M (1998) Detection of Quantitative Trait Loci for Grain Yield and Yield Components in Maize across Generations in Stress and Nonstress Environments. *Crop Sci* 38:1296–1308.
- Azizi F, Rezai AM, Saeidi G (2006) Generation Mean Analysis to estimate genetic parameters for different traits in two crosses of corn inbred lines at three planting densities. *J Agric Sci Technol* 8:153–169.
- Bekavac G, Purar B, Stojaković M, et al (2007) Genetic analysis of stay-green trait in broad-based maize populations. *Cereal Res Commun* 35:31–41. doi: 10.1556/CRC.35.2007.1.5
- Belicuas PR (2009) Inheritance study of stay-green, yield and its components in maize using the design III and QTL mapping. Thesis, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Bento DAV (2006) Mapping QTLs for grain yield and its components in a tropical maize population. Thesis, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Beyene Y, Mugo S, Semagn K, et al (2013) Genetic distance among doubled haploid maize lines and their testcross performance under drought stress and non-stress conditions. *Euphytica* 192:379–392. doi: 10.1007/s10681-013-0867-5
- Beyene Y, Semagn K, Crossa J, et al (2016) Improving maize grain yield under drought stress and non-stress environments in sub-saharan africa using marker-assisted recurrent selection. *Crop Sci* 56:344–353. doi: 10.2135/cropsci2015.02.0135
- Blanc G, Charcosset A, Mangin B, et al (2006) Connected populations for detecting quantitative trait loci and testing for epistasis: An application in maize. *Theor Appl Genet* 113:206–224. doi: 10.1007/s00122-006-0287-1
- Blum A (1982) Evidence for genetic variability in drought resistance and its implications for plant breeding. In: Drought resistance in crops with emphasis on rice. International Rice Research Institute, Los Banos, pp 53–68
- Bolaños J, Edmeades GO (1993) Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. II. Responses in reproductive behavior. *F Crop Res* 31:253–268. doi: 10.1016/0378-4290(93)90065-U
- Bolaños J, Edmeades GO (1996) The importance of the anthesis-silking interval in breeding for drought tolerance in tropical maize. *F Crop Res* 48:65–80.
- Burdick RK, Graybill F. (1992) Confidence intervals on variance components. Marcel Dekker, New York

- Câmara TMM, Bento DAV, Alves GF, et al (2007) Genetic parameters of drought tolerance related traits in tropical maize. *Bragantia* 66:595–603. doi: 10.1590/S0006-87052007000400009
- Ceballos H, Pandey S, Narro L, Perez-Velázquez JC (1998) Additive, dominant, and epistatic effects for maize grain yield in acid and non-acid soils. *Theor Appl Genet* 96:662–668. doi: 10.1007/s001220050786
- Comstock RE, Robinson HF (1952) Estimation of average dominance of genes. In: Gowen JW (ed) *Heterosis: a record of researches directed toward explaining and utilizing the vigor of hybrids*. Iowa State College Press, Ames, pp 494–516
- DeLougherty RL, Crookston RK (1979) Harvest Index of Corn Affected by Population Density, Maturity Rating, and Environment. *Agron J* 71:577–580.
- Díaz RJS (2011) Epistasis for yield and plant traits in maize. Thesis, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Dudley JW, Johnson GR (2009) Epistatic models improve prediction of performance in corn. *Crop Sci* 49:763–770. doi: 10.2135/cropsci2008.08.0491
- Edmeades GO (2013) Progress in Achieving and Delivering Drought Tolerance in Maize - An Update by. Ithaca, NY
- Eta-Ndu JT, Openshaw SJ (1999) Epistasis for Grain Yield in Two F₂ Populations of Maize. *Crop Sci* 39:346–352.
- Frascaroli E, Canè MA, Landi P, et al (2007) Classical genetic and quantitative trait loci analyses of heterosis in a maize hybrid between two elite inbred lines. *Genetics* 176:625–644. doi: 10.1534/genetics.106.064493
- Fritsche-Neto R, Vieira RA, Scapim CA, et al (2012) Updating the ranking of the coefficients of variation from maize experiments. *Acta Sci - Agron* 34:99–101. doi: 10.4025/actasciagron.v34i1.13115
- Gonzalo M, Holland JB, Vyn TJ, McIntyre LM (2010) Direct mapping of density response in a population of B73 x Mo17 recombinant inbred lines of maize (*Zea Mays* L.). *Heredity* (Edinb) 104:583–599. doi: 10.1038/hdy.2009.140
- Hallauer AR (2007) History, contribution, and future of quantitative genetics in plant breeding: Lessons from maize. *Crop Sci*. doi: 10.2135/cropsci2007.04.0002IPBS
- Hallauer AR, Carena MJ, Miranda Filho JB (2010) *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Springer, New York
- Hartley HO (1950) The use of range in analysis of variance. *Biometrika* 37:271–280.
- Hauck AL, Richard Johnson G, Mikel MA, et al (2014) Generation means analysis of elite ex-plant variety protection commercial inbreds: A new public maize genetics resource. *Crop Sci* 54:174–189. doi: 10.2135/cropsci2013.03.0172
- Hinze LL, Lamkey KR (2003) Absence of epistasis for grain yield in elite maize hybrids. *Crop Sci* 43:46–56. doi: 10.2135/cropsci2003.0046
- Howard R, Carriquiry AL, Beavis WD (2014) Parametric and nonparametric statistical methods for genomic selection of traits with additive and epistatic genetic architectures. *G3* (Bethesda) 4:1027–1046. doi: 10.1534/g3.114.010298
- Jinks JL, Perkins JM, Pooni HS (1973) The incidence of epistasis in normal and extreme environments. *Heredity* (Edinb) 31:263–269.
- Kearsey MJ, Jinks JL (1968) A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. *Heredity* (Edinb) 23:403–9. doi: 10.1038/hdy.1968.52
- Kearsey MJ, Pooni HS (1996) *The Genetical Analysis of Quantitative Traits*, 1a. Chapman & Hall, London

- Khan AA, McNeilly T (2005) Triple Test Cross Analysis for Salinity Tolerance based upon Seedling Root Length in Maize (*Zea mays* L.). *Breed Sci* 55:321–325. doi: 10.1270/jsbbs.55.321
- Knapp SJ, Stroup WW, Ross WM (1985) Exact confidence intervals for heredity on a progeny mean basis. *Crop Sci* 25:192–194.
- Lamkey KR, Schnicker BL, Melchinger AE (1995) Epistasis in an Elite Maize Hybrid and Choice of Generation for Inbred Line Development. *Crop Sci* 35:1272–1282.
- Mackay TFC (2014) Epistasis and quantitative traits: using model organisms to study gene-gene interactions. *Nat Rev Genet* 15:22–33. doi: 10.1038/nrg3627
- Mather K (1949) *Biometrical Genetics: the study of continuous variation*. Dour Publications, London
- Melchinger AE, Schmidt W, Geiger HH (1988) Comparison of Testcrosses Produced from F₂ and First Backcross Populations in Maize. *Crop Sci* 28:743–749. doi: 10.2135/cropsci1988.0011183X002800050004x
- Melchinger AE, Utz HF, Piepho HP, et al (2007) The role of epistasis in the manifestation of heterosis: A systems-oriented approach. *Genetics* 177:1815–1825. doi: 10.1534/genetics.107.077537
- Melo WMC, Balestre M, Pinho RG V, Bueno Filho JSS (2014) Genetic control of the performance of maize hybrids using complex pedigrees and microsatellite markers. *Euphytica* 195:331–344. doi: 10.1007/s10681-013-0999-7
- Mendoza PJG (2011) Epistasis for grain yield and yield components in maize. Thesis, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Mihaljevic R, Utz HF, Melchinger AE (2005) No evidence for epistasis in hybrid and per se performance of elite European flint maize inbreds from generation means and QTL analyses. *Crop Sci* 45:2605–2613. doi: 10.2135/cropsci2004.0760
- Moreno-Gonzalez J, Dudley JW (1981) Epistasis in Related and Unrelated Maize Hybrids Determined by Three Methods. *Crop Sci* 21:644–651.
- Perkins JM, Jinks JL (1973) The assessment and specificity of environmental and genotype-environmental components of variability. *Heredity (Edinb)* 30:111–126.
- Pimentel Gomes F (2009) *Experimental statistics course*, 15th edn. FEALQ, Piracicaba
- Rasmusson DC, Philips RL (1997) Plant Breeding Progress and Genetic Diversity from De Novo Variation and Elevated Epistasis. *Crop Sci* 37:303–310.
- SAS Institute Inc (2008) *Statistical analysis software: SAS 9.2*.
- Schnicker BJ (1992) Comparison of genetic variances in F₂ and backcross populations of maize. Iowa State University
- Searle SR, Casella G, McCulloch CE (2006) *Variance components*. John Wiley & Sons
- Shapiro SS, Wilk MB (1965) An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika* 52:591–611.
- Silva AR, Souza Jr. CL De, Aguiar AM, Souza AP de (2004) Estimates of genetic variance and level of dominance in a tropical maize population. I. Grain yield and plant traits. *Maydica* 49:65–71.
- Silva DVF e (2011) Epistasis in maize testcrosses. Thesis, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Silva JC, Hallauer AR (1975) Estimation of epistatic variance in Iowa Stiff Stalk Synthetic Maize. *J Hered* 66:290–296.
- Singh SB, Gupta BB (2008) Triple Test Cross analysis to detect of epistasis for morpho-physiological traits related to drought tolerance and yield components in maize (*Zea mays* L.). *J Res* 7:202–209.

- Sofi PA, Rather AG, Warsi MZK (2007) Implications of Epistasis in Maize Breeding. *Int J Plant Breed Genet* 1:1–11.
- Sofi P, Rather AG, Venkatesh S (2006) Triple test cross analysis in maize (*Zea mays* L.). *Indian J Crop Sci* 1:191–193.
- Steinhoff J, Liu W, Maurer HP, et al (2011) Multiple-line cross quantitative trait locus mapping in european elite maize. *Crop Sci* 51:2505–2516. doi: 10.2135/cropsci2011.03.0181
- Stubber CW, Edwards MD, Wendel JF (1987) Molecular-marker-facilitated investigations of quantitative trait loci in maize. II. Factors influencing yield and its component traits. *Crop Sci* 27:639–648. doi: 10.2135/cropsci1987.0011183X002700040006x
- Sughrue JR, Hallauer AR (1997) Analysis of the diallel mating design for maize inbred lines. *Crop Sci* 37:400–405.
- Tang J, Yan J, Ma X, Teng W (2010) Dissection of the genetic basis of heterosis in an elite maize hybrid by QTL mapping in an immortalized F₂ population. *Theor Appl Genet* 120:333–340. doi: 10.1007/s00122-009-1213-0
- Velásquez JCP, Souza Jr CL, Narro LA, et al (2008) Genetic effects for maize traits in acid and non-acid soils. *Genet Mol Biol* 97:89–97.
- Veldboom LR, Lee M (1994) Molecular-marker-facilitated studies of morphological traits in maize. II: Determination of QTLs for grain yield and yield components. *Theor Appl Genet* 89:451–458. doi: 10.1007/BF00225380
- Veldboom LR, Lee M (1996a) Genetic Mapping of Quantitative Trait Loci in Maize in Stress and Nonstress Environments: I. Grain Yield and Yield Components. *Crop Sci* 36:1310–1319.
- Veldboom LR, Lee M (1996b) Genetic Mapping of Quantitative Trait Loci in Maize in Stress and Nonstress Environments: II. Plant Height and Flowering. *Crop Sci* 36:1320–1327.
- Wolf DP, Hallauer AR (1997) Triple Test Cross Analysis to Detect Epistasis in Maize. *Crop Sci* 37:763–770.
- Wolf DP, Peternelli LA, Hallauer AR (2000) Estimates of Genetic Variance in an F₂ Maize Population. *J Hered* 91:384–391.
- Wolf JB, Leamy LJ, Routman EJ, Cheverud JM (2005) Epistatic pleiotropy and the genetic architecture of covariation within early and late-developing skull trait complexes in mice. *Genetics* 171:683–694. doi: 10.1534/genetics.104.038885
- Ziyomo C, Bernardo R (2013) Drought tolerance in maize: Indirect selection through secondary traits versus genomewide selection. *Crop Sci* 53:1269–1275. doi: 10.2135/cropsci2012.11.0651

4. EPISTASIA E PARÂMETROS GENÉTICOS EM MILHO: COVARIÂNCIAS, CORRELAÇÕES E EPISTASIA PLEIOTRÓPICA

RESUMO

Pleiotropia e epistasia são efeitos genéticos que afetam os caracteres quantitativos, porém têm sido pouco analisados em conjunto, em parte devido às metodologias de análise envolverem grande complexidade. Entre as implicações desses efeitos estão o controle de mais de um caráter por um mesmo loco e interações entre locos afetando o fenótipo. Diante disso, os objetivos neste estudo foram analisar as covariâncias e coeficientes de correlação para produção de grãos, caracteres da planta e componentes de produção. Para isso foi utilizado o delineamento *triple test cross* (TTC), em que duas linhagens contrastantes foram cruzadas; foi obtida a geração F_1 , que foi autofecundada, obtendo-se a geração F_2 . Na geração $F_{2,3}$, 100 progênies foram retrocruzadas com as linhagens genitoras e com a F_1 , gerando 300 progênies de retrocruzamentos. Essas progênies foram avaliadas em um delineamento alpha látice 15 x 20, em oito ambientes, com duas repetições por ambiente. Foram realizadas análises de covariâncias para todas as combinações entre pares de caracteres, sendo eles produção de grãos (PG), acamamento e quebramento de plantas (ACQ), dias para os florescimentos masculino (FM) e feminino (FF), intervalo entre florescimentos (IF), altura da planta (AP) e da espiga (AE), posição relativa da espiga (PRE), *stay green* (SG), número de fileiras (NF), número de grãos por fileira (NGF), peso de 300 grãos (P300), comprimento de grão (CG) e prolificidade (PRO). Foram estimados os coeficientes de correlação fenotípica, genética, aditiva, dominante e epistática. Os coeficientes de correlação fenotípica apresentaram magnitudes similares aos coeficientes de correlação genética para a maioria dos caracteres, bem como a maioria dos coeficientes de correlação aditiva foram similares aos coeficientes de correlação genética. Foram detectados coeficientes de correlação epistática para 29,67% das combinações, indicando a presença de epistasia pleiotrópica entre caracteres importantes, como PGxFF; PGxSG; PGxNGF; PGxP300; entre os caracteres de florescimento e entre os caracteres de estatura, as quais podem estar sendo causadas por interações entre locos pleiotrópicos ou por interações epistáticas que afetam múltiplos caracteres. Também foram traçadas redes de correlações ponderadas que permitiram visualizar a formação de agrupamentos, os quais indicam a presença de pleiotropia modular no controle desses caracteres. Os poucos estudos sobre epistasia pleiotrópica reportados na literatura têm utilizado apenas marcadores moleculares para o mapeamento de QTL em animais e, portanto, este é o primeiro relato de epistasia pleiotrópica em plantas e, especificamente em milho, utilizando um delineamento genético. A complexidade do genoma indicada neste estudo pela presença de pleiotropia, interações epistáticas e epistasia pleiotrópica, dificulta a predição dos valores genotípicos de genótipos a serem liberados como cultivares apenas com marcadores moleculares, devendo os mesmos serem selecionados em experimentos a campo.

Palavras-chave: Coeficientes de correlação; Correlação epistática; Epistasia diferencial; Pleiotropia; Pleiotropia epistática; *Triple test cross*; *Zea mays* L.

ABSTRACT

Pleiotropy and epistasis are genetic effects that affect quantitative traits, but they have been uncommonly analyzed together, in part because methodologies of analysis involve great complexity. Among implications of these effects is the control of more than one trait by the same locus and interactions between loci affecting phenotype. Therefore, the objectives of this study were to analyze covariance and correlation coefficients for grain yield, plant traits, and yield components. For this, triple test cross (TTC) design was used, in which two contrasting lines were crossed; F_1 generation was obtained, which was self-pollinated, obtaining F_2 generation. In generation $F_{2,3}$ 100 progenies were backcrossed to parent lines and to F_1 , generating 300 backcrosses progenies. These progenies were evaluated in a 15 x 20 alpha lattice design, in eight environments, with two replicates per environment. Covariance analyses were performed for all combinations of pairs of traits, which were: grain yield (GY), days to anthesis (DA), days to silking (DS), anthesis-silking interval (ASI), plant height (PH), ear

height (EH), ear placement (EP), root and stalk lodging (PL), stay green (SG), kernel rows (KR), kernels per row (KPR), 300-grain weight (300W), kernel depth (KD) and prolificacy (PRO). Coefficients of phenotypic, genetic, additive, dominant and epistatic correlation were estimated. Phenotypic correlation coefficients presented similar magnitudes to coefficients of genetic correlation for most of the traits, as well as the majority of additive correlation coefficients were also similar to genetic correlation coefficients. Epistatic correlation coefficients were detected for 29.67% of pairs of traits, indicating the presence of pleiotropic epistasis among important traits, such as GYxDS; GYxSG; GYxKPR; GYx300W; and between flowering traits and height traits, which may be caused by interactions between pleiotropic loci ou epistatic interaction that affect multiple traits. Also weighed networks correlations were built, which allowed visualizing the formation of clusters, which indicated the presence of modular pleiotropy in the control of these traits. The few studies reported to pleiotropic epistasis have only used molecular markers to mapping QTL in animals and therefore this is the first report of pleiotropic epistasis in plants and specifically in maize, using a genetic design. The complexity of the genome indicated in this study by the presence of pleiotropy, epistatic interactions, and pleiotropic epistasis makes it difficult to predict values of genotypes to be released as cultivars only with molecular markers, then, they should be selected in field experiments.

Keywords: Correlation coefficients; Epistatic correlation; Differential epistasis; Pleiotropy; Epistatic pleiotropy; Triple test cross; *Zea mays* L.

4.1. Introdução

Muitos estudos recentes vêm demonstrando que a variação dos caracteres quantitativos se deve não apenas ao *background* genético, mas a uma gama de interações entre os locos que controlam esses caracteres (Cheverud et al. 2004; Pavlicev et al. 2011; Mackay 2014). Locos pleiotrópicos podem gerar covariâncias entre caracteres e a epistasia pode afetar a pleiotropia desses locos. Trata-se de um efeito chamado de epistasia pleiotrópica, o qual pode afetar as covariâncias e, conseqüentemente, as correlações entre caracteres. No entanto, pleiotropia e epistasia pleiotrópica ainda são pouco estudadas devido à complexidade envolvida nas análises.

As correlações entre caracteres podem ser causadas pela ligação entre locos que se situam próximos, os quais segregam juntos; ou por pleiotropia, em que dois ou mais caracteres são controlados pelo mesmo loco. A distinção entre as causas das correlações, se por ligação entre locos ou por pleiotropia, é complexa (Flint and Mackay 2009). Todavia, correlações causadas por ligação podem ser dissipadas pela meiose após alguns ciclos de cruzamentos aleatórios ou autofecundação. Por sua vez as correlações causadas por pleiotropia possuem uma base fisiológica e são mais permanentes do que as causadas por ligação (Bernardo 2010).

Segundo Balestre et al. (2012), a pleiotropia deve ser considerada nos estudos de herança dos caracteres quantitativos, podendo facilitar o desenvolvimento de novas estratégias de seleção. Trata-se de um fenômeno extremamente complexo, que pode afetar as respostas à seleção em todas as espécies, afetando principalmente a seleção para múltiplos caracteres. De acordo com os autores, no contexto do melhoramento genético a pleiotropia tem sido relacionada apenas às correlações genéticas, onde se procura distingui-la apenas da ligação entre locos, que é um evento temporário. No entanto, na literatura são reportados dois tipos de pleiotropia, a ubíqua ou universal e a modular. Na pleiotropia universal um determinado loco afetaria todos os caracteres e caso ocorresse uma mutação, esta afetaria todo o fenótipo do indivíduo (Mackay et al. 2009). Por outro lado, na pleiotropia modular um loco afetaria apenas caracteres complementares ou mais relacionados, sendo esta definição mais aceita pela maioria dos trabalhos (Cheverud et al. 2004; Balestre et al. 2012).

Algumas pesquisas têm reportado que a epistasia pode atuar sobre múltiplos caracteres simultaneamente, afetando a covariância e correlação entre eles (Wolf et al. 2005; Wolf et al. 2006), enquanto outras reportam efeitos da epistasia especificamente em locos pleiotrópicos (Cheverud et al. 2004; Pavlicev et al. 2008; Balestre et al. 2012).

No entanto, os estudos sobre a epistasia pleiotrópica ainda são iniciais e a maioria utiliza marcadores moleculares para o mapeamento de QTL em animais (Cheverud et al. 2004; Wolf et al. 2005).

Em milho alguns trabalhos têm sugerido a presença de epistasia pleiotrópica; incluindo estudos com a mesma população deste estudo (Díaz 2011; Mendoza 2011; Silva 2011; Morais 2012). Porém, esses autores não realizaram análises de covariâncias entre caracteres, de modo que os resultados não confirmam a presença de epistasia pleiotrópica. Em vista disso, os objetivos neste estudo foram estimar as covariâncias e os coeficientes de correlação entre produção de grãos, caracteres da planta e componentes de produção.

4.2. Material e métodos

4.2.1. Material genético

Das linhagens endogâmicas L08-05F (grãos duros alaranjados) e L38-05D (grãos dentados amarelos), desenvolvidas pelo Programa de Melhoramento de Milho do Departamento de Genética da ESALQ/USP foram obtidos os materiais avaliados neste estudo. Essas linhagens pertencem a grupos heteróticos distintos, apresentam divergência genética para diversos caracteres e elevada capacidade específica de combinação para produção de grãos e demais caracteres de importância agrônoma. A descrição detalhada das mesmas pode ser encontrada no capítulo 2 e em Aguiar et al. (2003).

Essas linhagens foram cruzadas, obtendo-se a geração F_1 , que foi autofecundada, gerando a população F_2 . Uma amostra de 100 plantas F_2 foi autofecundada, dando origem a 100 progênies $F_{2.3}$. Essas progênies foram retrocruzadas para ambas as linhagens genitoras e para a geração F_1 , em campos isolados de despendoamento, segundo o delineamento *triple test cross* (TTC), proposto por Kearsey and Jinks (1968). O procedimento completo dos retrocruzamentos foi descrito no capítulo 2. Foram geradas 100 progênies de retrocruzamento com cada genitor e com a geração F_1 , resultando em 300 progênies de retrocruzamentos. A utilização de progênies $F_{2.3}$ foi um artifício para se obter sementes suficientes, dado que essas progênies possuem, em média, a mesma constituição gamética das plantas F_2 que lhes originaram.

4.2.2. Procedimento experimental

As 300 progênies foram avaliadas em oito ambientes. Cada ambiente foi composto pela combinação entre ano agrícola, estação experimental e data de semeadura, os quais foram: anos agrícolas 2008/2009, 2009/2010; estações experimentais, Caterpillar (loais I e II) e Anhembi (loais I, II e III), ambas da ESALQ/USP; e primeira e segunda época de semeadura (Tabela 25). Mais detalhes do procedimento experimental encontram-se no capítulo 2.

Tabela 25. Caracterização dos oito ambientes de avaliação localizados no município de Piracicaba, SP

Ambiente	Localização ^(a)	Ano agrícola	Irrigação ^(b)	Época de plantio ^(c)
1	E.E.Caterpillar – I	2008/09	Ausente	1ª época
2	E.E.Anhembi – I	2008/09	Presente	1ª época
3	E.E.Anhembi – I	2009/10	Presente	1ª época
4	E.E.Caterpillar – I	2009/10	Ausente	1ª época
5	E.E.Caterpillar – II	2008/09	Ausente	2ª época
6	E.E.Anhembi – II	2009/10	Ausente	1ª época
7	E.E.Anhembi – III	2009/10	Ausente	2ª época
8	E.E.Caterpillar – II	2009/10	Ausente	2ª época

^(a)Estação experimental (E.E.); ^(b)Irrigação suplementar quando necessário; ^(c)Foram considerados 2ª época de plantio os ambientes semeados a partir do dia dez de dezembro de cada ano de avaliação.

Foram coletados dados dos caracteres: florescimento masculino (FM), em dias transcorridos desde a data do plantio até que 50% das plantas da parcela apresentassem antese; florescimento feminino (FF), em dias transcorridos da data do plantio até que 50% das plantas da parcela apresentassem estilo-estigmas visíveis; altura da planta (AP) e altura da espiga (AE), em cm planta⁻¹, obtidas da média de cinco plantas competitivas e mensuradas a partir do nível do solo até a altura da folha-bandeira e a partir do nível do solo até a inserção da primeira espiga, respectivamente; estande (E), obtido por meio da contagem do número total de plantas em cada parcela na época da colheita; *stay green* (SG) em notas de 1 a 5, avaliado em dez plantas competitivas por parcela, por dois avaliadores diferentes; acamamento de plantas (AC), plantas com, no mínimo, um ângulo de inclinação maior que 30° em relação ao eixo vertical, acrescido do número total de plantas com o colmo quebrado abaixo da primeira espiga (Q); umidade de grãos (U), em %, mensurada em amostras retiradas de cada parcela, utilizando um medidor eletrônico de umidade; produção de grãos (PG), em gramas, obtida do peso total de grãos da parcela; número de espigas (NE), que foi o número total de espigas, considerando-se aquelas de tamanho igual ou superior à média da parcela, sendo que as espigas mal formadas e/ou pequenas foram agrupadas para equivaler a uma espiga de tamanho médio; número de fileiras da espiga (NF), número de grãos por fileira (NGF), obtido de uma única fileira, diâmetro de espiga (DE) e diâmetro de sabugo (DS), que foram obtidos da média de cinco espigas representativas da parcela. A avaliação do SG foi detalhada no capítulo 2 e também por outros autores (Câmara et al. 2007; Belicuas et al. 2014).

Os caracteres analisados foram FM, FF, intervalo entre florescimentos (IF=FF-FM), AP, AE, posição relativa da espiga (PRE=AE/AP), ACQ, SG, PG (t ha⁻¹), ajustado para 15% de umidade dos grãos e para o estande médio, NF, NGF, P300, comprimento de grãos (CG=(DE-DS)/2) e prolificidade (PRO=NE/E), também ajustada para o estande médio. Para SG, como as progênes não apresentaram uniformidade de florescimento, os dados foram ajustados para FF. O caráter ACQ foi ajustado para o estande médio e transformado para $\sqrt{x\% + 0,5}$, em que $x\%$ é a porcentagem de plantas acamadas e quebradas na parcela.

4.2.3. Análises de variâncias, covariâncias e coeficientes de correlações

Inicialmente foram realizadas análises de variâncias de cada caráter, para cada ambiente, de acordo com o delineamento genético *triple test cross* (ITC), e segundo o modelo matemático da eq. (1), apresentada no capítulo 2. Para isso foi utilizado o módulo PROC GLM do programa estatístico SAS (SAS Institute Inc 2008). Em seguida,

foram feitas análises de variâncias conjuntas envolvendo os oito ambientes de avaliação (ANEXO B). No entanto, no ambiente 6, não foram avaliados os caracteres FM, FF, IF, AP, AE e PRE e, por isso, foram feitas outras análises de variâncias considerando apenas sete ambientes para todos os caracteres.

As médias ajustadas de cada par de caracteres (x e y) foram somadas para formar um novo caráter. Para esses novos caracteres foram feitas análises de covariâncias por ambiente, baseadas no modelo matemático da eq. (1) do capítulo 2, e análises de covariâncias conjuntas dos ambientes, baseadas no modelo matemático apresentado na eq. (2) do capítulo 2. O esquema dessas análises de covariâncias conjuntas encontra-se no Anexo F. Foram calculados os produtos médios para os pares de caracteres (PM_{xy}), seguindo os procedimentos descritos por Vencovsky and Barriga (1992), (eq. 42):

$$PM_{xy} = (1/2)(QM_{(x+y)} - QM_x - QM_y) \quad (42)$$

em que, $QM_{(x+y)}$, QM_x e QM_y são os quadrados médios das análises de variâncias conjuntas para os caracteres $(x + y)$, x e y .

Seguindo o procedimento para os componentes de variância, foram estimados os componentes de covariância a partir dos produtos médios das análises de covariâncias entre os caracteres x e y. Logo, foram estimadas as covariâncias fenotípicas ($C\hat{v}_{F_{xy}}$), covariâncias aditivas, dominantes, genéticas e epistáticas ($C\hat{v}_{A_{xy}}$, $C\hat{v}_{D_{xy}}$, $C\hat{v}_{G_{xy}}$ e $C\hat{v}_{Z_{xy}}$, respectivamente) (eq. 43 a 47) (ANEXO E).

$$C\hat{v}_{F_{xy}} = PM_{P_{xy}}/JKM \quad (43)$$

$$C\hat{v}_{A_{xy}} = 4 (PM_{P_{xy}} - PM_{PE_{xy}})/JKM \quad (44)$$

$$C\hat{v}_{D_{xy}} = (PM_{PC_{1xy}} - PM_{PC_{1E_{xy}}})/KM \quad (45)$$

$$C\hat{v}_{G_{xy}} = C\hat{v}_{A_{xy}} + C\hat{v}_{D_{xy}} \quad (46)$$

$$C\hat{v}_{Z_{xy}} = (PM_{Z_{xy}} - PM_{ZE_{xy}})/KM \quad (47)$$

em que, K é o número de repetições; J é o número de gerações de retrocruzamento; e M é o número de ambientes.

Foram testadas as hipóteses $H_0: PM_{xy} = 0$ e $H_0: C\hat{v}_{xy} = 0$, respectivamente, com um grau de liberdade, aos níveis de 5% e 1% de probabilidade, rejeitando-se H_0 quando o valor calculado foi maior que o valor de $\chi^2_{1,\alpha}$ tabelado. Essas hipóteses foram testadas por uma adaptação do teste estatístico T_n de Pillai, , apresentada por Silva (2015), que avalia a independência de dois conjuntos de variáveis e possui uma distribuição que se aproxima da distribuição de qui-quadrado, com um grau de liberdade ($T_n \approx \chi^2_1$), eq. (48 e 49):

$$T_n = GL_{FC} \frac{(PM_{xy})^2}{QM_x QM_y} \approx \chi^2_1 \quad (48)$$

$$T_n = GL_{FC} \frac{(C\hat{v}_{xy})^2}{\hat{\sigma}_x^2 \hat{\sigma}_y^2} \approx \chi^2_1 \quad (49)$$

em que, GL_{FC} refere-se aos graus de liberdade associados à respectiva fonte de covariação; $(PM_{xy})^2$ é o quadrado do produto médio entre x e y, associado à respectiva fonte de covariação; QM_x e QM_y são os quadrados médios de x

e y, respectivamente; $(C\hat{\sigma}v_{xy})^2$ é o quadrado da covariância entre x e y, associado à respectiva fonte de covariação; $\hat{\sigma}_x^2$ e $\hat{\sigma}_y^2$ são as variâncias de x e y, respectivamente.

Ressalte-se que mesmo que um PM_{xy} não difira de zero, as covariâncias que o compõem podem diferir, uma vez que elas podem apresentar sinais opostos (positivos e negativos). Para as covariâncias que diferiram significativamente de zero, foram estimados os coeficientes de correlações fenotípicas ($\hat{r}_{F_{xy}}$), aditivas ($\hat{r}_{A_{xy}}$), dominantes ($\hat{r}_{D_{xy}}$), genéticas ($\hat{r}_{G_{xy}}$) e epistáticas ($\hat{r}_{Z_{xy}}$) entre caracteres, eq. (50 a 54):

$$\hat{r}_{F_{xy}} = C\hat{\sigma}v_{F_{xy}}/\hat{\sigma}_{F_x}\hat{\sigma}_{F_y} \quad (50)$$

$$\hat{r}_{A_{xy}} = C\hat{\sigma}v_{A_{xy}}/\hat{\sigma}_{A_x}\hat{\sigma}_{A_y} \quad (51)$$

$$\hat{r}_{D_{xy}} = C\hat{\sigma}v_{D_{xy}}/\hat{\sigma}_{D_x}\hat{\sigma}_{D_y} \quad (52)$$

$$\hat{r}_{G_{xy}} = C\hat{\sigma}v_{G_{xy}}/\hat{\sigma}_{G_x}\hat{\sigma}_{G_y} \quad (53)$$

$$\hat{r}_{Z_{xy}} = C\hat{\sigma}v_{Z_{xy}}/\hat{\sigma}_{Z_x}\hat{\sigma}_{Z_y} \quad (54)$$

em que, $\hat{\sigma}_{F_x}$ e $\hat{\sigma}_{F_y}$ são as estimativas dos desvios padrão fenotípicos para os caracteres x e y; $\hat{\sigma}_{A_x}$ e $\hat{\sigma}_{A_y}$, $\hat{\sigma}_{D_x}$ e $\hat{\sigma}_{D_y}$, $\hat{\sigma}_{G_x}$ e $\hat{\sigma}_{G_y}$, $\hat{\sigma}_{Z_x}$ e $\hat{\sigma}_{Z_y}$, são as estimativas dos desvios padrão aditivos, dominantes, genéticos e epistáticos para x e y, respectivamente. Esses desvios padrão foram calculados como as raízes quadradas das respectivas variâncias, as quais foram apresentadas no capítulo 2 (eq. 32, 14, 15, 34, e 22, respectivamente).

Foi utilizado o teste *t* para testar as significâncias das estimativas dos coeficientes de correlações fenotípicas, aditivas, dominantes, genéticas e epistáticas, conforme eq. (55) (Vencovsky and Barriga 1992):

$$t = \hat{r}_{xy}/\hat{\sigma}_{\hat{r}_{xy}} \quad (55)$$

em que, $\hat{\sigma}_{\hat{r}_{xy}}$ é a variância associada à estimativa do coeficiente de correlação ($\hat{r}_{xy}$), sendo que essas variâncias foram adaptadas, seguindo os procedimentos de Vencovsky and Barriga (1992) (ANEXO G).

Covariâncias e correlações que não diferiram significativamente de zero foram consideradas iguais a zero. A epistasia pleiotrópica foi detectada nos casos em que $C\hat{\sigma}v_{Z_{xy}}$ e $\hat{r}_{Z_{xy}}$ foram significativas, sugerindo que há efeitos epistáticos influenciando na expressão dos dois caracteres x e y. Ressalte-se que as significâncias dos coeficientes $\hat{r}_{A_{xy}}$, $\hat{r}_{D_{xy}}$, $\hat{r}_{G_{xy}}$ e $\hat{r}_{Z_{xy}}$ devem ser interpretadas com certas ressalvas, devido aos erros associados aos componentes para se obter as significâncias, os quais são baseados no desvio padrão dos coeficientes de correlação ($\hat{\sigma}_{\hat{r}_{xy}}$).

Foram construídas redes de correlações ponderadas a partir das matrizes dos coeficientes de correlações estimados. Nessas redes, a espessura das linhas é proporcional ao valor absoluto da estimativa do coeficiente de correlação entre eles, sendo que estimativas de coeficientes de correlações positivas são representadas por linhas verdes, enquanto as negativas são representadas em vermelho. A proximidade dos nós (círculos) indica a formação de agrupamentos. Essas redes foram construídas usando o software R (R Core Team 2012), através do pacote “qgraph” (Epskamp et al. 2012).

4.3. Resultados e discussão

4.3.1. Produtos médios e covariâncias

Os produtos médios (PM) para a fonte de covariação progênes (P) diferiram de zero ($p \leq 0,05$ ou $p \leq 0,01$) para todas as combinações com o caráter PG, exceto PGxIF, PGxPRE, PGxACQ e PGxNF. Para os demais caracteres a maioria dos PM também diferiu de zero, com exceção daqueles que envolveram os caracteres IF, PRE, ACQ e NF; além de FFxAE. Para a fonte de covariação da interação progênie x ($G_{RC1}-G_{RC2}$) (Px C_1), a maioria dos PM diferiu de zero; exceto parte das combinações com os caracteres IF, PRE, ACQ e NF. Considerando a fonte de covariação da epistasia (Z), a maioria dos PM dos caracteres combinados com PG diferiram de zero, com exceção dos que envolveram os caracteres IF, AE, PRE, ACQ e NF. Para os demais caracteres, todos os PM envolvendo o caráter ACQ não diferiram de zero; bem como parte dos que incluíram IF, AP, AE, PRE, NF e PRO (ANEXOS V a FF).

As estimativas das covariâncias fenotípicas ($C\hat{d}v_{F_{xy}}$) para as combinações que envolveram o caráter ACQ, não diferiram de zero ($p \geq 0,05$ ou $p \geq 0,01$), uma vez que as covariâncias que a compõem apresentaram sentidos opostos e se anularam. Para as $C\hat{d}v_{F_{xy}}$ foram detectadas diferenças significativas de zero para 57,14% dos pares de caracteres. Para as estimativas das covariâncias genéticas ($C\hat{d}v_{G_{xy}}$) foram detectadas diferenças significativas para 72,53% dos pares de caracteres, não sendo significativos aqueles pares que envolveram os caracteres IF, PRE e NF. As estimativas das covariâncias aditivas ($C\hat{d}v_{A_{xy}}$) diferiram de zero para 64,84% das combinações entre os caracteres, não sendo significativas algumas combinações envolvendo os caracteres IF, PRE, ACQ e NF. Por sua vez, as estimativas das covariâncias de dominância ($C\hat{d}v_{D_{xy}}$) diferiram de zero para 83,52% das combinações, não sendo significativas algumas combinações incluindo os caracteres IF, PRE e SG (Tabelas 26 e 27).

Para as estimativas das covariâncias epistáticas ($C\hat{d}v_{Z_{xy}}$) foram detectadas diferenças significativas de zero para 48,35% das combinações entre caracteres, não sendo significativas aquelas combinações que envolveram os caracteres ACQ e PRO. Também não foram detectadas diferenças significativas para as $C\hat{d}v_{Z_{xy}}$ de algumas combinações com os caracteres PG, IF, AP e NF (Tabela 28).

Tabela 26. Estimativas de covariâncias fenotípicas ($C\hat{\sigma}v_{F_{xy}}$, acima da diagonal) e genéticas ($C\hat{\sigma}v_{G_{xy}}$, abaixo da diagonal), com suas respectivas significâncias, entre caracteres

Caracteres	PG	FM	FF	IF	AP	AE	PRE	SG	ACQ	NF	NGF	P300	CG	PRO
PG		-1,11 **	-1,13 **	-0,02 ns	5,89 **	3,33 **	0,00 ns	-0,12 **	-0,05 ns	0,02 ns	1,28 **	2,86 **	0,01 **	0,04 **
FM	-5,30 **		2,23 **	-0,10 ns	-4,61 **	-1,99 *	-0,01 **	0,07 *	0,08 ns	-0,10 ns	-1,92 **	-2,71 **	-0,01 *	-0,05 **
FF	-5,32 **	9,31 **		0,05 ns	-4,11 **	-1,77 ns	0,01 **	0,07 *	0,08 ns	-0,05 ns	-1,89 **	-3,03 **	-0,01 **	-0,05 **
IF	-0,02 ns	-0,38 ns	0,06 ns		0,50 ns	-0,43 ns	0,00 ns	0,00 ns	0,00 ns	0,05 *	0,03 ns	-0,32 ns	0,00 *	0,00 ns
AP	29,80 **	-20,80 **	-18,91 **	1,88 ns		54,14 **	0,05 **	-0,98 **	-0,68 ns	-0,02 ns	8,11 **	19,85 **	0,11 **	0,30 **
AE	16,69 **	217,37 **	-8,15 *	-2,22 **	217,37 **		0,06 **	-0,54 **	-0,34 ns	-0,19 ns	5,02 **	10,52 **	0,05 *	0,18 **
PRE	0,01 ns	-0,06 **	0,05 **	0,00 ns	0,17 **	0,21 **		0,00 **	0,00 ns	-0,19 ns	0,00 ns	0,00 ns	0,00 ns	0,00 ns
SG	-0,64 **	0,41 **	0,40 **	-0,01 ns	-4,85 **	-2,70 **	0,00 ns		0,01 ns	0,02 ns	-0,14 **	0,00 **	0,00 **	0,00 **
ACQ	-0,32 **	0,45 **	0,44 **	-0,01 ns	-4,08 **	-2,18 **	0,00 ns	0,07 **		0,00 ns	-0,06 ns	-0,27 ns	0,00 ns	0,00 ns
NF	0,19 ns	-0,46 ns	-0,26 ns	0,21 **	0,17 ns	-0,67 ns	0,00 ns	0,08 ns	-0,02 ns		0,11 ns	-1,40 **	0,00 ns	0,00 ns
NGF	6,78 **	-8,80 **	-8,62 **	0,18 ns	39,79 **	24,45 **	0,02 *	-0,79 **	-0,44 **	0,58 ns		2,25 **	0,02 **	0,06 **
P300	14,03 **	-13,02 **	-14,33 **	-1,30 *	90,17 **	48,72 **	0,02 ns	-3,02 **	-1,27 *	-5,25 **	12,29 **		0,03 *	0,10 **
CG	0,09 **	-0,07 **	-0,08 **	-0,01 *	0,58 **	0,28 **	0,00 ns	-0,01 **	-0,01 *	0,01 *	0,12 **	0,18 **		0,00 **
PRO	0,25 **	-0,26 **	-0,26 **	0,00 ns	1,60 **	0,95 **	0,00 ns	-0,03 **	-0,02 **	-0,01 ns	0,33 **	0,53 **	0,00 **	

PG: produção de grãos (t ha⁻¹); FM: florescimento masculino (dias), FF: florescimento feminino (dias), IF: intervalo entre florescimentos (dias), AP: altura da planta (cm planta⁻¹), AE: altura da espiga (cm planta⁻¹), PRE: posição relativa da espiga, SG: *stay green*; ACQ: acamamento e quebramento de plantas (%); NF: número de fileiras (fileiras espiga⁻¹), NGF: número de grãos por fileira (grãos fileira⁻¹), P300: peso de 300 grãos (g parcela⁻¹), CG: comprimento de grão (cm), PRO: prolificidade (espiga pl⁻¹)

Tabela 27. Estimativas de covariâncias aditivas ($C\hat{\sigma}v_{A_{xy}}$, acima da diagonal) e de dominância ($C\hat{\sigma}v_{D_{xy}}$, abaixo da diagonal), com suas respectivas significâncias, entre caracteres

Caracteres	PG	FM	FF	IF	AP	AE	PRE	SG	ACQ	NF	NGF	P300	CG	PRO
PG		-4,33 **	-4,37 **	-0,04 ns	23,11 **	12,94 **	0,00 ns	-0,44 **	-0,16 ns	0,07 ns	4,90 **	10,92 **	0,05 **	0,16 **
FM	-0,96 **		8,52 **	-0,34 ns	-16,87 **	-6,82 ns	-0,06 **	0,29 *	0,33 *	-0,37 ns	-7,51 **	-10,71 **	-0,04 *	-0,20 **
FF	-0,95 **	0,79 **		0,06 ns	-14,89 **	-5,77 ns	0,05 **	0,29 *	0,04 *	-0,18 ns	-7,36 **	-12,00 **	-0,05 **	-0,20 **
IF	0,01 ns	-0,04 *	0,00 ns		1,98 ns	-2,16 **	0,00 ns	0,00 ns	0,00 ns	0,20 **	0,16 ns	-1,28 *	-0,01 **	0,00 ns
AP	6,69 **	-3,92 **	-4,02 **	-0,10 ns		196,48 **	0,16 **	-3,97 **	-3,14 **	-0,25 ns	31,23 **	78,77 **	0,40 **	1,15 **
AE	3,75 **	-2,40 **	-2,38 **	-0,06 ns	20,89 **		0,20 **	-2,18 **	-1,71 **	-0,88 ns	19,25 **	41,70 **	0,18 **	0,70 **
PRE	0,00 ns	0,00 ns	0,00 **	0,00 **	0,00 ns	0,01 **		0,00 **	0,00 ns	0,00 ns	0,01 ns	0,01 ns	0,00 ns	0,00 *
SG	-0,20 **	0,12 **	0,11 **	-0,01 *	-0,87 **	-0,51 **	0,00 **		0,04 *	0,09 ns	-0,55 **	-2,52 **	-0,01 **	-0,02 **
ACQ	-0,16 **	0,12 **	0,11 **	-0,01 *	-0,94 **	-0,46 **	0,00 ns	0,03 **		0,00 ns	-0,24 ns	-1,03 *	0,00 ns	-0,01 ns
NF	0,12 **	-0,09 **	-0,08 **	0,01 *	0,43 **	0,20 *	0,00 ns	-0,01 ns	-0,02 **		0,43 ns	-5,43 **	0,01 ns	-0,02 ns
NGF	1,88 **	-1,28 **	-1,27 **	0,02 ns	8,56 **	5,21 **	0,00 **	-0,25 **	-0,20 **	0,15 **		8,40 **	0,06 **	0,21 **
P300	3,11 **	-2,31 **	-2,32 **	-0,02 ns	11,40 **	7,02 **	0,00 *	-0,50 **	-0,24 **	0,18 *	3,89 **		0,09 ns	0,39 **
CG	0,04 **	-0,03 **	-0,03 **	0,00 ns	0,18 **	0,10 **	0,00 ns	-0,01 **	0,00 **	0,00 **	0,06 **	0,09 **		0,00 **
PRO	0,08 **	-0,06 **	-0,06 **	0,00 ns	0,45 **	0,24 **	0,00 ns	-0,01 **	-0,01 **	0,01 **	0,12 **	0,14 **	0,00 **	

PG: produção de grãos (t ha⁻¹); FM: florescimento masculino (dias), FF: florescimento feminino (dias), IF: intervalo entre florescimentos (dias), AP: altura da planta (cm planta⁻¹), AE: altura da espiga (cm planta⁻¹), PRE: posição relativa da espiga, SG: *stay green*; ACQ: acamamento e quebramento de plantas (%); NF: número de fileiras (fileiras espiga⁻¹), NGF: número de grãos por fileira (grãos fileira⁻¹), P300: peso de 300 grãos (g parcela⁻¹), CG: comprimento de grão (cm), PRO: prolificidade (espiga pl⁻¹)

Tabela 28. Estimativas de covariâncias epistáticas ($C\hat{\sigma}v_{Z_{xy}}$), com suas respectivas significâncias, entre caracteres

Caracteres	PG	FM	FF	IF	AP	AE	PRE	SG	ACQ	NF	NGF	P300	CG	PRO
PG		-0,17 **	-0,17 **	0,00 ns	0,38 **	0,16 ns	0,00 ns	-0,03 **	0,00	0,00 ns	0,19 **	0,60 **	0,00 **	0,00
FM			0,32 **	-0,01 ns	0,05 ns	0,32 **	0,00 **	0,01 **	0,00	-0,01 ns	-0,24 **	-0,70 **	0,00 **	0,00
FF				0,01 ns	0,04 ns	0,37 **	0,00 **	0,02 **	0,00	-0,01 ns	-0,24 **	-0,71 **	0,00 **	0,00
IF					-0,01 ns	0,07 ns	0,00 **	0,00 **	0,00	0,00 ns	0,00 ns	-0,01 ns	0,00 ns	0,00
AP						3,72 **	0,01 **	-0,10 **	0,00	-0,15 **	0,52 **	1,57 **	0,01 **	0,00
AE							0,01 **	-0,07 **	0,00	-0,10 **	0,55 **	0,47 ns	0,01 **	0,00
PRE								0,00 ns	0,00	0,00 ns	0,00 **	0,00 ns	0,00 **	0,00
SG									0,00	0,00 **	-0,05 **	-0,13 **	0,00 **	0,00
ACQ										0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
NF											0,00 ns	-0,02 ns	0,00 **	0,00
NGF												0,88 **	0,01 **	0,00
P300													0,01 *	0,00
CG														0,00
PRO														

PG: produção de grãos (t ha⁻¹); FM: florescimento masculino (dias), FF: florescimento feminino (dias), IF: intervalo entre florescimentos (dias), AP: altura da planta (cm planta⁻¹), AE: altura da espiga (cm planta⁻¹), PRE: posição relativa da espiga, SG: *stay green*; ACQ: acamamento e quebramento de plantas (%); NF: número de fileiras (fileiras espiga⁻¹), NGF: número de grãos por fileira (grãos fileira⁻¹), P300: peso de 300 grãos (g parcela⁻¹), CG: comprimento de grão (cm), PRO: prolificidade (espiga pl⁻¹)

4.3.2. Coeficientes de correlação e epistasia pleiotrópica

Os coeficientes de correlações fenotípicas ($\hat{r}_{F_{xy}}$), genéticas ($\hat{r}_{G_{xy}}$), aditivas ($\hat{r}_{A_{xy}}$), de dominância ($\hat{r}_{D_{xy}}$) e epistática ($\hat{r}_{Z_{xy}}$) apresentaram algumas estimativas que não diferiram de zero apesar de terem sido estimados apenas quando as respectivas covariâncias e variâncias apresentaram diferenças significativas de zero. Ainda assim, os coeficientes de $\hat{r}_{F_{xy}}$ diferiram de zero para a maioria das combinações entre caracteres, tendo sido detectados coeficientes de $\hat{r}_{F_{xy}}$ com magnitudes variando de -0,79 (PGxFF) a 0,97 (FMxFF). Para o caráter ACQ, como as estimativas da covariância fenotípica foram consideradas iguais a zero, não foram estimados os coeficientes de $\hat{r}_{F_{xy}}$. Dentre estes coeficientes estimados ($\hat{r}_{F_{xy}}$) 9,89% apresentaram magnitudes altas ($\hat{r} \geq |0,70|$), 14,29% apresentaram magnitudes medianas ($|0,50| \leq \hat{r} < |0,70|$), 30,77% apresentaram magnitudes baixas ($\hat{r} < |0,50|$) e 45,05% dos coeficientes não diferiram de zero. Os coeficientes de $\hat{r}_{F_{xy}}$ que apresentaram as maiores magnitudes foram detectados entre PG e os caracteres do florescimento (magnitudes negativas); PG e os componentes de produção NGF e PRO (magnitudes positivas); entre FMxFF e APxAE (magnitudes positivas); entre FMxNGF e FFxNGF (magnitudes negativas); e entre AExPRE (magnitude positiva) (Tabela 29).

Foram detectados coeficientes de $\hat{r}_{G_{xy}}$ significativos para a maioria das combinações entre caracteres, variando de -0,82 (FMxPRE) a 0,98 (FMxFF). Dentre eles, 13,19% apresentaram altas magnitudes; 15,38% apresentaram magnitudes medianas; 41,76% apresentaram magnitudes baixas; e 29,67% não diferiram de zero. Foram detectados coeficientes de $\hat{r}_{G_{xy}}$ de magnitudes altas e positivas entre PG e os caracteres da estatura; PG e os componentes de produção NGF e PRO; entre os caracteres de florescimento e entre os caracteres de estatura; e para FMxAE e NGFxPRO; além de coeficientes de $\hat{r}_{G_{xy}}$ de magnitudes altas e negativas entre PG e os caracteres de florescimento; e para FMxPRE, FMxNGF e FFxNGF. Os coeficientes de $\hat{r}_{G_{xy}}$ e $\hat{r}_{F_{xy}}$ apresentaram magnitudes similares para a maioria dos caracteres (Tabela 29).

Correlações genéticas são importantes para determinar o grau de associação entre caracteres, sendo úteis na seleção indireta de um determinado caráter, que pode resultar em respostas correlacionadas à seleção maiores do que na seleção direta, caso a herdabilidade do caráter secundário seja maior do que a herdabilidade do caráter primário e a magnitude da correlação entre esses caracteres for elevada (Hallauer et al. 2010). Como citado, a correlação genética entre caracteres pode ocorrer devido à pleiotropia, caracterizada pelo controle genético de vários caracteres por um mesmo loco ou ao desequilíbrio de ligação, em que blocos gênicos localizados em um mesmo cromossomo tendem a ser transmitidos conjuntamente (Bernardo 2010).

Entre PG e os caracteres de florescimento (FM e FF) foram detectados coeficientes de $\hat{r}_{G_{xy}}$ negativos e de alta magnitude ($\hat{r}_{G_{xy}} = -0,78$ e $-0,79$, respectivamente), concordando com trabalhos da literatura (Bolaños and Edmeades 1996; Silva 2002; Câmara et al. 2007), de modo que a seleção para PG pode, consequentemente, resultar em plantas mais precoces, o que seria altamente desejável no melhoramento de milho (Tabela 29). Para esses caracteres foram detectadas magnitudes de estimativas dos coeficientes de herdabilidade em nível de médias ($\hat{h}_X^2$) muito similares (Tabela 5 do capítulo 2). Portanto, como sugerido por Silva (2002), a seleção conjunta para PG e para precocidade pode ser mais efetiva do que a seleção apenas para PG.

Tabela 29. Estimativas de coeficientes de correlação fenotípica ($\hat{r}_{F_{xy}}$, acima da diagonal) e genética ($\hat{r}_{G_{xy}}$, abaixo da diagonal), com suas respectivas significâncias, entre caracteres

Caracteres	PG	FM	FF	IF	AP	AE	PRE	SG	ACQ	NF	NGF	P300	CG	PRO
PG		-0,77 **	-0,79 **	0,00	0,67 **	0,55 **	0,00	-0,55 **	0,00	0,00	0,81 **	0,61 **	0,50 **	0,82 **
FM	-0,78 **		0,97 **	0,00	-0,32 **	-0,21 *	-0,52 **	0,21 *	0,00	0,00	-0,75 **	-0,36 **	-0,23 **	-0,57 **
FF	-0,79 **	0,98 **		0,00	0,00	0,00	0,54 **	0,21 *	0,00	0,00	-0,74 **	-0,41 **	-0,31 **	-0,60 **
IF	0,00	0,00	0,00		0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,22 *	0,00	0,00	-0,25 **	0,00
AP	0,72 **	-0,35 **	-0,33 **	0,00		0,92 **	0,38 **	-0,46 **	0,00	0,00	0,52 **	0,44 **	0,38 **	0,54 **
AE	0,61 **	0,93 **	-0,21 *	-0,27 **	0,93 **		0,70 **	0,00	0,00	0,00	0,47 **	0,34 **	0,26 **	0,49 **
PRE	0,00	-0,82 **	0,62 **	0,00	0,36 ^{ns}	0,67 **		0,47 **	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
SG	-0,65 **	0,29 **	0,29 **	0,00	-0,57 **	-0,48 **	0,00		0,00	0,00	-0,36 **	-0,62 **	-0,30 **	-0,34 **
ACQ	-0,27 **	0,28 **	0,28 **	0,00	-0,42 **	-0,34 **	0,00	0,29 **		0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
NF	0,00	0,00	0,00	0,27 **	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00		0,00	-0,49 **	0,00	0,00
NGF	0,86 **	-0,78 **	-0,78 **	0,00	0,58 **	0,54 **	0,19 *	-0,48 **	-0,22 *	0,00		0,27 **	0,34 **	0,58 **
P300	0,64 **	-0,42 **	-0,47 **	-0,20 ^{ns}	0,49 **	0,40 **	0,00	-0,68 **	-0,23 *	-0,45 **	0,34 **		0,23 *	0,35 **
CG	0,64 **	-0,34 **	-0,41 **	-0,26 *	0,47 **	0,35 **	0,00	-0,39 **	-0,16 *	0,19 *	0,49 **	0,28 **		0,29 **
PRO	0,88 **	-0,62 **	-0,64 **	0,00	0,64 **	0,57 **	0,00	-0,49 **	-0,24 **	0,00	0,70 **	0,40 **	0,47 **	

PG: produção de grãos (t ha⁻¹); FM: florescimento masculino (dias), FF: florescimento feminino (dias), IF: intervalo entre florescimentos (dias), AP: altura da planta (cm planta⁻¹), AE: altura da espiga (cm planta⁻¹), PRE: posição relativa da espiga, SG: *stay green*; ACQ: acamamento e quebramento de plantas (%); NF: número de fileiras (fileiras espiga⁻¹), NGF: número de grãos por fileira (grãos fileira⁻¹), P300: peso de 300 grãos (g parcela⁻¹), CG: comprimento de grão (cm), PRO: prolificidade (espiga pl⁻¹)

Não foi detectada correlação genética entre os caracteres PG e IF, de modo semelhante ao reportado por outros trabalhos que detectaram coeficientes de correlação genética nulos ou de baixa magnitude (Bolaños and Edmeades 1996; Ziyomo and Bernardo 2013). Câmara et al. (2007) também detectaram baixa magnitude do coeficiente de $\hat{r}_{G_{xy}}$ para PGxIF, avaliando progênies F_{2:3} de uma população que também teve como genitora a linhagem L08-05F.

Os coeficientes de $\hat{r}_{F_{xy}}$ e $\hat{r}_{G_{xy}}$ entre PG e os caracteres de estatura (AP e AE) foram positivos e medianos ($\hat{r}_{F_{xy}}=0,67$ e $0,55$; $\hat{r}_{G_{xy}}=0,61$ (PGxAE)), como também reportado por outros estudos (Silva 2002; Ziyomo and Bernardo 2013; Hauck et al. 2014), exceto para PGxAP que apresentou o coeficiente $\hat{r}_{G_{xy}}$ de alta magnitude (0,72). Esses coeficientes de correlação positivos não são desejáveis no melhoramento genético do milho visando a aumentos de PG, uma vez que aumenta a probabilidade de plantas mais altas acamarem ou quebrarem. Por sua vez o caráter PRE também é importante para a arquitetura da planta de milho, sendo que a espiga deve se localizar na parte mediana da planta (Silva 2002). Como a média geral de PRE foi 0,52 (Tabela 2 capítulo 2), não é desejável que esse valor seja aumentado, pois pode comprometer a resistência das plantas ao ACQ. Como não foram detectados coeficientes de $\hat{r}_{F_{xy}}$ e $\hat{r}_{G_{xy}}$ significativos entre PGxPRE, PRExIF, PRExACQ; e PRE e os componentes de produção, existe a possibilidade de que alterações nesses componentes não afetem o caráter PRE.

Assim como neste estudo, outros autores também detectaram coeficientes de correlação negativos e de magnitudes consideráveis entre PG e SG (Câmara et al. 2007; Ziyomo and Bernardo 2013), indicando que plantas que apresentam senescência tardia, permanecem fotossintetizando por mais tempo, o que pode resultar em maiores produtividades. Esse resultado comprova o resultado de Duvick (2004), que fez um longo estudo sobre os híbridos de milho dos Estados Unidos e reportou que, apesar de não ter sido feita seleção específica para SG, os híbridos mais recentes apresentaram senescência mais tardia que os híbridos antigos, devido à correlação desse caráter com PG.

Entre NF e os demais caracteres, com exceção de P300, os coeficientes $\hat{r}_{F_{xy}}$ e $\hat{r}_{G_{xy}}$ não diferiram de zero ou apresentaram magnitudes baixas, bem como detectado por outros autores (Belicuas 2009; Hallauer et al. 2010). O caráter P300 apresentou coeficientes $\hat{r}_{F_{xy}}$ e $\hat{r}_{G_{xy}}$ de magnitudes baixas e medianas com a maioria dos demais caracteres, exceto IF e PRE. Outros autores também detectaram magnitudes baixas ou medianas desses coeficientes com o caráter PG (Aguiar 2003; Bento 2006; Belicuas 2009; Hallauer et al. 2010). As maiores magnitudes dos coeficientes de $\hat{r}_{G_{xy}}$ com o caráter P300 foram detectadas entre PGxP300 (0,64) e P300xSG (0,68), indicando que a seleção de grãos mais pesados pode resultar em plantas mais produtivas e que senesçam mais tarde.

O caráter CG foi correlacionado geneticamente a todos os demais, exceto PRE; sendo que com os caracteres de florescimento, IF, SG e ACQ, foi correlacionado negativamente. Logo a seleção para precocidade, menor intervalo entre florescimentos, menores notas de SG e menor porcentagem de plantas acamadas e quebradas, pode resultar em grãos mais compridos. Já com PG, caracteres de estatura e componentes de produção essas correlações foram positivas e na maioria de magnitude mediana, indicando que a seleção para grãos mais compridos nessa população pode resultar em maior produtividade, plantas mais altas, maior número de fileiras de grãos e grãos por fileira, maior peso de grãos e maior prolificidade, concordando com os resultados reportados por outros autores (Bento 2006; Hallauer et al. 2010; Chaves 2013; Hauck et al. 2014).

Os caracteres NGF e PRO apresentaram coeficiente $\hat{r}_{G_{xy}}$ positivo e de magnitude alta. Entre PG e esses componentes de produção diversos trabalhos têm reportado coeficientes $\hat{r}_{G_{xy}}$ com magnitudes acima de 0,50

(Bolaños and Edmeades 1996; Silva 2002; Aguiar 2003; Bento 2006; Câmara et al. 2007; Belicuas 2009; Chaves 2013; Hauck et al. 2014). Gonzalo et al. (2010) também reportaram alta correlação entre os caracteres PG e PRO. Esses componentes de produção (NGF e PRO) apresentaram coeficientes $\hat{r}_{G_{xy}}$ negativos com os caracteres de florescimento e com SG, indicando que a seleção indireta pode acarretar em plantas mais precoces e com senescência tardia, o que é desejável no melhoramento.

Os coeficientes de $\hat{r}_{A_{xy}}$ diferiram de zero para a maioria dos caracteres (61,54%), variando de -0,88 (FMxPRE) a 0,98 (FMxFF). Foram detectados coeficientes de $\hat{r}_{A_{xy}}$ de altas magnitudes para 12,09% das combinações entre caracteres; de magnitudes medianas para 16,48% das combinações; 32,97% dos coeficientes apresentaram magnitudes baixas e 38,46% não diferiram de zero. Os coeficientes $\hat{r}_{A_{xy}}$ de magnitudes altas e negativas foram detectados entre PG e os caracteres de florescimento; FMxPRE, FMxNGF e FFxNGF. Já os coeficientes de magnitudes altas e positivas foram detectados entre PGxAP, PGxNGF e PGxPRO; entre os caracteres de florescimento e entre os caracteres de estatura (Tabela 30).

Os coeficientes de $\hat{r}_{D_{xy}}$ diferiram significativamente de zero entre todos os caracteres, exceto entre IF e os demais; variando de -0,87 (PGxFM e FFxPRO) a 0,98 (FMxFF); sendo que 42,86% dos coeficientes apresentaram altas magnitudes, 16,48% magnitudes medianas, 12,09% magnitudes baixas e 28,57% não diferiram de zero. Coeficientes de magnitudes altas e negativas foram detectados entre PG e os caracteres de florescimento; PGxSG; FM e FF com os caracteres de estatura, entre FM, FF e SG com os componentes de produção (NGF, P300, CG e PRO); APxSG; e AExSG. Já os coeficientes de magnitudes altas e positivas foram detectados entre PG e os caracteres de estatura; PG e os componentes de produção (NGF, P300, CG e PRO); entre os caracteres de florescimento; entre os caracteres de estatura; FMxSG; AP e AE com os componentes de produção (NGF, CG e PRO); NGFxCG; NGFxPRO; e CGxPRO (Tabela 30).

Foram detectados coeficientes de correlação epistática ($\hat{r}_{Z_{xy}}$) diferentes de zero para alguns pares de caracteres, com exceção daqueles combinados com IF, ACQ, NF e PRO. Os coeficientes que diferiram de zero variaram de -1,00 (SGxNGF) a 1,00 (NGFxCG), sendo que 15,38% apresentaram altas magnitudes; 7,69% apresentaram magnitudes medianas; 6,59% apresentaram magnitudes baixas e 70,33% não diferiram de zero. Coeficientes de $\hat{r}_{Z_{xy}}$ de alta magnitude e negativos foram detectados entre PG e os caracteres de florescimento; para PGxSG; e entre SG e os componentes de produção NGF, P300 e CG. Já os coeficientes de $\hat{r}_{Z_{xy}}$ de alta magnitude e positivos foram detectados para PG e os componentes de produção NGF, P300 e CG; entre os caracteres de florescimento; entre os caracteres de estatura; e para FFxPRE; AExPRE; e NGFxCG (Tabela 31).

As altas magnitudes dos coeficientes de $\hat{r}_Z$ entre caracteres indicam que as interações epistáticas podem afetar a expressão conjunta desses caracteres. Por exemplo, como PG e SG apresentaram elevada magnitude de correlação epistática ($\hat{r}_Z = -0,95^{**}$), ao se fazer seleção para maior PG, também poderão ser selecionadas as interações epistáticas que afetam PG e SG (Tabela 31).

Tabela 30. Estimativas de coeficientes de correlação aditiva ($\hat{r}_{A_{xy}}$, acima da diagonal) e de dominância ($\hat{r}_{D_{xy}}$, abaixo da diagonal), com suas respectivas significâncias, entre caracteres

Caracteres	PG	FM	FF	IF	AP	AE	PRE	SG	ACQ	NF	NGF	P300	CG	PRO
PG		-0,80 **	-0,82 **	0,00	0,71 **	0,60 **	0,00	-0,59 **	0,00	0,00	0,84 **	0,64 **	0,52 **	0,84 **
FM	-0,87 **		0,98 **	0,00	-0,32 **	0,00	-0,88 **	0,24 *	0,25 *	0,00	-0,78 **	-0,39 **	-0,25 *	-0,62 **
FF	-0,88 **	0,98 **		0,00	-0,29 **	0,00	0,72 **	0,24 *	0,21 ^{ns}	0,00	-0,78 **	-0,44 **	-0,34 **	-0,64 **
IF	0,00	-0,22 ^{ns}	0,00		0,00	-0,29 **	0,00	0,00	0,00	0,27 *	0,00	-0,22 *	-0,35 **	0,00
AP	0,89 **	-0,70 **	-0,73 **	0,00		0,93 **	0,38 ^{ns}	-0,54 **	-0,39 **	0,00	0,55 **	0,48 **	0,43 **	0,61 **
AE	0,85 **	-0,73 **	-0,75 **	0,00	0,94 **		0,69 **	-0,45 **	-0,32 **	0,00	0,50 **	0,38 **	0,29 **	0,55 **
PRE	0,00	0,00	-0,64 **	0,27 ^{ns}	0,00	0,45 *		0,27 *	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,22 *
SG	-0,86 **	0,70 **	0,68 **	-0,24 ^{ns}	-0,74 **	-0,75 **	-0,64 **		0,21 ^{ns}	0,00	-0,41 **	-0,66 **	-0,29 **	-0,40 **
ACQ	-0,54 **	0,54 **	0,50 **	-0,25 ^{ns}	-0,62 **	-0,53 **	0,00	0,64 **		0,00	0,00	-0,22 *	0,00	0,00
NF	0,41 **	-0,42 **	-0,39 **	0,22 ^{ns}	0,29 *	0,23 ^{ns}	0,00	0,00	-0,34 ^{ns}		0,00	-0,51 **	0,00	0,00
NGF	0,95 **	-0,84 **	-0,85 **	0,00	0,82 **	0,85 **	0,31 *	-0,77 **	-0,46 **	0,36 **		0,28 **	0,34 **	0,62 **
P300	0,75 **	-0,74 **	-0,77 **	0,00	0,54 **	0,57 **	0,23 ^{ns}	-0,77 **	-0,27 ^{ns}	0,21 ^{ns}	0,67 **		0,00	0,39 **
CG	0,92 **	-0,84 **	-0,85 **	0,00	0,76 **	0,72 **	0,00	-0,72 **	-0,42 *	0,46 **	0,92 **	0,69 **		0,30 **
PRO	0,95 **	-0,85 **	-0,87 **	0,00	0,91 **	0,86 **	0,00	-0,77 **	-0,61 **	0,38 **	0,95 **	0,52 **	0,82 **	

PG: produção de grãos (t ha⁻¹); FM: florescimento masculino (dias), FF: florescimento feminino (dias), IF: intervalo entre florescimentos (dias), AP: altura da planta (cm planta⁻¹), AE: altura da espiga (cm planta⁻¹), PRE: posição relativa da espiga, SG: *stay green*; ACQ: acamamento e quebramento de plantas (%); NF: número de fileiras (fileiras espiga⁻¹), NGF: número de grãos por fileira (grãos fileira⁻¹), P300: peso de 300 grãos (g parcela⁻¹), CG: comprimento de grão (cm), PRO: prolificidade (espiga pl⁻¹)

Tabela 31. Estimativas de coeficientes de correlação epistática ($\hat{r}_{z_{xy}}$), com suas respectivas significâncias, entre caracteres

Caracteres	PG	FM	FF	IF	AP	AE	PRE	SG	ACQ	NF	NGF	P300	CG	PRO
PG		-0,74 **	-0,76 **	-0,04 ^{ns}	0,42 *	0,00	0,00	-0,95 **	0,00	0,00	0,78 **	0,76 **	0,71 **	0,00
FM			0,97 **	0,00	0,00	0,27 ^{ns}	0,53 **	0,30 ^{ns}	0,00	0,00	-0,64 **	-0,58 **	-0,49 *	0,00
FF				0,00	0,00	0,31 ^{ns}	0,90 **	0,39 *	0,00	0,00	-0,65 **	-0,59 **	-0,48 *	0,00
IF					0,00	0,00	0,27 ^{ns}	0,35 ^{ns}	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
AP						0,79 **	0,36 **	-0,55 *	0,00	-0,48 ^{ns}	0,35 ^{ns}	0,33 ^{ns}	0,28 ^{ns}	0,00
AE							0,83 **	-0,41 ^{ns}	0,00	-0,34 ^{ns}	0,40 *	0,00	0,30 ^{ns}	0,00
PRE								0,00	0,00	0,00	0,31 ^{ns}	0,00	0,27 ^{ns}	0,00
SG									0,00	0,27 ^{ns}	-1,00 **	-0,79 **	-0,88 **	0,00
ACQ										0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
NF											0,00	0,00	0,34 ^{ns}	0,00
NGF												0,64 **	1,00 **	0,00
P300													0,23 ^{ns}	0,00
CG														0,00
PRO														

PG: produção de grãos (t ha⁻¹); FM: florescimento masculino (dias), FF: florescimento feminino (dias), IF: intervalo entre florescimentos (dias), AP: altura da planta (cm planta⁻¹), AE: altura da espiga (cm planta⁻¹), PRE: posição relativa da espiga, SG: *stay green*; ACQ: acamamento e quebramento de plantas (%); NF: número de fileiras (fileiras espiga⁻¹), NGF: número de grãos por fileira (grãos fileira⁻¹), P300: peso de 300 grãos (g parcela⁻¹), CG: comprimento de grão (cm), PRO: prolificidade (espiga pl⁻¹)

A capacidade da epistasia de afetar a covariância entre caracteres foi definida inicialmente por Cheverud et al. (2004) como “epistasia diferencial”. Posteriormente, Wolf et al. (2005) denominou esse efeito de “epistasia pleiotrópica”, a qual foi adotada neste estudo. Dentre as possibilidades de ocorrência de epistasia pleiotrópica, está o efeito da epistasia sobre locos individuais afetando a covariância entre os caracteres; outra possibilidade seria o efeito da epistasia sobre locos pleiotrópicos afetando a coexpressão de múltiplos caracteres; e uma terceira possibilidade seria um loco individual afetando um loco pleiotrópico através da interação epistática entre eles (Cheverud et al. 2004; Wolf et al. 2005) (Figura 1).

Figura 1. Tipos de epistasia pleiotrópica: (a) Dois locos não pleiotrópicos controlando dois caracteres e a epistasia alterando ambos os caracteres; (b) Locos pleiotrópicos interagindo epistaticamente afetam os dois caracteres; (c) Epistasia afetando o loco pleiotrópico. Fonte: Baseado em Armbruster et al. (2014), Balestre (2012), Cheverud et al. (2004) e Wolf et al. (2005).

No entanto, Segundo Wolf et al. (2005), para que a epistasia pleiotrópica afete a covariância entre caracteres, é preciso que ambos apresentem significância para o mesmo componente epistático (axa, axd ou dxd). Porém, uma interação afetando dois caracteres poderia resultar em efeito epistático axa para um caráter e axd para outro, de modo que não afetaria a covariância entre eles devido aos componentes epistáticos serem independentes (Leamy et al. 2011). Desse modo, caso os efeitos epistáticos detectados para os caracteres sejam diferentes, é possível que a epistasia pleiotrópica esteja presente, no entanto, sem afetar as covariâncias e coeficientes de correlação.

A epistasia pode introduzir variabilidade entre os caracteres alterando a correlação genética entre eles, de forma que efeitos epistáticos com o mesmo sinal podem afetar a covariância positiva, enquanto efeitos com sinais opostos podem afetar a covariância negativa entre caracteres (Wolf et al. 2005). Em capítulos anteriores deste estudo foram estimados os efeitos epistáticos para plantas F_2 nos mesmos ambientes utilizados neste capítulo, porém divididos em dois grupos. Os pares de caracteres que apresentaram coeficientes de $\hat{r}_Z$ positivos, como para FMxFF, APxAE, PGxNGF e NGFxP300, apresentaram plantas F_2 com efeitos epistáticos significativos para ambos os caracteres (plantas coincidentes) e com mesmo sinal. Por outro lado, pares de caracteres que apresentaram coeficientes de $\hat{r}_Z$ negativos, como PGxFM e PGxSG, tiveram plantas coincidentes com efeitos epistáticos de sinais opostos, confirmando os resultados reportados por Wolf et al. (2005). Além disso, para uma mesma combinação de caracteres observou-se uma inversão da direção dos efeitos epistáticos sobre as médias dos caracteres, como entre PGxSG, o que indica que a epistasia pode introduzir variabilidade tanto no sentido (direção) quanto na magnitude dos efeitos pleiotrópicos observados em plantas F_2 (Tabelas 9, 10 do capítulo 2; Tabelas 20 e 21 do capítulo 3; Tabela 31). Porém, as metodologias existentes, como o TTC, detectam o efeito médio da epistasia, ou seja, na média das progênies, de modo que muitas vezes a variabilidade gerada entre progênies é composta por efeitos bidirecionais, os quais podem se cancelar, não contribuindo para a correlação entre caracteres.

A epistasia pleiotrópica vem sendo reportada em estudos com diferentes organismos, porém ainda são poucos os estudos que a consideram, além de serem feitos em nível molecular e não utilizando delineamentos genéticos, como o TTC. Nesse sentido, uma pesquisa com camundongos detectou interações epistáticas, principalmente para caracteres mais relacionados (Leamy et al. 2012). Outros estudos com camundongos também reportaram a presença de epistasia pleiotrópica (Wolf et al. 2005; Wolf et al. 2006; Pavlicev et al. 2008; Leamy et al. 2009; Leamy et al. 2011).

Em humanos, acredita-se que a epistasia pleiotrópica poderia atuar em rotas compartilhadas ou mecanismos regulatórios, podendo ser identificada por interações entre caracteres relacionados ou caracteres múltiplos. No entanto, esses efeitos são pouco estudados devido à complexidade envolvida nas análises e à elevada demanda computacional (Wei et al. 2014; Zhang et al. 2016). Os resultados do estudo de Zhang et al. (2016) indicaram que, embora tenham sido detectadas poucas interações entre locos afetando caracteres individuais, foram detectadas muitas interações afetando múltiplos caracteres, sugerindo a presença de epistasia pleiotrópica que atua em uma estrutura modular.

Em milho e outros vegetais não foram encontrados estudos que tenham estudado a epistasia pleiotrópica, porém em alguns estudos, pode-se inferir que esse efeito pode estar presente. Cheverud et al. (2004) inferem que o mutante *opaco-2* apresenta efeitos pleiotrópicos para o teor de lisina e textura do endosperma, tornando o grão macio e facilmente danificável. No entanto, após cruzamentos, outros locos modificaram diferencialmente os efeitos pleiotrópicos do *opaco-2* (epistasia pleiotrópica), eliminando os efeitos indesejados na estrutura do grão e mantendo os altos níveis de lisina. Também em milho, Yi et al. (2011) e Yi (2012) fizeram uma análise de duplos mutantes e identificaram que o mutante *thk1* é epistático ao *dbk1*, o qual é pleiotrópico para caracteres como a regulação da formação de aleurona, acumulação de carotenoides e acumulação de zeína gama.

Alguns autores avaliaram a mesma população deste estudo em mais ambientes e detectaram efeitos epistáticos em determinadas plantas F₂ para mais de um caráter, sugerindo a presença de epistasia pleiotrópica (Díaz 2011; Mendoza 2011; Morais 2012). No entanto, esses autores não estimaram as variâncias, covariâncias e coeficientes de correlação epistática entre caracteres, de modo que não há trabalhos reportados na literatura que tenham confirmado a presença de epistasia pleiotrópica para os principais caracteres de importância econômica no milho, como produção de grãos, caracteres de estatura e de florescimento, componentes de produção, *stay green*, e acamamento e quebramento de plantas.

4.3.3. Pleiotropia

Caracteres quantitativos são controlados por um grande número de locos e um loco pode afetar diferentes caracteres através dos efeitos pleiotrópicos (Balestre et al. 2012). Na literatura são reportados dois tipos de pleiotropia, a ubíqua ou universal e a modular, sendo que a pleiotropia universal seria relacionada a todos os possíveis caracteres de um indivíduo, enquanto a pleiotropia modular seria restrita a um determinado grupo de locos que controlam caracteres relacionados; nesse caso a ocorrência de mutações de grande magnitude não necessariamente influenciaria todos os caracteres (Cheverud et al. 2004; Balestre et al. 2012). Segundo Balestre et al. (2012) a epistasia atuaria sobre essa estrutura de pleiotropia modular, de modo que a epistasia pleiotrópica afetaria as médias de caracteres relacionados.

Como a correlação entre caracteres é um indicador de pleiotropia, neste estudo foram traçadas redes de correlações ponderadas para todos os coeficientes de correlação entre caracteres, as quais indicaram a formação de

agrupamentos, principalmente entre os caracteres de florescimento (FM e FF); entre os de estatura (AP e AE); entre PG e SG; e entre PG e os componentes de produção PRO e NGF. Esses agrupamentos podem ser indicativos de pleiotropia modular, dado que os caracteres dentro de cada agrupamento são altamente correlacionados, sendo representados pela proximidade entre os nós e espessura mais grossa das linhas que os unem (Figura 2).

As redes de correlações apresentaram ligações relativamente estáveis entre a maioria dos caracteres. A rede de $\hat{r}_{G_{xy}}$ apresentou comportamento semelhante à rede de $\hat{r}_{F_{xy}}$, com exceção do caráter ACQ, que apresentou correlações genéticas com os demais caracteres, mas não apresentou correlações fenotípicas. Do mesmo modo, a rede de $\hat{r}_{A_{xy}}$ foi semelhante à rede de $\hat{r}_{G_{xy}}$, porém os caracteres (nós) foram posicionados mais distantes uns dos outros, devido aos coeficientes $\hat{r}_{A_{xy}}$ apresentarem magnitudes um pouco menores que as magnitudes dos coeficientes de $\hat{r}_{G_{xy}}$. Já a rede de $\hat{r}_{D_{xy}}$ apresentou associações mais fortes entre todos os caracteres, com exceção de IF. A rede de $\hat{r}_{Z_{xy}}$ confirmou a falta de associação dos caracteres IF, ACQ, NF e PRO, porém se manteve estável para os demais (Figura 2).

A definição do tipo de pleiotropia que está ocorrendo para os caracteres, se modular ou universal, interfere em como a seleção pode afetar os locos pleiotrópicos (Tyler et al. 2014). Segundo Wang et al. (2010), na pleiotropia modular as ligações dentro dos agrupamentos são mais frequentes do que entre agrupamentos. Além disso, agrupamentos de caracteres com efeitos pleiotrópicos respondem à seleção independentemente uns dos outros (Polster et al. 2016), aumentando a possibilidade de selecionar módulos de caracteres relacionados que sejam desejáveis no melhoramento, em detrimento do modelo de pleiotropia universal, em que locos pleiotrópicos afetariam todos os caracteres (Balestre et al. 2012).

Balestre et al. (2012) utilizaram uma população derivada de uma das linhagens deste estudo (L08-05F) e detectaram efeitos pleiotrópicos para a maior parte dos QTL para PG e componentes de produção. De acordo com os autores, esses caracteres foram altamente correlacionados nessa população, formando um mesmo agrupamento ou módulo, de modo que não foram detectados QTL exclusivamente para PG, pois esse caráter é função dos QTL que atuam nos demais, sendo que um grupo de QTL exerceu forte influência aditiva positiva sobre NF, enquanto outro grupo apresentou forte influência dominante positiva sobre NGF. Diferentemente deste estudo, foi detectada alta magnitude do coeficiente $\hat{r}_A$ entre PG e NF; por outro lado PG e NGF apresentaram a maior magnitude do coeficiente de correlação de dominância, concordando com os resultados detectados neste estudo. Segundo os autores, existe a possibilidade de se fazer seleção entre os QTL pleiotrópicos com efeitos dominantes para aumentar NGF e com efeitos aditivos para reduzir NF, de forma a minimizar os efeitos desfavoráveis das correlações negativas.

Os resultados deste estudo junto aos reportados na literatura indicam que a epistasia e a pleiotropia são fenômenos que atuam *per se* e em conjunto, através da epistasia pleiotrópica, alterando as covariâncias e correlações entre caracteres; e afetando a forma de seleção nos programas de melhoramento. Desse modo, esses efeitos não devem ser considerados como exceções, mas como propriedades importantes dos genomas (Tyler et al. 2009)

Figura 2. Redes de correlações ponderadas dos coeficientes de correlação (a) fenotípica ($\hat{r}_{F_{xy}}$), (b) genética ($\hat{r}_{G_{xy}}$), (c) aditiva ($\hat{r}_{A_{xy}}$), (d) de dominância ($\hat{r}_{D_{xy}}$) e (e) epistática ($\hat{r}_{Z_{xy}}$), entre os caracteres produção de grãos (PG); acamamento e quebramento (ACQ); *stay green* (SG); caracteres do florescimento: florescimento masculino (FM), florescimento feminino (FF) e intervalo entre florescimentos (IF); caracteres da estatura: altura de planta (AP), altura da espiga (AE) e posição relativa da espiga (PRE); e componentes de produção: número de fileiras (NF), número de grãos por fileiras (NGF), peso de 300 grãos (P300), comprimento de grão (CG) e prolificidade (PRO)

4.4. Considerações finais

Pelas análises de covariâncias foram detectadas significâncias para os produtos médios entre a maioria dos caracteres de importância econômica no melhoramento de milho, como produção de grãos (PG), caracteres da planta e componentes de produção, indicando que estes caracteres são inter-relacionados. Adicionalmente foi observada a formação de agrupamentos entre os caracteres mais correlacionados, como PG, SG e os componentes de produção NGF, P300, CG e PRO, entre os caracteres de florescimento (FM e FF); e entre os de estatura (AP e AE), indicando que esses caracteres devem ser controlados por locos sob efeito de pleiotropia modular, como sugerido por Cheverud et al. (2004) e Balestre et al. (2012).

Muitos estudos têm reportado que a epistasia pleiotrópica pode alterar as covariâncias e correlações entre caracteres e neste estudo ela foi detectada principalmente para PGxSG, FMxFF, SGxNGF e P300xCG. No entanto, esse efeito também pode estar presente entre outros caracteres deste estudo, porém apresentando componentes epistáticos diferentes (axa, axd ou dxd), o que impede que seja detectado.

A epistasia pleiotrópica pode alterar a direção (sinais) dos efeitos epistáticos sobre as médias dos caracteres (Wolf et al. 2005). Neste estudo observou-se a alteração de sinal para a combinação PGxSG em plantas F₂ coincidentes para esses caracteres, na presença de epistasia pleiotrópica. Alterações de sinal podem ser favoráveis ao melhoramento genético, dado que caracteres importantes que apresentam correlações negativas, como por exemplo, produção de grãos e teor de óleo (Chaves 2013), poderiam ser alterados pela epistasia pleiotrópica, sendo possível encontrar progênies com alta produção de grãos e alto teor de óleo, por exemplo.

A maioria dos estudos reportados na literatura utilizou mapeamento de QTL para estudar a epistasia pleiotrópica, porém essa abordagem não é a mais adequada para detecção dessas interações, dado que o limiar de significância se torna muito pequeno após o ajuste de um grande número de testes entre marcadores (Mackay et al. 2009). Além disso, a epistasia pleiotrópica tem sido estimada através de análises de caracteres agrupados e não considerando as interações entre os efeitos dos caracteres individuais. De modo que este é o primeiro estudo que reporta a detecção de epistasia pleiotrópica em milho, considerando as interações entre os efeitos individuais dos caracteres, o que se deve à utilização do delineamento *triple test cross* (TTC), o qual permite a obtenção dos efeitos epistáticos independentes dos efeitos aditivos e de dominância para cada caráter.

Diante dos resultados deste estudo, pode-se afirmar que no melhoramento genético o aumento das frequências de alelos favoráveis para vários caracteres não é suficiente, pois a presença de epistasia pleiotrópica indica que os caracteres estão inter-relacionados. Dessa forma o fenótipo de uma progênie resulta não apenas dos efeitos aditivos, dominantes e ambientais, mas também do efeito da epistasia pleiotrópica. Assim, as interações epistáticas e a epistasia pleiotrópica discutidas neste estudo evidenciam a complexidade do genoma, o que dificulta a predição de valores genotípicos utilizando apenas marcadores moleculares. Em vista disso, os genótipos com o conjunto de caracteres requeridos para serem liberados como cultivares só podem ser identificados em experimentos.

Referências

- Aguiar AM (2003) Use of the design III with molecular markers for the genetic analysis of grain yield and its components in maize. Thesis, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Aguiar AM, Carlini-Garcia LA, Silva AR Da, et al (2003) Combining ability of inbred lines of maize and stability of their respective single-crosses. *Sci Agric* 60:83–89. doi: 10.1590/S0103-90162003000100013

- Armbruster WS, Pelabon C, Bolstad GH, Hansen TF (2014) Integrated phenotypes: understanding trait covariation in plants and animals. *Philos Trans R Soc B*. doi: 10.1098/rstb.2013.0245
- Balestre M, Von Pinho RG, Souza Junior CL, Bueno Filho JSS (2012) Bayesian mapping of multiple traits in maize: The importance of pleiotropic effects in studying the inheritance of quantitative traits. *Theor Appl Genet* 125:479–493. doi: 10.1007/s00122-012-1847-1
- Belicuas PR (2009) Inheritance study of stay-green, yield and its components in maize using the design III and QTL mapping. Thesis, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Belicuas PR, Aguiar AM, Bento DAV, et al (2014) Inheritance of the stay-green trait in tropical maize. *Euphytica* 198:163–173. doi: 10.1007/s10681-014-1106-4
- Bento DAV (2006) Mapping QTLs for grain yield and its components in a tropical maize population. Thesis, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Bernardo R (2010) *Breeding for Quantitative Traits in Plants*. Stemma Press, Woodbury
- Bolaños J, Edmeades GO (1996) The importance of the anthesis - silking interval in breeding for drought tolerance in tropical maize. *F Crop Res* 48:65–80.
- Câmara TMM, Bento DAV, Alves GF, et al (2007) Genetic parameters of drought tolerance related traits in tropical maize. *Bragantia* 66:595–603. doi: 10.1590/S0006-87052007000400009
- Chaves LG (2013) Mapeamento e congruência de QTL para teor de óleo , produção de grãos e seus componentes em milho. Thesis, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Cheverud JM, Ehrich TH, Vaughn TT, et al (2004) Pleiotropic effects on mandibular morphology II: Differential epistasis and genetic variation in morphological integration. *J Exp Zool Part B Mol Dev Evol* 302:424–435. doi: 10.1002/jez.b.21008
- Díaz RJS (2011) Epistasis for yield and plant traits in maize. Thesis, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Duvick DN (2004) Long-term selection in a commercial hybrid maize breeding program. In: Janick J (ed) *Plant Breeding Reviews. Part 2. Long Term Selection: Crops, Animals, and Bacteria*. pp 109–151
- Epskamp S, Cramer AOJ, Waldorp LJ, et al (2012) qgraph: Network Visualizations of Relationships in Psychometric Data. *J Stat Softw* 48:1–18. doi: 10.18637/jss.v048.i04
- Flint J, Mackay TFC (2009) Genetic architecture of quantitative traits in mice, flies, and humans. *Genome Res* 19:723–733.
- Gonzalo M, Holland JB, Vyn TJ, McIntyre LM (2010) Direct mapping of density response in a population of B73 x Mo17 recombinant inbred lines of maize (*Zea Mays* L.). *Heredity* (Edinb) 104:583–599. doi: 10.1038/hdy.2009.140
- Hallauer AR, Carena MJ, Miranda Filho JB (2010) *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Springer, New York
- Hauck AL, Richard Johnson G, Mikel MA, et al (2014) Generation means analysis of elite ex-plant variety protection commercial inbreds: A new public maize genetics resource. *Crop Sci* 54:174–189. doi: 10.2135/cropsci2013.03.0172
- Kearsey MJ, Jinks JL (1968) A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. *Heredity* (Edinb) 23:403–9. doi: 10.1038/hdy.1968.52
- Leamy LJ, Gordon RR, Pomp D (2012) Epistatic Control of Mammary Cancer Susceptibility in Mice may Depend on the Dietary Environment. *Hered Genet* 1:1–18. doi: 10.4172/2161-1041.1000108.Epistatic

- Leamy LJ, Pomp D, Lightfoot JT (2011) Epistatic interactions of genes influence within-individual variation of physical activity traits in mice. *Genetica* 139:813–821. doi: 10.1007/s10709-011-9586-9
- Leamy LJ, Pomp D, Lightfoot JT (2009) Genetic variation for body weight change in mice in response to physical exercise. *BioMed Cent Genet* 10:1–11. doi: 10.1186/1471-2156-10-58
- Mackay TFC (2014) Epistasis and quantitative traits: using model organisms to study gene-gene interactions. *Nat Rev Genet* 15:22–33. doi: 10.1038/nrg3627
- Mackay TFC, Stone EA, Ayroles JF (2009) The genetics of quantitative traits: challenges and prospects. *Nat Rev Genet* 10:565–577. doi: 10.1038/nrg2612
- Mendoza PJG (2011) Epistasis for grain yield and yield components in maize. Thesis, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Morais AA (2012) Epistasia na herança da resistência do milho ao gorgulho *Sitophilus zeamais* (Coleoptera: Curculionidae). Thesis, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Pavlicev M, Cheverud JM, Wagner GP (2011) Evolution of adaptive phenotypic variation patterns by direct selection for evolvability. *Proc R Soc Sci* 278:1903–12. doi: 10.1098/rspb.2010.2113
- Pavlicev M, Kenney-Hunt JP, Norgard EA, et al (2008) Genetic variation in pleiotropy: Differential epistasis as a source of variation in the allometric relationship between long bone lengths and body weight. *Evolution* (N Y) 62:199–213. doi: 10.1111/j.1558-5646.2007.00255.x
- Polster R, Petropoulos CJ, Bonhoeffer S (2016) Epistasis and pleiotropy affect the modularity of the genotype-phenotype map of cross-resistance in HIV-1. *Mol Biol Evol* 1–33. doi: 10.1093/molbev/msw206
- R Core Team (2012) The R Project for Statistical Computing.
- SAS Institute Inc (2008) Statistical analysis software: SAS 9.2.
- Silva AR (2015) On testing genetic covariance via the mean cross-products ratio. Thesis, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Silva DVF e (2011) Epistasis in maize testcrosses. Thesis, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Silva AR da (2002) Genetic analysis of quantitative traits in maize by using the design III and molecular markers. Thesis, Luiz de Queiroz College of Agriculture, University of São Paulo
- Tyler AL, Asselbergs FW, Williams SM, Moore JH (2009) Shadows of complexity: what biological networks reveal about epistasis and pleiotropy. *Bioessays* 31:220–227. doi: 10.1002/bies.200800022
- Tyler AL, Crawford DC, Pendergrass SA (2014) Detecting and characterizing pleiotropy: New methods for uncovering the connection between the complexity of genomic architecture and multiple phenotypes. *Pac Symp Biocomput* 19:183–187. doi: 10.1038/jid.2014.371
- Vencovsky R, Barriga P (1992) Genética Biométrica no Fitomelhoramento. *Revista Brasileira de Genética*, Ribeirão Preto
- Wang Z, Liao B-Y, Zhang J (2010) Genomic patterns of pleiotropy and the evolution of complexity. *Proc Natl Acad Sci U S A* 107:18034–18039. doi: 10.1073/pnas.1004666107
- Wei W-H, Hemani G, Haley CS (2014) Detecting epistasis in human complex traits. *Nat Rev Genet* 15:722–733. doi: 10.1038/nrg3747
- Wolf JB, Leamy LJ, Routman EJ, Cheverud JM (2005) Epistatic pleiotropy and the genetic architecture of covariation within early and late-developing skull trait complexes in mice. *Genetics* 171:683–694. doi: 10.1534/genetics.104.038885

- Wolf JB, Pomp D, Eisen EJ, et al (2006) The contribution of epistatic pleiotropy to the genetic architecture of covariation among polygenic traits in mice. *Evol Dev* 8:468–476. doi: 10.1111/j.1525-142X.2006.00120.x
- Yi G (2012) Genetic regulation of aleurone cell fate in *Zea mays*. Thesis, Iowa State University
- Yi G, Lauter AM, Scott MP, Becraft PW (2011) The thick aleurone1 mutant defines a negative regulation of maize aleurone cell fate that functions downstream of defective kernel1. *Plant Physiol* 156:1826–1836. doi: 10.1104/pp.111.177725
- Zhang F, Xie D, Liang M, Xiong M (2016) Functional regression models for epistasis analysis of multiple quantitative traits. *PLoS Genet* 12:1–26. doi: 10.1371/journal.pgen.1005965
- Ziyomo C, Bernardo R (2013) Drought tolerance in maize: Indirect selection through secondary traits versus genomewide selection. *Crop Sci* 53:1269–1275. doi: 10.2135/cropsci2012.11.0651

ANEXOS

ANEXO A.

Esquema da análise de variância individual, com as respectivas esperanças matemáticas dos quadrados médios das fontes de variação e testes F

Fonte de Variação	GL ^(b)	QM	E(QM)	F
Repetição (R)	$K-1$	QM_R	$\sigma^2 + IJ\sigma_{B/R}^2 + IJ\sigma_R^2$	$QM_R/QM_{B/R}$
Blocos / R	$K(L-1)$	$QM_{B/R}$	$\sigma^2 + IJ\sigma_{B/R}^2$	$QM_{B/R}/QM_{Erro}$
Progenies (P)	$I-1$	QM_P	$\sigma^2 + JK\sigma_P^2$	QM_P/QM_{PGRC}
Geração de RC (G _{RC})	$J-1$	QM_{GRC}	$\sigma^2 + K\sigma_{PGRC}^2 + IK\Phi_{GRC}^{(c)}$	QM_{GRC}/QM_{PGRC}
G _{RC1} - G _{RC2} (C ₁)	1	QM_{C_1}	$\sigma^2 + K\sigma_{PC_1}^2 + IK\bar{C}_1^2$	QM_{C_1}/QM_{PC_1}
G _{RC1} + G _{RC2} - 2 G _{RC3} (C ₂) (epist. aa) ^(a)	1	QM_{C_2}	$\sigma^2 + K\sigma_{PC_2}^2 + IK\bar{C}_2^2$	QM_{C_2}/QM_{PC_2}
P x G _{RC}	$(I-1)(J-1)$	QM_{PGRC}	$\sigma^2 + K\sigma_{PGRC}^2$	QM_{PGRC}/QM_{Erro}
P x C ₁ (dominância)	$I-1$	QM_{PC_1}	$\sigma^2 + K\sigma_{PC_1}^2$	QM_{PC_1}/QM_{Erro}
P x C ₂ (epist. ad e/ou dd)	$I-1$	QM_{PC_2}	$\sigma^2 + K\sigma_{PC_2}^2$	QM_{PC_2}/QM_{Erro}
Epistasia total (Z)	I	QM_Z	$\sigma^2 + K\sigma_Z^2$	QM_Z/QM_{Erro}
Erro	$IJ(K-1)-(KL-1)$	QM_{Erro}	σ^2	----

^(a)G_{RC1} refere-se às gerações de retrocruzamento do grupo 1 (genitor L08-05F), G_{RC2} refere-se às gerações de retrocruzamento do grupo 2 (genitor L38-05D) e G_{RC3} refere-se às gerações de retrocruzamento do grupo 3 (geração F₁ dos genitores). ^(b) I, J, K, L referem-se ao número de progênies, gerações de retrocruzamento, repetições e blocos dentro de repetições, respectivamente.

^(c) $\Phi_{GRC} = \sum_{j=1}^3 (G_{RCj})^2$

ANEXO B.

Esquema da análise de variância conjunta para cada grupo de ambientes, com as respectivas esperanças matemáticas dos quadrados médios das fontes de variação e testes F

Fonte de Variação	GL ^(b)	QM	E(QM)	F
Ambientes (E)	$M-1$	QM_E	$\sigma^2 + JK\sigma_{PE}^2 + IJK\sigma_E^2$	QM_E/QM_{PE}
Progênes (P)	$I-1$	QM_P	$\sigma^2 + JK\sigma_{PE}^2 + JKM\sigma_P^2$	QM_P/QM_{PE}
P x E	$(I-1)(M-1)$	QM_{PE}	$\sigma^2 + JK\sigma_{PE}^2$	$QM_{PE}/QM_{\bar{E}}$
Geração de RC (G _{RC}) ^(a)	$J-1$	QM_{GRC}	$\sigma^2 + K\sigma_{PGRC}^2 + KM\sigma_{PGRC}^2 + IK\sigma_{GRC}^2 + IKM\Phi_{GRC}$ ^(c)	$QM_{GRC}/QM_{PGRC} + QM_{GRC}E - QM_{PGRC}E$
G _{RC1} - G _{RC2} (C ₁)	1	QM_{C_1}	$\sigma^2 + K\sigma_{PC_1E}^2 + KM\sigma_{PC_1}^2 + IK\sigma_{C_1E}^2 + IKM\bar{C}_1^2$	$QM_{C_1}/QM_{PC_1} + QM_{C_1E} - QM_{PC_1E}$
G _{RC1} + G _{RC2} - 2 G _{RC3} (C ₂)	1	QM_{C_2}	$\sigma^2 + K\sigma_{PC_2E}^2 + KM\sigma_{PC_2}^2 + IK\sigma_{C_2E}^2 + IKM\bar{C}_2^2$	$QM_{C_2}/QM_{PC_2} + QM_{C_2E} - QM_{PC_2E}$
G _{RC} x E	$(J-1)(M-1)$	$QM_{GRC}E$	$\sigma^2 + K\sigma_{PGRC}^2 + IK\sigma_{GRC}^2$	$QM_{GRC}E/QM_{PGRC}E$
C ₁ x E	$M-1$	QM_{C_1E}	$\sigma^2 + K\sigma_{PC_1E}^2 + IK\sigma_{C_1E}^2$	QM_{C_1E}/QM_{PC_1E}
C ₂ x E	$M-1$	QM_{C_2E}	$\sigma^2 + K\sigma_{PC_2E}^2 + IK\sigma_{C_2E}^2$	QM_{C_2E}/QM_{PC_2E}
P x G _{RC}	$(I-1)(J-1)$	QM_{PGRC}	$\sigma^2 + K\sigma_{PGRC}^2 + KM\sigma_{PGRC}^2$	$QM_{PGRC}/QM_{PGRC}E$
P x C ₁	$I-1$	QM_{PC_1}	$\sigma^2 + K\sigma_{PC_1E}^2 + KM\sigma_{PC_1}^2$	QM_{PC_1}/QM_{PC_1E}
P x C ₂	$I-1$	QM_{PC_2}	$\sigma^2 + K\sigma_{PC_2E}^2 + KM\sigma_{PC_2}^2$	QM_{PC_2}/QM_{PC_2E}
P x G _{RC} x E	$(I-1)(J-1)(M-1)$	$QM_{PGRC}E$	$\sigma^2 + K\sigma_{PGRC}^2$	$QM_{PGRC}E/QM_{\bar{E}}$
P x C ₁ x E	$(I-1)(M-1)$	QM_{PC_1E}	$\sigma^2 + K\sigma_{PC_1E}^2$	$QM_{PC_1E}/QM_{\bar{E}}$
P x C ₂ x E	$(I-1)(M-1)$	QM_{PC_2E}	$\sigma^2 + K\sigma_{PC_2E}^2$	$QM_{PC_2E}/QM_{\bar{E}}$
Epistasia total (Z)	I	QM_Z	$\sigma^2 + K\sigma_{ZE}^2 + KM\sigma_Z^2$	QM_Z/QM_{ZE}
Z x E	$I(M-1)$	QM_{ZE}	$\sigma^2 + K\sigma_{ZE}^2$	$QM_{ZE}/QM_{\bar{E}}$
Erro efetivo médio	$M[IJ(K-1)-(KL-1)]$	$QM_{\bar{E}}$	σ^2	----

^(a) G_{RC1} refere-se às gerações de retrocruzamento do grupo 1 (genitor L08-05F), G_{RC2} refere-se às gerações de retrocruzamento do grupo 2 (genitor L38-05D) e G_{RC3} refere-se às gerações de retrocruzamento do grupo 3 (geração F₁ dos genitores). ^(b) I, J, K, L, M referem-se ao número de progênes, gerações de retrocruzamento, repetições, blocos dentro de repetições e ambientes dentro de condições de estresse, respectivamente. ^(c) $\Phi_{GRC} = \sum_{j=1}^3 (G_{RCj})^2$

ANEXO C.

Esquema da análise de variância conjunta para ambos os grupos, com as respectivas esperanças matemáticas dos quadrados médios das fontes de variação e testes F

(continua)

Fonte de Variação	GL ^(b)	QM	E(QM)	F
Grupo de ambientes (S)	$N-1$	QM_S	$\sigma^2 + JK\sigma_{PE/S}^2 + JKM\sigma_{PS}^2 + IJK\sigma_{E/S}^2 + IJKM\Phi_S$	$(QM_S + QM_{PE(S)})/(QM_{E(S)} + QM_{PS})$
Ambientes / S	$N(M-1)$	$QM_{E(S)}$	$\sigma^2 + JK\sigma_{PE/S}^2 + IJK\sigma_{E/S}^2$	$QM_{E(S)}/QM_{PE(S)}$
Progenies (P)	$I-1$	QM_P	$\sigma^2 + JK\sigma_{PE/S}^2 + JKM\sigma_P^2$	$QM_P/QM_{PE(S)}$
P x S	$(I-1)(N-1)$	QM_{PS}	$\sigma^2 + JK\sigma_{PE/S}^2 + JKM\sigma_{PS}^2$	$QM_{PS}/QM_{PE(S)}$
(P x E) / S	$N(I-1)(M-1)$	$QM_{PE(S)}$	$\sigma^2 + JK\sigma_{PE/S}^2$	$QM_{PE(S)}/QM_{Erro}$
Geração de RC (GRC) ^(a)	$J-1$	QM_{GRC}	$\sigma^2 + K\sigma_{PGRC/E/S}^2 + KMN\sigma_{PGRC}^2 + IK\sigma_{GRC/E/S}^2 + IKMN\Phi_{GRC}^{(c)}$	$(QM_{GRC} + QM_{PGRC(E)})/(QM_{GRC(E)} + QM_{PGRC})$
GRC1 - GRC2 (C1)	1	QM_{C1}	$\sigma^2 + K\sigma_{PC1E/S}^2 + KMN\sigma_{PC1}^2 + IK\sigma_{C1E/S}^2 + IKMN\bar{C}_1^2$	$(QM_{C1} + QM_{PC1E(S)})/(QM_{C1E(S)} + QM_{PC1})$
GRC1 + GRC2 - 2 GRC3 (C2)	1	QM_{C2}	$\sigma^2 + K\sigma_{PC2E/S}^2 + KMN\sigma_{PC2}^2 + IK\sigma_{C2E/S}^2 + IKMN\bar{C}_2^2$	$(QM_{C2} + QM_{PC2E(S)})/(QM_{C2E(S)} + QM_{PC2})$
GRC x S	$(J-1)(N-1)$	$QM_{GRC S}$	$\sigma^2 + K\sigma_{PGRC/E/S}^2 + KM\sigma_{PGRC}^2 + IK\sigma_{GRC/E/S}^2 + IKM\sigma_{GRC S}^2$	$QM_{GRC S}/QM_{GRC(E)} + QM_{PGRC S} - QM_{PGRC(E)}$
C1 x S	$N-1$	$QM_{C1 S}$	$\sigma^2 + K\sigma_{PC1E/S}^2 + KM\sigma_{PC1}^2 + IK\sigma_{C1E/S}^2 + IKM\sigma_{C1 S}^2$	$QM_{C1 S}/QM_{C1E(S)} + QM_{PC1 S} - QM_{PC1E(S)}$
C2 x S	$N-1$	$QM_{C2 S}$	$\sigma^2 + K\sigma_{PC2E/S}^2 + KM\sigma_{PC2}^2 + IK\sigma_{C2E/S}^2 + IKM\sigma_{C2 S}^2$	$QM_{C2 S}/QM_{C2E(S)} + QM_{PC2 S} - QM_{PC2E(S)}$
(GRC x E) / S	$N(J-1)(M-1)$	$QM_{GRC E(S)}$	$\sigma^2 + K\sigma_{PGRC/E/S}^2 + IK\sigma_{GRC/E/S}^2$	$QM_{GRC E(S)}/QM_{PGRC E(S)}$
(C1 x E) / S	$N(M-1)$	$QM_{C1 E(S)}$	$\sigma^2 + K\sigma_{PC1E/S}^2 + IK\sigma_{C1E/S}^2$	$QM_{C1 E(S)}/QM_{PC1 E(S)}$
(C2 x E) / S	$N(M-1)$	$QM_{C2 E(S)}$	$\sigma^2 + K\sigma_{PC2E/S}^2 + IK\sigma_{C2E/S}^2$	$QM_{C2 E(S)}/QM_{PC2 E(S)}$
P x GRC	$(I-1)(J-1)$	QM_{PGRC}	$\sigma^2 + K\sigma_{PGRC/E/S}^2 + KMN\sigma_{PGRC}^2$	$QM_{PGRC}/QM_{PGRC E(S)}$
P x C1	$I-1$	QM_{PC1}	$\sigma^2 + K\sigma_{PC1E/S}^2 + KMN\sigma_{PC1}^2$	$QM_{PC1}/QM_{PC1 E(S)}$
P x C2	$I-1$	QM_{PC2}	$\sigma^2 + K\sigma_{PC2E/S}^2 + KMN\sigma_{PC2}^2$	$QM_{PC2}/QM_{PC2 E(S)}$
P x GRC x S	$(I-1)(J-1)(N-1)$	$QM_{PGRC S}$	$\sigma^2 + K\sigma_{PGRC/E/S}^2 + KM\sigma_{PGRC S}^2$	$QM_{PGRC S}/QM_{PGRC E(S)}$
P x C1 x S	$(I-1)(N-1)$	$QM_{PC1 S}$	$\sigma^2 + K\sigma_{PC1E/S}^2 + KM\sigma_{PC1 S}^2$	$QM_{PC1 S}/QM_{PC1 E(S)}$
P x C2 x S	$(I-1)(N-1)$	$QM_{PC2 S}$	$\sigma^2 + K\sigma_{PC2E/S}^2 + KM\sigma_{PC2 S}^2$	$QM_{PC2 S}/QM_{PC2 E(S)}$

ANEXO C.

Esquema da análise de variância conjunta para ambos os grupos, com as respectivas esperanças matemáticas dos quadrados médios das fontes de variação e testes F

				(conclusão)
Fonte de Variação	GL ^(b)	QM	E(QM) ^(c)	F
(P x G _{RC} x E) / S	$N(I-1)(J-1)(M-1)$	$QM_{PG_{RC}E(S)}$	$\sigma^2 + K\sigma_{PG_{RC}E/S}^2$	$QM_{PG_{RC}E(S)}/QM_{\bar{e}}$
(P x C ₁ x E) / S	$N(I-1)(M-1)$	$QM_{PC_1E(S)}$	$\sigma^2 + K\sigma_{PC_1E/S}^2$	$QM_{PC_1E(S)}/QM_{\bar{e}}$
(P x C ₂ x E) / S	$N(I-1)(M-1)$	$QM_{PC_2E(S)}$	$\sigma^2 + K\sigma_{PC_2E/S}^2$	$QM_{PC_2E(S)}/QM_{\bar{e}}$
Epistasia total (Z)	I	QM_Z	$\sigma^2 + K\sigma_{ZE(S)}^2 + KMN\sigma_Z^2$	$QM_Z/QM_{ZE(S)}$
Z x S	$I(N-1)$	QM_{ZS}	$\sigma^2 + K\sigma_{ZE(S)}^2 + K\sigma_{ZS}^2$	$QM_{ZS}/QM_{ZE(S)}$
(Z x E) / S	$IN(M-1)$	$QM_{ZE(S)}$	$\sigma^2 + K\sigma_{ZE(S)}^2$	$QM_{ZE(S)}/QM_{\bar{e}}$
Erro efetivo médio	$NM[IJ(K-1)-(KL-1)]$	$QM_{\bar{e}}$	σ^2	----

^(a)G_{RC1} refere-se às gerações de retrocruzamento do grupo 1 (genitor L08-05F), G_{RC2} refere-se às gerações de retrocruzamento do grupo 2 (genitor L38-05D) e G_{RC3} refere-se às gerações de retrocruzamento do grupo 3 (geração F₁ dos genitores). ^(b) I, J, K, L, M, N referem-se ao número de progênes, gerações de retrocruzamento, repetições, blocos dentro de repetições, ambientes e grupos, respectivamente. ^(c) $\Phi_{G_{RC}} = \sum_{j=1}^3 (G_{RCj})^2$

ANEXO D. Estimativas das somas de quadrados (SQ) das fontes de variação C_1 , C_2 , PxC_1 , PxC_2 e epistasia total (Z)

As SQ dos contrastes ortogonais, $C_1 = G_{RC1} - G_{RC2}$ e $C_2 = G_{RC1} + G_{RC2} - 2G_{RC3}$ foram obtidas da seguinte forma (eq. 56 a 59):

para análises conjuntas de ambientes:

$$SQ_{C_1} = IKM (\bar{G}_{RC1} - \bar{G}_{RC2})^2 / \sum_{j=1}^3 C_{1j}^2 \quad (56)$$

para análises conjuntas de grupos:

$$SQ_{C_1} = IKMN (\bar{G}_{RC1} - \bar{G}_{RC2})^2 / \sum_{j=1}^3 C_{1j}^2 \quad (57)$$

em que I, K, M e N referem-se ao número de plantas F_2 , repetições, ambientes e grupos, sendo $N = 1$ para as análises de variâncias conjuntas de grupos; $\bar{G}_{RC1}$ e $\bar{G}_{RC2}$ referem-se às médias gerais das gerações de retrocruzamento com os genitores recorrentes, L08-05F e L38-05D, respectivamente, sendo que para análises conjuntas de ambientes dentro de cada grupo, $\bar{G}_{RC1} = \sum_{i=1}^I \sum_{k=1}^K \sum_{m=1}^M G_{RC1_{ikm}} / IKM$ e $\bar{G}_{RC2} = \sum_{i=1}^I \sum_{k=1}^K \sum_{m=1}^M G_{RC2_{ikm}} / IKM$; para análises conjuntas de grupos $\bar{G}_{RC1} = \sum_{i=1}^I \sum_{k=1}^K \sum_{m=1}^M \sum_{n=1}^N G_{RC1_{ikmn}} / IKMN$ e $\bar{G}_{RC2} = \sum_{i=1}^I \sum_{k=1}^K \sum_{m=1}^M \sum_{n=1}^N G_{RC2_{ikmn}} / IKMN$; $\sum_{j=1}^3 C_{1j}^2$ é o somatório dos coeficientes quadráticos do contraste C_1 ($1^2 + 1^2 = 2$).

para análises conjuntas de ambientes:

$$SQ_{C_2} = IKM (\bar{G}_{RC1} + \bar{G}_{RC2} - 2\bar{G}_{RC3})^2 / \sum_{j=1}^3 C_{2j}^2 \quad (58)$$

para análises conjuntas de grupos:

$$SQ_{C_2} = IKMN (\bar{G}_{RC1} + \bar{G}_{RC2} - 2\bar{G}_{RC3})^2 / \sum_{j=1}^3 C_{2j}^2 \quad (59)$$

em que $\bar{G}_{RC3}$ refere-se à média geral da geração de retrocruzamento com a geração F_1 , sendo que para análises conjuntas de ambientes dentro de cada grupo $\bar{G}_{RC3} = \sum_{i=1}^I \sum_{k=1}^K \sum_{m=1}^M G_{RC3_{ikm}} / IKM$ e para para análises conjuntas de grupos $\bar{G}_{RC3} = \sum_{i=1}^I \sum_{k=1}^K \sum_{m=1}^M \sum_{n=1}^N G_{RC3_{ikmn}} / IKMN$; $\sum_{j=1}^3 C_{2j}^2$ é o somatório dos coeficientes quadráticos do contraste C_2 ($1^2 + 1^2 + 2^2 = 6$).

As SQ das fontes de variação PxC_1 e PxC_2 estão apresentadas nas eq. (60 a 63):

para análises conjuntas de ambientes:

$$SQ_{PC_1} = KM \sum_{i=1}^{100} (\bar{G}_{RC1_i} - \bar{G}_{RC2_i})^2 / \sum_{j=1}^3 C_{1j}^2 - SQ_{C_1} \quad (60)$$

para análises conjuntas de grupos:

$$SQ_{PC_1} = KMN \sum_{i=1}^{100} (\bar{G}_{RC1_i} - \bar{G}_{RC2_i})^2 / \sum_{j=1}^3 C_{1j}^2 - SQ_{C_1} \quad (61)$$

em que $\bar{G}_{RC1_i}$ e $\bar{G}_{RC2_i}$ referem-se às médias gerais da i -ésima progênie retrocruzada com os com os genitores recorrentes, L08-05F e L38-05D, respectivamente, sendo que para análises conjuntas de ambientes dentro de cada grupo, $\bar{G}_{RC1_i} = \sum_{k=1}^K \sum_{m=1}^M G_{RC1_{ikm}} / KM$ e $\bar{G}_{RC2_i} = \sum_{k=1}^K \sum_{m=1}^M G_{RC2_{ikm}} / KM$; para análises conjuntas de grupos $\bar{G}_{RC1_i} = \sum_{k=1}^K \sum_{m=1}^M \sum_{n=1}^N G_{RC1_{ikmn}} / KMN$ e $\bar{G}_{RC2_i} = \sum_{k=1}^K \sum_{m=1}^M \sum_{n=1}^N G_{RC2_{ikmn}} / KMN$,

para análises conjuntas de ambientes:

$$SQ_{PC_2} = KM \sum_{i=1}^{100} (\bar{G}_{RC1_i} + \bar{G}_{RC2_i} - \bar{G}_{RC3_i})^2 \left/ \sum_{j=1}^3 C_{2_j}^2 \right. - SQ_{C_2} \quad (62)$$

para análises conjuntas de grupos:

$$SQ_{PC_2} = KMN \sum_{i=1}^{100} (\bar{G}_{RC1_i} + \bar{G}_{RC2_i} - \bar{G}_{RC3_i})^2 \left/ \sum_{j=1}^3 C_{2_j}^2 \right. - SQ_{C_2} \quad (63)$$

em que $\bar{G}_{RC3_i}$ refere-se à média geral da i-ésima progênie retrocruzada com a geração F₁, sendo que para análises conjuntas de ambientes dentro de cada grupo; $\bar{G}_{RC3_i} = \sum_{l=1}^I \sum_{k=1}^K \sum_{m=1}^M G_{RC3_{klm}} / KM$ e para análises conjuntas de grupos $\bar{G}_{RC3_i} = \sum_{l=1}^I \sum_{k=1}^K \sum_{m=1}^M \sum_{n=1}^N G_{RC3_{klmn}} / KMN$.

A SQ da fonte de variação epistasia total (Z) é dada por $SQ_Z = SQ_{C_2} + SQ_{PC_2}$ e está apresentada nas eq. (64 e 65):

para análises conjuntas de ambientes:

$$SQ_Z = KM \sum_{i=1}^{100} (\bar{G}_{RC1_i} + \bar{G}_{RC2_i} - \bar{G}_{RC3_i})^2 \left/ \sum_{j=1}^3 C_{2_j}^2 \right. \quad (64)$$

para análises conjuntas de grupos:

$$SQ_Z = KMN \sum_{i=1}^{100} (\bar{G}_{RC1_i} + \bar{G}_{RC2_i} - \bar{G}_{RC3_i})^2 \left/ \sum_{j=1}^3 C_{2_j}^2 \right. \quad (65)$$

A SQ da fonte de variação da interação epistasia total por ambientes (Z x E) é dada por $SQ_{ZE} = SQ_{C_2E} + SQ_{PC_2E}$ e está apresentada na eq. (66):

$$SQ_{ZE} = K \sum_{m=1}^4 (\bar{G}_{RC1_m} + \bar{G}_{RC2_m} - \bar{G}_{RC3_m})^2 \left/ \sum_{j=1}^3 C_{2_j}^2 \right. \quad (66)$$

ANEXO E.

Intervalos de confiança dos coeficientes de herdabilidade em nível de parcelas

A estimativa do coeficiente de herdabilidade em nível de parcelas no sentido amplo ($\hat{h}_a^2$) foi apresentada no capítulo 2 (eq. 29):

$$\hat{h}_a^2 = \frac{\hat{\sigma}_G^2}{\hat{\sigma}_{F_p}^2} = \frac{\hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2}{\hat{\sigma}_{F_p}^2} \quad (29)$$

em que $\hat{\sigma}_G^2$ é a estimativa da variância genética (eq. 34), $\hat{\sigma}_A^2$ é a estimativa da variância aditiva (eq. 14 e 18), $\hat{\sigma}_D^2$ é a estimativa da variância de dominância (eq. 15 e 19) e $\hat{\sigma}_{F_p}^2$ é a estimativa da variância fenotípica média em nível de parcelas (eq. 33). Essas equações estão definidas no capítulo 2.

Logo, a variância da estimativa desse coeficiente de herdabilidade em nível de parcelas no sentido amplo, de acordo com Vello and Vencovsky (1974), é dada por (eq. 67):

$$\hat{\sigma}_{\hat{h}_a^2}^2 = \frac{1}{(\hat{\sigma}_{F_p}^2)^4} \left\{ (\hat{\sigma}_{F_p}^2)^2 (\hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_A^2}^2 + \hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_D^2}^2) + (\hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2)^2 \hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_{F_p}^2}^2 - 2(\hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2) \hat{\sigma}_{F_p}^2 C\hat{o}v[(\hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2), \hat{\sigma}_{F_p}^2] \right\} \quad (67)$$

em que, $\hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_A^2}^2$ é a variância da estimativa da variância aditiva (eq. 68 e 69), $\hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_D^2}^2$ é a variância da estimativa da variância de dominância (eq. 70 e 71), $\hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_{F_p}^2}^2$ é a variância da estimativa da variância fenotípica média em nível de parcelas (eq. 72), $C\hat{o}v[(\hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2), \hat{\sigma}_{F_p}^2]$ é a estimativa da covariância entre os efeitos genéticos e fenotípicos médios em nível de parcela (eq. 73):

para análises conjuntas de ambientes:

$$\hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_A^2}^2 = \frac{32}{J^2 K^2 M^2} \left[\frac{QM_P^2}{GL_P + 2} + \frac{QM_{PE}^2}{GL_{PE} + 2} \right] \quad (68)$$

para análises conjuntas de grupos:

$$\hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_A^2}^2 = \frac{32}{J^2 K^2 M^2 N^2} \left[\frac{QM_P^2}{GL_P + 2} + \frac{QM_{PE(S)}^2}{GL_{PE(S)} + 2} \right] \quad (69)$$

para análises conjuntas de ambientes:

$$\hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_D^2}^2 = \frac{2}{K^2 M^2} \left[\frac{QM_{PC_1}^2}{GL_{PC_1} + 2} + \frac{QM_{PC_1E}^2}{GL_{PC_1E} + 2} \right] \quad (70)$$

para análises conjuntas de grupos:

$$\hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_D^2}^2 = \frac{2}{K^2 M^2 N^2} \left[\frac{QM_{PC_1}^2}{GL_{PC_1} + 2} + \frac{QM_{PC_1E(S)}^2}{GL_{PC_1E(S)} + 2} \right] \quad (71)$$

$$\hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_{F_p}^2}^2 = \hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_A^2}^2 + \hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_D^2}^2 + \hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_{AE}^2}^2 + \hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_{DE}^2}^2 + \frac{1}{K^2} \hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_e^2}^2 \quad (72)$$

$$C\hat{o}v[(\hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2), \hat{\sigma}_{F_p}^2] = C\hat{o}v(\hat{\sigma}_A^2, \hat{\sigma}_A^2) + C\hat{o}v(\hat{\sigma}_A^2, \hat{\sigma}_{AE}^2) + C\hat{o}v(\hat{\sigma}_D^2, \hat{\sigma}_D^2) + C\hat{o}v(\hat{\sigma}_D^2, \hat{\sigma}_{DE}^2) \quad (73)$$

em que $\hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_{AE}^2}^2$ é a variância da estimativa da variância aditiva por ambientes (eq. 74 e 75), $\hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_{DE}^2}^2$ é a variância da estimativa da variância de dominância por ambientes (eq. 76 e 77) e $\hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_e^2}^2$ é a variância da estimativa do erro efetivo médio (eq. 78). $C\hat{o}v(\hat{\sigma}_A^2, \hat{\sigma}_A^2)$, $C\hat{o}v(\hat{\sigma}_A^2, \hat{\sigma}_{AE}^2)$, $C\hat{o}v(\hat{\sigma}_D^2, \hat{\sigma}_D^2)$ e $C\hat{o}v(\hat{\sigma}_D^2, \hat{\sigma}_{DE}^2)$ são as estimativas das covariâncias aditiva por aditiva, aditiva pela interação aditiva por ambiente, dominante por dominante e dominante pela interação dominante por ambiente, respectivamente, eq. (79 a 84):

para análises conjuntas de ambientes:

$$\hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_{AE}}^2 = \frac{32}{J^2 K^2} \left[\frac{QM_{PE}^2}{GL_{PE} + 2} + \frac{QM_{\varepsilon}^2}{GL_{\varepsilon} + 2} \right] \quad (74)$$

para análises conjuntas de grupos:

$$\hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_{AE}}^2 = \frac{32}{J^2 K^2} \left[\frac{QM_{PE(S)}^2}{GL_{PE(S)} + 2} + \frac{QM_{\varepsilon}^2}{GL_{\varepsilon} + 2} \right] \quad (75)$$

para análises conjuntas de ambientes:

$$\hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_{DE}}^2 = \frac{2}{K^2} \left[\frac{QM_{PC_1E}^2}{GL_{PC_1E} + 2} + \frac{QM_{\varepsilon}^2}{GL_{\varepsilon} + 2} \right] \quad (76)$$

para análises conjuntas de grupos:

$$\hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_{DE}}^2 = \frac{2}{K^2} \left[\frac{QM_{PC_1E(S)}^2}{GL_{PC_1E(S)} + 2} + \frac{QM_{\varepsilon}^2}{GL_{\varepsilon} + 2} \right] \quad (77)$$

$$\frac{1}{K^2} \hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_{\varepsilon}}^2 = \frac{2}{K^2} \left(\frac{QM_{\varepsilon}^2}{GL_{\varepsilon} + 2} \right) \quad (78)$$

$$C\hat{\sigma}v(\hat{\sigma}_A^2, \hat{\sigma}_A^2) = \hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_A}^2 \quad (79)$$

para análises conjuntas de ambientes:

$$C\hat{\sigma}v(\hat{\sigma}_A^2, \hat{\sigma}_{AE}^2) = \frac{32}{J^2 K^2 M} \left(\frac{QM_{PE}^2}{GL_{PE} + 2} \right) \quad (80)$$

para análises conjuntas de grupos:

$$C\hat{\sigma}v(\hat{\sigma}_A^2, \hat{\sigma}_{AE}^2) = \frac{32}{J^2 K^2 MN} \left(\frac{QM_{PE(S)}^2}{GL_{PE(S)} + 2} \right) \quad (81)$$

$$C\hat{\sigma}v(\hat{\sigma}_D^2, \hat{\sigma}_D^2) = \hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_D}^2 \quad (82)$$

para análises conjuntas de ambientes:

$$C\hat{\sigma}v(\hat{\sigma}_D^2, \hat{\sigma}_{DE}^2) = \frac{2}{K^2 M} \left(\frac{QM_{PC_1E}^2}{GL_{PC_1E} + 2} \right) \quad (83)$$

para análises conjuntas de grupos:

$$C\hat{\sigma}v(\hat{\sigma}_D^2, \hat{\sigma}_{DE}^2) = \frac{2}{K^2 MN} \left(\frac{QM_{PC_1E(S)}^2}{GL_{PC_1E(S)} + 2} \right) \quad (84)$$

Logo, o intervalo de confiança para o coeficiente de herdabilidade no sentido amplo, em nível de médias de parcelas ($\hat{h}_a^2$) foi apresentado no capítulo 2, eq. (37):

$$IC(\hat{h}_a^2) = \left(\hat{h}_a^2 - \sqrt{\hat{\sigma}_{\hat{h}_a^2}^2} \right) \leq \hat{h}_a^2 \leq \left(\hat{h}_a^2 + \sqrt{\hat{\sigma}_{\hat{h}_a^2}^2} \right) \quad (37)$$

Da mesma forma, a estimativa do coeficiente de herdabilidade em nível de parcelas, no sentido restrito ($\hat{h}_r^2$) também foi apresentada no capítulo 2, eq. (30):

$$\hat{h}_r^2 = \frac{\hat{\sigma}_A^2}{\hat{\sigma}_{\hat{F}_p}^2} \quad (30)$$

Logo, a variância da estimativa desse coeficiente de herdabilidade em nível de parcelas no sentido restrito é eq. (66):

$$\hat{\sigma}_{\hat{h}_r^2}^2 = \frac{1}{(\hat{\sigma}_{\hat{F}_p}^2)^4} \left[(\hat{\sigma}_{\hat{F}_p}^2)^2 \hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_A}^2 + (\hat{\sigma}_A^2)^2 \hat{\sigma}_{\hat{\sigma}_{\hat{F}_p}}^2 - 2\hat{\sigma}_A^2 \hat{\sigma}_{\hat{F}_p}^2 C\hat{\sigma}v(\hat{\sigma}_A^2, \hat{\sigma}_{\hat{F}_p}^2) \right] \quad (85)$$

em que $C\hat{\sigma}_A^2, \hat{\sigma}_{\bar{F}_p}^2$) é a estimativa da covariância entre os efeitos aditivos e fenotípicos médios em nível de parcela eq. (86):

$$C\hat{\sigma}_A^2, \hat{\sigma}_{\bar{F}_p}^2 = C\hat{\sigma}_A^2, \hat{\sigma}_A^2 + C\hat{\sigma}_A^2, \hat{\sigma}_{AE}^2 \quad (86)$$

Dessa forma, o intervalo de confiança para o coeficiente de herdabilidade no sentido restrito, em nível de médias de parcelas ($\hat{h}_r^2$) foi apresentado no capítulo 2 eq. (38):

$$IC(\hat{h}_r^2) = \left(\hat{h}_r^2 - \sqrt{\hat{\sigma}_{\hat{h}_r^2}^2} \right) \leq \hat{h}_r^2 \leq \left(\hat{h}_r^2 + \sqrt{\hat{\sigma}_{\hat{h}_r^2}^2} \right) \quad (38)$$

ANEXO F.

Esquema da análise de covariância conjunta para cada grupo, com as respectivas esperanças matemáticas dos produtos médios

Fonte de Covariação	GL ^(b)	PM	E(PM)
Ambientes (E)	$M-1$	$PM_{E_{xy}}$	$Cov_{xy} + JK Cov_{PE_{xy}} + IJK Cov_{E_{xy}}$
Progênes (P)	$I-1$	$PM_{P_{xy}}$	$Cov_{xy} + JK Cov_{PE_{xy}} + JKM Cov_{P_{xy}}$
P x E	$(I-1)(M-1)$	$PM_{PE_{xy}}$	$Cov_{xy} + JK Cov_{PE_{xy}}$
Geração de RC (G _{RC}) ^(a)	$J-1$	$PM_{GRC_{xy}}$	$Cov_{xy} + K Cov_{PGRC_{xy}} + KM Cov_{PGRC_{xy}} + IK Cov_{GRC_{xy}} + IKM \Phi_{GRC}^{(c)}$
G _{RC1} - G _{RC2} (C ₁)	1	$PM_{C1_{xy}}$	$Cov_{xy} + K Cov_{PC1_{xy}} + KM Cov_{PC1_{xy}} + IK Cov_{C1_{xy}} + IKM \bar{C}_1^2$
G _{RC1} + G _{RC2} - 2 G _{RC3} (C ₂)	1	$PM_{C2_{xy}}$	$Cov_{xy} + K Cov_{PC2_{xy}} + KM Cov_{PC2_{xy}} + IK Cov_{C2_{xy}} + IKM \bar{C}_2^2$
G _{RC} x E	$(J-1)(M-1)$	$PM_{GRC_{E_{xy}}}$	$Cov_{xy} + K Cov_{PGRC_{E_{xy}}} + IK Cov_{GRC_{E_{xy}}}$
C ₁ x E	$M-1$	$PM_{C1E_{xy}}$	$Cov_{xy} + K Cov_{PC1E_{xy}} + IK Cov_{C1E_{xy}}$
C ₂ x E	$M-1$	$PM_{C2E_{xy}}$	$Cov_{xy} + K Cov_{PC2E_{xy}} + IK Cov_{C2E_{xy}}$
P x G _{RC}	$(I-1)(J-1)$	$PM_{PGRC_{xy}}$	$Cov_{xy} + K Cov_{PGRC_{xy}} + KM Cov_{PGRC_{xy}}$
P x C ₁	$I-1$	$PM_{PC1_{xy}}$	$Cov_{xy} + K Cov_{PC1E_{xy}} + KM Cov_{PC1_{xy}}$
P x C ₂	$I-1$	$PM_{PC2_{xy}}$	$Cov_{xy} + K Cov_{PC2E_{xy}} + KM Cov_{PC2_{xy}}$
P x G _{RC} x E	$(I-1)(J-1)(M-1)$	$PM_{PGRC_{E_{xy}}}$	$Cov_{xy} + K Cov_{PGRC_{E_{xy}}}$
P x C ₁ x E	$(I-1)(M-1)$	$PM_{PC1E_{xy}}$	$Cov_{xy} + K Cov_{PC1E_{xy}}$
P x C ₂ x E	$(I-1)(M-1)$	$PM_{PC2E_{xy}}$	$Cov_{xy} + K Cov_{PC2E_{xy}}$
Epistasia total (Z)	I	$PM_{Z_{xy}}$	$Cov_{xy} + K Cov_{ZE} + KMK Cov_Z$
Z x E	$I(M-1)$	$PM_{ZE_{xy}}$	$Cov_{xy} + K Cov_{ZE}$
Erro efetivo médio	$M[IJ(K-1)-(KL-1)]$	$PM_{\bar{\epsilon}_{xy}}$	Cov_{xy}

^(a)G_{RC1} refere-se às gerações de retrocruzamento do grupo 1 (genitor L08-05F), G_{RC2} refere-se às gerações de retrocruzamento do grupo 2 (genitor L38-05D) e G_{RC3} refere-se às gerações de retrocruzamento do grupo 3 (geração F₁ dos genitores). ^(b)I, J, K, L, M referem-se ao número de progênes referentes às plantas F₂, gerações de retrocruzamento, repetições, blocos dentro de repetições e ambientes, respectivamente. ^(c) $\Phi_{GRC} = \sum_{j=1}^3 (G_{RCj})^2$

ANEXO G. Equações para obtenção dos desvios padrão associados às estimativas dos coeficientes de correlação aditiva ($\hat{\sigma}_{\hat{r}_{Axy}}$), dominante ($\hat{\sigma}_{\hat{r}_{Dxy}}$), genética ($\hat{\sigma}_{\hat{r}_{Gxy}}$) e epistática ($\hat{\sigma}_{\hat{r}_{Zxy}}$)

Desvios padrão associados às estimativas dos coeficientes de correlações genética ($\hat{\sigma}_{\hat{r}_{Gxy}}$), aditiva ($\hat{\sigma}_{\hat{r}_{Axy}}$), dominante ($\hat{\sigma}_{\hat{r}_{Dxy}}$) e epistática ($\hat{\sigma}_{\hat{r}_{Zxy}}$), eq.(87 a 90):

$$\hat{\sigma}_{\hat{r}_{Gxy}} = \hat{r}_{Gxy} \sqrt{\hat{\sigma}_{\hat{r}_{Gxy}}^2} \quad (87)$$

$$\hat{\sigma}_{\hat{r}_{Axy}} = \hat{r}_{Axy} \sqrt{\hat{\sigma}_{\hat{r}_{Axy}}^2} \quad (88)$$

$$\hat{\sigma}_{\hat{r}_{Dxy}} = \hat{r}_{Dxy} \sqrt{\hat{\sigma}_{\hat{r}_{Dxy}}^2} \quad (89)$$

$$\hat{\sigma}_{\hat{r}_{Zxy}} = \hat{r}_{Zxy} \sqrt{\hat{\sigma}_{\hat{r}_{Zxy}}^2} \quad (90)$$

em que, $\hat{\sigma}_{\hat{r}_{Gxy}}^2$, $\hat{\sigma}_{\hat{r}_{Axy}}^2$, $\hat{\sigma}_{\hat{r}_{Dxy}}^2$ e $\hat{\sigma}_{\hat{r}_{Zxy}}^2$ são as variâncias dos coeficiente de correlação genética ($\hat{r}_{Gxy}$), aditiva ($\hat{r}_{Axy}$), dominante ($\hat{r}_{Dxy}$) e epistática ($\hat{r}_{Zxy}$), respectivamente, obtidas pelas eq. (50 a 53), das análises de covariâncias conjuntas. Essas variâncias dos coeficientes de correlação foram obtidas de acordo com Vencovsky and Barriga (1992), da seguinte forma (eq. 91):

$$\hat{\sigma}_{\hat{r}}^2 = \frac{1}{GL_1 b^2 t_1 t_2} [1 + (b - 1)t_1] [1 + (b - 2)t_2 + r_f^2] + \frac{1}{GL_2 b^2 t_1 t_2} [(1 - t_1)(1 - t_2) + r_f^2] \quad (91)$$

sendo que a composição dos termos desta equação variam conforme o coeficiente de correlação.

Para $\hat{\sigma}_{\hat{r}_{Gxy}}^2$:

GL_1 e GL_2 referem-se às somas dos graus de liberdade GL_P e GL_{PC_1} , e à soma dos graus de liberdade GL_{PE} e GL_{PC_1E} , respectivamente, os quais foram obtidos segundo Satterthwaite (1946) (eq. 92 e 93);

$$GL_1 = \frac{[(4PM_{Pxy}) + PM_{PC_1xy}]^2}{\frac{(4PM_{Pxy})^2}{GL_P} + \frac{(PM_{PC_1xy})^2}{GL_{PC_1}}} \quad (92)$$

$$GL_2 = \frac{[(4PM_{PExy}) + PM_{PC_1Exy}]^2}{\frac{(4PM_{PExy})^2}{GL_{PE}} + \frac{(PM_{PC_1Exy})^2}{GL_{PC_1E}}} \quad (93)$$

$b = JKM + KM$, sendo que K, J e M referem-se ao número de repetições (K=2), de gerações de retrocruzamento (J=3) e de ambientes (M=8), respectivamente;

t_1 , t_2 e r_f estão detalhados nas eq. (94 a 96):

$$t_1 = \frac{\hat{\sigma}_{A_x}^2}{(\hat{\sigma}_{A_x}^2 + \hat{\sigma}_{AE_x}^2 + \hat{\sigma}_x^2)} + \frac{\hat{\sigma}_{D_x}^2}{(\hat{\sigma}_{D_x}^2 + \hat{\sigma}_{DE_x}^2 + \hat{\sigma}_x^2)} \quad (94)$$

$$t_2 = \frac{\hat{\sigma}_{A_y}^2}{(\hat{\sigma}_{A_y}^2 + \hat{\sigma}_{AE_y}^2 + \hat{\sigma}_y^2)} + \frac{\hat{\sigma}_{D_y}^2}{(\hat{\sigma}_{D_y}^2 + \hat{\sigma}_{DE_y}^2 + \hat{\sigma}_y^2)} \quad (95)$$

$$r_f = \frac{C\hat{v}_{A_{xy}} + C\hat{v}_{AE_{xy}} + C\hat{v}_{xy}}{\sqrt{[(\hat{\sigma}_{A_x}^2 + \hat{\sigma}_{AE_x}^2 + \hat{\sigma}_x^2)(\hat{\sigma}_{A_y}^2 + \hat{\sigma}_{AE_y}^2 + \hat{\sigma}_y^2)]}} + \frac{C\hat{v}_{D_{xy}} + C\hat{v}_{DE_{xy}} + C\hat{v}_{xy}}{\sqrt{[(\hat{\sigma}_{D_x}^2 + \hat{\sigma}_{DE_x}^2 + \hat{\sigma}_x^2)(\hat{\sigma}_{D_y}^2 + \hat{\sigma}_{DE_y}^2 + \hat{\sigma}_y^2)]}} \quad (96)$$

em que; $\hat{\sigma}_A^2$, $\hat{\sigma}_D^2$, $\hat{\sigma}_{AE}^2$ e $\hat{\sigma}_{DE}^2$ foram detalhados nas eq. (14 a 17), do capítulo 2; e $\hat{\sigma}^2$ encontra-se no Anexo B; $C\hat{v}_{A_{xy}}$, $C\hat{v}_{D_{xy}}$, $C\hat{v}_{AE_{xy}}$, $C\hat{v}_{DE_{xy}}$ e $C\hat{v}_{xy}$ referem-se às estimativas das covariâncias aditiva ($C\hat{v}_{A_{xy}} = 4(PM_{P_{xy}} - PM_{PE_{xy}})/JKM$), dominante ($C\hat{v}_{D_{xy}} = (PM_{PC_{1xy}} - PM_{PC_{1E_{xy}}})/KM$), aditiva por ambiente ($C\hat{v}_{AE_{xy}} = 4C\hat{v}_{PE_{xy}}$), dominante por ambiente ($C\hat{v}_{DE_{xy}} = C\hat{v}_{PC_{1E_{xy}}}$) e covariância do erro experimental ($C\hat{v}_{xy} = PM_{\bar{e}_{xy}}$), para os caracteres x e y, apresentadas no Anexo D.

Para $\hat{\sigma}_{r_{Axy}}^2$:

$GL_1 = GL_P$ e $GL_2 = GL_{PE}$; $b = KJM$; t_1 , t_2 e r_f estão detalhados nas eq. (97 a 99):

$$t_1 = \frac{\hat{\sigma}_{A_x}^2}{(\hat{\sigma}_{A_x}^2 + \hat{\sigma}_{AE_x}^2 + \hat{\sigma}_x^2)} \quad (97)$$

$$t_2 = \frac{\hat{\sigma}_{A_y}^2}{(\hat{\sigma}_{A_y}^2 + \hat{\sigma}_{AE_y}^2 + \hat{\sigma}_y^2)} \quad (98)$$

$$r_f = \frac{C\hat{v}_{A_{xy}} + C\hat{v}_{AE_{xy}} + C\hat{v}_{xy}}{\sqrt{[(\hat{\sigma}_{A_x}^2 + \hat{\sigma}_{AE_x}^2 + \hat{\sigma}_x^2)(\hat{\sigma}_{A_y}^2 + \hat{\sigma}_{AE_y}^2 + \hat{\sigma}_y^2)]}} \quad (99)$$

Para $\hat{\sigma}_{r_{Dxy}}^2$:

$GL_1 = GL_{PC_1}$ e $GL_2 = GL_{PC_{1E}}$; $b = KM$; t_1 , t_2 e r_f estão detalhados nas eq. (100 a 102):

$$t_1 = \frac{\hat{\sigma}_{D_x}^2}{(\hat{\sigma}_{D_x}^2 + \hat{\sigma}_{DE_x}^2 + \hat{\sigma}_x^2)} \quad (100)$$

$$t_2 = \frac{\hat{\sigma}_{D_y}^2}{(\hat{\sigma}_{D_y}^2 + \hat{\sigma}_{DE_y}^2 + \hat{\sigma}_y^2)} \quad (101)$$

$$r_f = \frac{C\hat{v}_{D_{xy}} + C\hat{v}_{DE_{xy}} + C\hat{v}_{xy}}{\sqrt{[(\hat{\sigma}_{D_x}^2 + \hat{\sigma}_{DE_x}^2 + \hat{\sigma}_x^2)(\hat{\sigma}_{D_y}^2 + \hat{\sigma}_{DE_y}^2 + \hat{\sigma}_y^2)]}} \quad (102)$$

Para $\hat{\sigma}_{r_{Zxy}}^2$:

$GL_1 = GL_Z$ e $GL_2 = GL_{ZE}$; $b = KM$; t_1 , t_2 e r_f estão detalhados nas eq. (103 a 105):

$$t_1 = \frac{\hat{\sigma}_{Z_x}^2}{(\hat{\sigma}_{Z_x}^2 + \hat{\sigma}_{ZE_x}^2 + \hat{\sigma}_x^2)} \quad (103)$$

$$t_2 = \frac{\hat{\sigma}_{Z_y}^2}{(\hat{\sigma}_{Z_y}^2 + \hat{\sigma}_{ZE_y}^2 + \hat{\sigma}_y^2)} \quad (104)$$

$$r_f = \frac{C\hat{\sigma}v_{Z_{xy}} + C\hat{\sigma}v_{ZE_{xy}} + C\hat{\sigma}v_{xy}}{\sqrt{[(\hat{\sigma}_{Z_x}^2 + \hat{\sigma}_{ZE_x}^2 + \hat{\sigma}_x^2)(\hat{\sigma}_{Z_y}^2 + \hat{\sigma}_{ZE_y}^2 + \hat{\sigma}_y^2)]}} \quad (105)$$

em que $\hat{\sigma}_Z^2$ e $\hat{\sigma}_{ZE}^2$ referem-se às estimativas da variância epistática e da interação da variância epistática com ambientes, respectivamente, tendo sido detalhadas nas eq. (22 e 24), do capítulo 2; e $\hat{\sigma}^2$ encontra-se no Anexo B para os caracteres x e y; $C\hat{\sigma}v_{Z_{xy}}$ e $C\hat{\sigma}v_{ZE_{xy}}$ referem-se às estimativas da covariância epistática ($C\hat{\sigma}v_{Z_{xy}} = (PM_{Z_{xy}} - PM_{ZE_{xy}})/KM$) e covariância da interação epistática com ambientes ($C\hat{\sigma}v_{ZE_{xy}} = (PM_{ZE_{xy}} - PM_{\bar{\epsilon}_{xy}})/K$), para os caracteres x e y. As $C\hat{\sigma}v$ e os PM estão definidos no Anexo F.

ANEXO H. Quadrados médios e respectivas significâncias, coeficientes de variação (CV%) e médias para o caráter produção de grãos (PG, t ha⁻¹), avaliado em oito ambientes (E1 a E8)

FV	GL	Quadrados médios (QM)							
		E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E8
Repetições (Rep)	1	0,60 ^{ns}	0,47 ^{ns}	32,66 ^{**}	0,04 ^{ns}	36,18 ^{**}	5,41 ^{ns}	38,48 ^{**}	0,11 ^{ns}
Blocos/Rep	38	2,30 ^{ns}	2,13 [*]	3,96 ^{**}	1,90 ^{**}	2,16 [*]	8,53 ^{**}	2,15 ^{**}	0,34 ^{ns}
Progênies (P)	99	5,73 ^{**}	7,47 ^{**}	6,54 ^{**}	8,12 ^{**}	4,88 ^{**}	5,30 ^{**}	5,28 ^{**}	2,62 ^{**}
Gerações de RC (G _{RC})	2	18,13 ^{**}	1,89 ^{ns}	3,76 ^{ns}	20,21 ^{**}	35,74 ^{**}	4,09 ^{ns}	8,93 ^{**}	15,66 ^{**}
G _{RC1} vs G _{RC2} (C ₁)	1	34,77 [*]	1,98 ^{ns}	7,45 ^{ns}	38,56 ^{**}	69,16 ^{**}	1,29 ^{ns}	17,25 ^{**}	30,52 ^{**}
G _{RC1} + G _{RC2} vs 2 G _{RC3} (C ₂)	1	0,92 ^{ns}	1,83 ^{ns}	0,08 ^{ns}	1,74 ^{ns}	2,85 ^{ns}	6,94 [*]	0,52 ^{ns}	1,01 ^{ns}
P x G _{RC}	198	3,41 ^{**}	3,78 ^{**}	2,97 ^{**}	3,39 ^{**}	2,65 ^{**}	1,81 ^{**}	1,43 ^{**}	1,13 ^{**}
P x C ₁	99	5,23 ^{**}	5,65 ^{**}	4,83 ^{**}	5,35 ^{**}	3,83 ^{**}	2,58 ^{**}	2,14 ^{**}	1,70 ^{**}
P x C ₂	99	1,69 ^{ns}	1,93 ^{**}	1,12 ^{ns}	1,40 ^{ns}	1,42 ^{ns}	1,01 ^{ns}	0,73 ^{ns}	0,55 [*]
Epistasia total (Z)	100	1,69 ^{ns}	1,93 ^{**}	1,11 ^{ns}	1,40 ^{ns}	1,43 ^{ns}	1,07 ^{ns}	0,73 ^{ns}	0,56 [*]
Resíduo	260	1,65	1,29	0,90	1,09	1,39	1,32	0,69	0,39
CV%		18,03	15,12	13,22	13,63	20,48	19,88	15,80	20,33
Média geral		7,12	7,51	7,17	7,68	5,75	5,78	5,27	3,06
Média G _{RC1}		7,39	7,62	7,02	8,02	6,22	5,92	5,51	3,37
Média G _{RC2}		6,79	7,48	7,30	7,40	5,38	5,80	5,08	2,81
Média G _{RC3}		7,17	7,43	7,18	7,60	5,65	5,63	5,23	3,00

^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente.

ANEXO I. Quadrados médios e respectivas significâncias, coeficientes de variação (CV%) e médias para o caráter acamamento e quebramento de plantas (ACQ, %), avaliado em oito ambientes (E1 a E8)

FV	GL	Quadrados médios (QM)							
		E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E8
Repetições (Rep)	1	93,56 **	0,04 ^{ns}	3,20 ^{ns}	1,64 ^{ns}	21,13 **	27,25 **	4,74 *	1,10 ^{ns}
Blocos/Rep	38	7,22 **	1,50 ^{ns}	2,48 **	1,28 ^{ns}	2,33 **	1,83 ^{ns}	0,94 ^{ns}	2,17 ^{ns}
Progênies (P)	99	4,99 **	1,70 **	3,18 **	1,17 *	2,54 **	2,14 *	1,47 **	2,89 **
Gerações de RC (G _{RC})	2	134,18 **	3,66 ^{ns}	146,79 **	42,70 **	68,64 **	175,60 **	12,88 **	63,82 **
G _{RC1} vs G _{RC2} (C ₁)	1	268,24 **	6,18 *	292,27 **	81,58 **	134,68 **	343,45 **	24,19 **	117,61 **
G _{RC1} + G _{RC2} vs 2 G _{RC3} (C ₂)	1	0,12 ^{ns}	1,19 ^{ns}	1,63 ^{ns}	3,55 *	1,89 ^{ns}	8,52 *	1,39 ^{ns}	11,40 **
P x G _{RC}	198	2,67 ^{ns}	1,33 ^{ns}	1,45 ^{ns}	0,85 ^{ns}	1,35 ^{ns}	1,52 ^{ns}	0,67 ^{ns}	1,59 ^{ns}
P x C ₁	99	2,72 ^{ns}	1,42 ^{ns}	1,52 ^{ns}	0,91 ^{ns}	1,43 ^{ns}	1,71 ^{ns}	0,74 ^{ns}	1,87 ^{ns}
P x C ₂	99	2,62 ^{ns}	1,25 ^{ns}	1,36 ^{ns}	0,78 ^{ns}	1,28 ^{ns}	1,33 ^{ns}	0,61 ^{ns}	1,34 ^{ns}
Epistasia total (Z)	100	2,60 ^{ns}	1,25 ^{ns}	1,36 ^{ns}	0,81 ^{ns}	1,28 ^{ns}	1,40 ^{ns}	0,62 ^{ns}	1,44 ^{ns}
Resíduo	260	2,74	1,12	1,46	0,89	1,36	1,62	0,76	1,57
CV (%)		48,60	60,82	50,91	70,24	28,49	54,71	70,77	52,10
Média geral ^(a)		11,10	2,52	5,13	17,53	16,30	4,92	1,01	5,28
Média G _{RC1}		17,53	3,09	10,18	6,19	21,04	10,67	1,79	8,80
Média G _{RC2}		6,19	2,20	1,91	10,96	11,58	1,71	0,52	3,34
Média G _{RC3}		10,96	2,30	4,79	-0,50	16,98	4,16	0,84	4,37

^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. ^(a)Médias não transformadas

ANEXO J. Quadrados médios e respectivas significâncias, coeficientes de variação (CV%) e médias para o caráter florescimento masculino (FM, dias), avaliado em sete ambientes (E1 a E8)

FV	GL	Quadrados médios (QM)						
		E1	E2	E3	E4	E5	E7	E8
Repetições (Rep)	1	2,94 ^{ns}	8,88 ^{ns}	51,04 ^{**}	43,74 ^{**}	41,61 ^{**}	343,53 ^{**}	2,54 ^{ns}
Blocos/Rep	38	3,17 [*]	2,29 ^{**}	6,54 ^{**}	4,73 ^{**}	1,55 ^{ns}	12,42 ^{**}	2,66 ^{**}
Progenies (P)	99	14,49 ^{**}	10,03 ^{**}	15,47 ^{**}	13,64 ^{**}	9,91 ^{**}	20,71 ^{**}	13,53 ^{**}
Gerações de RC (G _{RC})	2	44,91 ^{**}	62,10 ^{**}	47,21 ^{**}	139,97 ^{**}	71,81 ^{**}	94,92 ^{**}	39,42 ^{**}
G _{RC1} vs G _{RC2} (C ₁)	1	64,00 ^{**}	121,00 ^{**}	78,32 ^{**}	267,32 ^{**}	129,96 ^{**}	167,70 ^{**}	67,24 ^{**}
G _{RC1} + G _{RC2} vs 2 G _{RC3} (C ₂)	1	25,81 ^{**}	3,20 ^{ns}	16,10 ^{**}	12,61 [*]	13,65 ^{**}	22,14 ^{**}	11,60 ^{**}
P x G _{RC}	198	3,79 ^{**}	2,13 ^{**}	3,35 ^{**}	2,65 ^{**}	2,03 ^{**}	2,84 ^{ns}	1,91 ^{**}
P x C ₁	99	4,67 ^{**}	2,25 ^{**}	4,67 ^{**}	3,25 ^{**}	2,82 ^{**}	3,24 ^{ns}	2,48 ^{**}
P x C ₂	99	2,91 [*]	2,01 ^{**}	2,02 [*]	2,06 ^{ns}	1,25 ^{ns}	2,44 ^{ns}	1,34 ^{ns}
Epistasia total (Z)	100	3,14 ^{**}	2,02 ^{**}	2,16 [*]	2,16 ^{ns}	1,37 ^{ns}	2,63 ^{ns}	1,44 ^{ns}
Resíduo	261	2,12	1,29	1,51	1,71	1,32	2,61	1,13
CV%		2,04	1,64	1,93	2,02	1,76	2,43	1,58
Média geral		71,51	69,29	63,56	64,76	65,34	66,62	67,00
Média G _{RC1}		70,96	68,69	63,00	63,84	64,66	65,84	66,49
Média G _{RC2}		71,76	69,79	63,89	65,48	65,80	67,14	67,31
Média G _{RC3}		71,80	69,40	63,79	64,97	65,55	66,90	67,20

^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente.

ANEXO K. Quadrados médios e respectivas significâncias, coeficientes de variação (CV%) e médias para o caráter florescimento feminino (FF, dias), avaliado em sete ambientes (E1 a E8)

FV	GL	Quadrados médios (QM)						
		E1	E2	E3	E4	E5	E7	E8
Repetições (Rep)	1	1,93 ^{ns}	43,20 ^{**}	65,34 [*]	62,73 ^{**}	75,62 ^{**}	274,73 ^{**}	0,54 ^{ns}
Blocos/Rep	38	2,46 ^{ns}	3,20 [*]	9,33 ^{**}	5,86 ^{**}	2,03 ^{ns}	12,24 ^{**}	1,44 ^{ns}
Progênies (P)	99	13,46 ^{**}	15,63 ^{**}	14,03 ^{**}	14,94 ^{**}	11,28 ^{**}	19,40 ^{**}	10,77 ^{**}
Gerações de RC (G _{RC})	2	17,43 ^{**}	20,78 ^{**}	11,63 [*]	32,26 ^{**}	4,34 ^{ns}	10,00 [*]	5,62 ^{ns}
G _{RC1} vs G _{RC2} (C ₁)	1	7,56 ^{ns}	33,06 ^{**}	14,06 ^{ns}	37,82 ^{**}	0,01 ^{ns}	3,42 ^{ns}	3,06 ^{ns}
G _{RC1} + G _{RC2} vs 2 G _{RC3} (C ₂)	1	27,30 ^{**}	8,50 ^{ns}	9,19 [*]	26,70 ^{**}	8,67 [*]	16,57 ^{**}	8,17 [*]
P x G _{RC}	198	3,37 ^{**}	2,54 [*]	3,07 ^{**}	2,82 ^{**}	2,25 [*]	2,47 ^{ns}	2,01 ^{**}
P x C ₁	99	4,01 ^{**}	2,55 [*]	3,97 ^{**}	3,08 ^{**}	3,09 ^{**}	2,79 ^{ns}	2,66 ^{**}
P x C ₂	99	2,74 ^{**}	2,53 [*]	2,17 ^{**}	2,57 ^{ns}	1,42 ^{ns}	2,15 ^{ns}	1,36 ^{ns}
Epistasia total (Z)	100	2,98 ^{**}	2,59 [*]	2,24 ^{**}	2,81 [*]	1,50 ^{ns}	2,30 ^{ns}	1,42 ^{ns}
Resíduo	261	1,75	1,90	1,41	2,01	1,79	2,89	1,18
CV%		1,85	1,95	1,84	2,15	2,04	2,53	1,61
Média geral		71,65	70,86	64,50	65,77	65,51	67,17	67,61
Média G _{RC1}		71,64	70,49	64,60	65,31	65,43	66,96	67,62
Média G _{RC2}		71,37	71,07	64,23	65,93	65,42	67,15	67,44
Média G _{RC3}		71,96	71,03	64,68	66,07	65,68	67,41	67,78

^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente.

ANEXO L.

Quadrados médios e respectivas significâncias, coeficientes de variação (CV%) e médias para o caráter intervalo entre florescimentos (IF, dias), avaliado em sete ambientes (E1 a E8)

FV	GL	Quadrados médios (QM)						
		E1	E2	E3	E4	E5	E7	E8
Repetições (Rep)	1	0,11 ^{ns}	12,91 ^{**}	0,88 ^{ns}	1,71 ^{ns}	5,04 [*]	3,84 [*]	0,74 ^{ns}
Blocos/Rep	38	1,16 ^{ns}	1,45 ^{ns}	1,51 [*]	1,88 ^{ns}	0,77 ^{ns}	0,70 ^{ns}	1,29 ^{**}
Progênies (P)	99	1,72 ^{**}	2,83 ^{**}	2,03 ^{**}	2,00 ^{**}	1,45 ^{**}	1,47 ^{**}	1,69 ^{**}
Gerações de RC (G _{RC})	2	57,79 ^{**}	14,42 ^{**}	79,86 ^{**}	53,33 ^{**}	66,41 ^{**}	61,81 ^{**}	49,65 ^{**}
G _{RC1} vs G _{RC2} (C ₁)	1	115,56 ^{**}	27,56 ^{**}	158,76 ^{**}	104,04 ^{**}	132,25 ^{**}	123,21 ^{**}	99,00 ^{**}
G _{RC1} + G _{RC2} vs 2 G _{RC3} (C ₂)	1	0,02 ^{ns}	1,27 ^{ns}	0,96 ^{ns}	2,61 ^{ns}	0,56 ^{ns}	0,40 ^{ns}	0,30 ^{ns}
P x G _{RC}	198	0,85 ^{ns}	1,25 ^{ns}	0,95 ^{ns}	1,30 ^{ns}	0,65 ^{ns}	0,81 ^{ns}	0,70 ^{ns}
P x C ₁	99	0,90 ^{ns}	1,29 ^{ns}	0,98 ^{ns}	1,22 ^{ns}	0,72 ^{ns}	0,78 ^{ns}	0,72 ^{ns}
P x C ₂	99	0,80 ^{ns}	1,21 ^{ns}	0,91 ^{ns}	1,37 ^{ns}	0,58 ^{ns}	0,84 ^{ns}	0,68 ^{ns}
Epistasia total (Z)	100	0,79 ^{ns}	1,21 ^{ns}	0,91 ^{ns}	1,39 ^{ns}	0,57 ^{ns}	0,84 ^{ns}	0,68 ^{ns}
Resíduo	261	0,96	1,29	0,91	1,31	0,56	0,78	0,75
CV%		669,70	72,25	101,50	113,52	446,31	161,51	141,91
Média geral		0,15	1,57	0,94	1,01	0,17	0,55	0,61
Média G _{RC1}		0,68	1,80	1,60	1,47	0,77	1,12	1,13
Média G _{RC2}		-0,40	1,28	0,34	0,45	-0,39	0,01	0,13
Média G _{RC3}		0,16	1,64	0,89	1,10	0,13	0,51	0,58

^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente.

ANEXO M. Quadrados médios e respectivas significâncias, coeficientes de variação (CV%) e médias para o caráter altura de plantas (AP, cm planta⁻¹), avaliado em sete ambientes (E1 a E8)

FV	GL	Quadrados médios (QM)						
		E1	E2	E3	E4	E5	E7	E8
Repetições (Rep)	1	1.131,63 ^{ns}	661,50 ^{ns}	8.310,48 [*]	6.970,04 ^{**}	985,60 [*]	37.177,88 ^{**}	1.080,04 [*]
Blocos/Rep	38	298,24 ^{**}	187,30 ^{**}	1530,59 ^{**}	518,61 ^{**}	202,20 ^{**}	908,82 ^{**}	231,18 ^{**}
Progênies (P)	99	429,23 ^{**}	647,69 ^{**}	509,71 ^{**}	534,81 ^{**}	387,02 ^{**}	940,62 ^{**}	472,78 ^{**}
Gerações de RC (G _{RC})	2	640,09 ^{**}	5.870,77 ^{**}	3.256,85 ^{**}	313,04 ^{ns}	62,22 ^{ns}	1.314,88 ^{**}	5,47 ^{ns}
G _{RC1} vs G _{RC2} (C ₁)	1	1.228,50 ^{**}	11.674,80 ^{**}	6.512,49 ^{**}	595,36 [*]	17,64 ^{ns}	2.616,32 ^{**}	10,56 ^{ns}
G _{RC1} + G _{RC2} vs 2 G _{RC3} (C ₂)	1	51,67 ^{ns}	66,74 ^{ns}	1,20 ^{ns}	30,72 ^{ns}	106,80 ^{ns}	13,44 ^{ns}	0,37 ^{ns}
P x G _{RC}	198	102,48 ^{ns}	113,52 ^{**}	104,80 ^{ns}	107,42 ^{**}	89,53 ^{**}	131,90 ^{ns}	97,07 [*]
P x C ₁	99	123,60 ^{ns}	142,12 ^{**}	141,58 [*]	141,05 ^{**}	104,27 ^{**}	174,56 ^{ns}	140,13 ^{**}
P x C ₂	99	81,36 ^{ns}	84,93 ^{ns}	68,02 ^{ns}	73,80 ^{ns}	74,79 ^{ns}	89,24 ^{ns}	54,01 ^{ns}
Epistasia total (Z)	100	81,06 ^{ns}	84,74 ^{ns}	67,35 ^{ns}	73,37 ^{ns}	75,11 ^{ns}	88,48 ^{ns}	53,48 ^{ns}
Resíduo	261	96,73	79,13	104,39	78,13	59,54	193,19	76,09
CV%		4,44	3,99	4,82	4,20	4,26	7,71	4,66
Média geral		221,36	223,20	212,19	210,22	181,04	180,23	187,11
Média G _{RC1}		219,40	217,57	208,13	209,16	181,13	177,78	186,96
Média G _{RC2}		222,91	228,37	216,20	211,60	181,55	182,90	187,29
Média G _{RC3}		221,78	223,68	212,26	209,90	180,45	180,02	187,07

^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente.

ANEXO N. Quadrados médios e respectivas significâncias, coeficientes de variação (CV%) e médias para o caráter altura de espigas (AE, cm planta⁻¹), avaliado em sete ambientes (E1 a E8)

FV	GL	Quadrados médios (QM)						
		E1	E2	E3	E4	E5	E7	E8
Repetições (Rep)	1	26,04 ^{ns}	0,03 ^{ns}	2.575,08 ^{ns}	14.142,62 ^{**}	117,93 ^{ns}	16.120,17 ^{**}	568,43 [*]
Blocos/Rep	38	203,11 ^{**}	191,10 ^{**}	930,70 ^{**}	359,81 ^{**}	118,33 ^{**}	535,73 ^{**}	127,97 ^{**}
Progênies (P)	99	274,11 ^{**}	368,22 ^{**}	235,88 ^{**}	278,14 ^{**}	208,67 ^{**}	497,86 ^{**}	201,96 ^{**}
Gerações de RC (G _{RC})	2	475,10 ^{**}	219,49 [*]	306,38 ^{**}	874,27 ^{**}	1.097,79 ^{**}	54,09 ^{ns}	486,01 ^{**}
G _{RC1} vs G _{RC2} (C ₁)	1	95,06 ^{ns}	265,69 ^{ns}	441,00 [*]	1517,10 ^{**}	2.190,24 ^{**}	8,41 ^{ns}	778,41 ^{**}
G _{RC1} + G _{RC2} vs 2 G _{RC3} (C ₂)	1	855,14 ^{**}	173,28 ^{ns}	171,76 ^{ns}	231,44 [*]	5,33 ^{ns}	99,76 ^{ns}	193,60 [*]
P x G _{RC}	198	56,00 ^{ns}	69,84 [*]	63,68 ^{ns}	53,53 ^{ns}	48,31 ^{**}	60,65 ^{ns}	48,23 ^{ns}
P x C ₁	99	63,30 ^{ns}	79,06 ^{**}	70,80 ^{ns}	63,78 [*]	55,44 ^{**}	64,70 ^{ns}	58,24 [*]
P x C ₂	99	48,70 ^{ns}	60,61 ^{ns}	56,56 ^{ns}	43,27 ^{ns}	41,19 ^{ns}	56,61 ^{ns}	38,22 ^{ns}
Epistasia total (Z)	100	56,77 ^{ns}	61,74 ^{ns}	57,71 ^{ns}	45,15 ^{ns}	40,83 ^{ns}	57,04 ^{ns}	39,78 ^{ns}
Resíduo	261	71,86	52,47	71,18	45,46	34,61	113,73	41,39
CV%		7,00	5,76	7,38	6,10	6,98	11,92	6,43
Média geral		121,10	125,70	114,25	110,48	84,27	89,45	99,99
Média G _{RC1}		120,75	124,51	112,82	111,99	86,54	89,31	100,98
Média G _{RC2}		119,77	126,14	114,92	108,10	81,86	89,02	98,19
Média G _{RC3}		122,79	126,46	115,01	111,36	84,40	90,03	100,79

^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente.

ANEXO O. Quadrados médios e respectivas significâncias, coeficientes de variação (CV%) e médias para o caráter posição relativa da espiga (PRE), avaliado em sete ambientes (E1 a E8)

FV	GL	Quadrados médios (QM) ^(a)						
		E1	E2	E3	E4	E5	E7	E8
Repetições (Rep)	1	0,35 ^{ns}	3,29 ^{**}	0,06 ^{ns}	12,47 ^{**}	0,04 ^{ns}	4,13 ^{**}	0,18 ^{ns}
Blocos/Rep	38	0,14 ^{**}	0,12 ^{**}	0,28 ^{**}	0,18 ^{**}	0,08 ^{**}	0,31 ^{**}	0,08 ^{ns}
Progênies (P)	99	0,16 ^{**}	0,13 ^{**}	0,14 ^{**}	0,15 ^{**}	0,18 ^{**}	0,34 ^{**}	0,17 ^{**}
Gerações de RC (G _{RC})	2	1,44 ^{**}	1,93 ^{**}	0,76 ^{**}	3,32 ^{**}	3,62 ^{**}	1,35 ^{**}	1,57 ^{**}
G _{RC1} vs G _{RC2} (C ₁)	1	1,69 ^{**}	3,74 ^{**}	1,13 ^{**}	5,88 ^{**}	7,10 ^{**}	2,34 ^{**}	2,54 ^{**}
G _{RC1} + G _{RC2} vs 2 G _{RC3} (C ₂)	1	1,19 ^{**}	0,11 ^{ns}	0,39 [*]	0,77 ^{**}	0,15 ^{ns}	0,35 [*]	0,59 ^{**}
P x G _{RC}	198	0,06 ^{ns}	0,05 ^{ns}	0,05 ^{ns}	0,05 ^{ns}	0,06 ^{ns}	0,07 ^{ns}	0,07 ^{ns}
P x C ₁	99	0,06 ^{ns}	0,06 ^{ns}	0,05 ^{ns}	0,05 ^{ns}	0,06 [*]	0,06 ^{ns}	0,07 ^{ns}
P x C ₂	99	0,06 ^{ns}	0,04 ^{ns}	0,06 ^{ns}	0,05 ^{ns}	0,05 ^{ns}	0,07 ^{ns}	0,08 ^{ns}
Epistasia total (Z)	100	0,07 ^{ns}	0,04 ^{ns}	0,06 ^{ns}	0,05 ^{ns}	0,05 ^{ns}	0,07 ^{ns}	0,08 [*]
Resíduo	261	0,06	0,05	0,05	0,05	0,05	0,11	0,06
CV%		4,41	3,93	4,13	4,20	4,72	6,68	4,62
Média geral		0,55	0,56	0,54	0,52	0,46	0,49	0,53
Média G _{RC1}		0,55	0,57	0,54	0,53	0,48	0,50	0,54
Média G _{RC2}		0,54	0,55	0,53	0,51	0,45	0,48	0,52
Média G _{RC3}		0,55	0,56	0,54	0,53	0,47	0,50	0,54

^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente; ^(a)QM multiplicados por 10².

ANEXO P. Quadrados médios e respectivas significâncias, coeficientes de variação (CV%) e médias para o caráter *stay green* (SG, notas), avaliado em sete ambientes (E1 a E8)

FV	GL	Quadrados médios (QM)						
		E1	E2	E3	E4	E5	E7	E8
Repetições (Rep)	1	6,63 **	0,00 ^{ns}	1,03 ^{ns}	0,90 ^{ns}	0,05 ^{ns}	0,43 ^{ns}	7,73 **
Blocos/Rep	38	0,40 ^{ns}	0,36 **	0,38 **	0,29 *	0,10 *	0,43 **	0,16 *
Progênies (P)	99	0,81 **	0,33 **	0,32 **	0,66 **	0,17 **	0,88 **	0,50 **
Gerações de RC (G _{RC})	2	13,60 **	0,37 ^{ns}	5,76 **	21,12 **	3,72 **	5,94 **	1,90 **
G _{RC1} vs G _{RC2} (C ₁)	1	27,08 **	0,58 ^{ns}	11,23 **	41,23 **	7,44 **	7,64 **	3,29 **
G _{RC1} + G _{RC2} vs 2 G _{RC3} (C ₂)	1	0,04 ^{ns}	0,18 ^{ns}	0,40 ^{ns}	0,40 ^{ns}	0,00 ^{ns}	4,12 **	0,55 *
P x G _{RC}	198	0,31 ^{ns}	0,16 ^{ns}	0,12 **	0,22 ^{ns}	0,07 ^{ns}	0,25 **	0,13 ^{ns}
P x C ₁	99	0,37 *	0,21 *	0,13 **	0,27 **	0,09 *	0,31 **	0,14 *
P x C ₂	99	0,26 ^{ns}	0,12 ^{ns}	0,11 ^{ns}	0,18 ^{ns}	0,06 ^{ns}	0,19 ^{ns}	0,12 ^{ns}
Epistasia total (Z)	100	0,26 ^{ns}	0,12 ^{ns}	0,11 ^{ns}	0,18 ^{ns}	0,06 ^{ns}	0,23 **	0,12 ^{ns}
Resíduo	260	0,27	0,15	0,09	0,18	0,06	0,15	0,11
CV (%)		14,42	10,83	6,76	11,67	5,46	9,78	8,17
Média geral		3,62	3,53	4,39	3,66	4,67	4,01	3,98
Média G _{RC1}		3,35	3,48	4,24	3,35	4,53	3,93	3,91
Média G _{RC2}		3,88	3,56	4,58	4,01	4,80	4,21	4,09
Média G _{RC3}		3,63	3,55	4,35	3,62	4,67	3,89	3,94

^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente.

ANEXO Q.

Quadrados médios e respectivas significâncias, coeficientes de variação (CV%) e médias para o caráter número de fileiras (NF, fileiras espiga⁻¹), avaliado em oito ambientes (E1 a E8)

FV	GL	Quadrados médios (QM)							
		E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E8
Repetições (Rep)	1	0,69 ^{ns}	1,19 ^{ns}	1,00 ^{ns}	0,08 ^{ns}	16,98 ^{**}	0,08 ^{ns}	0,11 ^{ns}	0,01 ^{ns}
Blocos/Rep	38	0,40 ^{ns}	0,46 ^{ns}	0,30 ^{ns}	0,40 ^{ns}	0,57 ^{ns}	1,00 ^{**}	0,44 ^{ns}	0,49 ^{ns}
Progenies (P)	99	1,71 ^{**}	1,94 ^{**}	2,38 ^{**}	1,95 ^{**}	2,01 ^{**}	2,33 ^{**}	1,76 ^{**}	2,16 ^{**}
Gerações de RC (G _{RC})	2	14,48 ^{**}	16,12 ^{**}	11,01 ^{**}	6,94 ^{**}	5,03 ^{**}	7,38 ^{**}	9,14 ^{**}	13,24 ^{**}
G _{RC1} vs G _{RC2} (C ₁)	1	28,36 ^{**}	32,17 ^{**}	22,00 ^{**}	13,22 ^{**}	10,04 ^{**}	14,48 ^{**}	17,72 ^{**}	26,06 ^{**}
G _{RC1} + G _{RC2} vs 2 G _{RC3} (C ₂)	1	0,61 ^{ns}	0,09 ^{ns}	0,02 ^{ns}	0,61 ^{ns}	0,02 ^{ns}	0,29 ^{ns}	0,55 ^{ns}	0,42 ^{ns}
P x G _{RC}	198	0,53 [*]	0,58 ^{**}	0,43 ^{ns}	0,53 [*]	0,57 ^{ns}	0,53 [*]	0,56 ^{**}	0,55 ^{ns}
P x C ₁	99	0,55 [*]	0,49 ^{ns}	0,45 ^{ns}	0,46 ^{ns}	0,56 ^{ns}	0,52 ^{ns}	0,59 ^{**}	0,54 ^{ns}
P x C ₂	99	0,52 ^{ns}	0,67 ^{**}	0,42 ^{ns}	0,60 ^{**}	0,59 ^{ns}	0,53 ^{ns}	0,53 [*]	0,57 ^{ns}
Epistasia total (Z)	100	0,52 ^{ns}	0,67 ^{**}	0,42 ^{ns}	0,60 ^{**}	0,58 ^{ns}	0,53 ^{ns}	0,53 [*]	0,56 ^{ns}
Resíduo	261	0,42	0,42	0,48	0,41	0,50	0,42	0,38	0,44
CV%		4,55	4,47	4,81	4,46	4,98	4,60	4,38	4,79
Média geral		14,20	14,51	14,40	14,30	14,15	14,11	14,12	13,92
Média G _{RC1}		14,45	14,79	14,64	14,46	14,32	14,31	14,31	14,20
Média G _{RC2}		13,92	14,22	14,17	14,09	14,00	13,93	13,89	13,69
Média G _{RC3}		14,25	14,53	14,39	14,34	14,15	14,08	14,16	13,89

^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente.

ANEXO R. Quadrados médios e respectivas significâncias, coeficientes de variação (CV%) e médias para o caráter número de grãos por fileira (NGF, grãos fileira⁻¹), avaliado em oito ambientes (E1 a E8)

FV	GL	Quadrados médios (QM)							
		E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E8
Repetições (Rep)	1	3,32 ^{ns}	0,29 ^{ns}	552,19 ^{**}	67,04 ^{**}	401,29 ^{**}	43,47 ^{ns}	4,56 ^{ns}	36,85 [*]
Blocos/Rep	38	5,02 ^{ns}	5,61 ^{ns}	9,86 ^{**}	4,25 ^{ns}	7,63 ^{ns}	23,03 ^{**}	3,95 ^{ns}	7,31 [*]
Progênies (P)	99	12,41 ^{**}	17,45 ^{**}	18,36 ^{**}	24,90 ^{**}	22,43 ^{**}	21,72 ^{**}	22,19 ^{**}	19,80 ^{**}
Gerações de RC (G _{RC})	2	0,12 ^{ns}	63,23 ^{**}	24,62 ^{ns}	24,48 ^{ns}	50,76 ^{**}	43,22 [*]	65,11 ^{**}	81,40 ^{**}
G _{RC1} vs G _{RC2} (C ₁)	1	0,20 ^{ns}	123,68 ^{**}	6,00 ^{ns}	35,63 ^{ns}	99,64 ^{**}	86,21 ^{**}	124,88 ^{**}	160,15 ^{**}
G _{RC1} + G _{RC2} vs 2 G _{RC3} (C ₂)	1	0,03 ^{ns}	2,65 ^{ns}	43,24 ^{**}	13,05 ^{ns}	1,98 ^{ns}	0,23 ^{ns}	5,35 ^{ns}	2,64 ^{ns}
P x G _{RC}	198	6,84 ^{**}	7,04 [*]	8,74 ^{**}	8,66 ^{**}	9,13 [*]	9,26 ^{ns}	6,75 [*]	9,90 ^{**}
P x C ₁	99	9,16 ^{**}	8,24 ^{**}	12,67 ^{**}	11,89 ^{**}	10,92 ^{**}	10,62 [*]	8,19 ^{**}	13,70 ^{**}
P x C ₂	99	4,51 ^{ns}	5,75 ^{ns}	4,80 ^{ns}	5,46 ^{ns}	7,27 ^{ns}	7,90 ^{ns}	5,30 ^{ns}	6,11 ^{ns}
Epistasia total (Z)	100	4,46 ^{ns}	5,72 ^{ns}	5,19 ^{ns}	5,53 [*]	7,22 ^{ns}	7,82 ^{ns}	5,30 ^{ns}	6,07 ^{ns}
Resíduo	261	3,85	5,52	4,01	4,19	6,72	7,97	5,25	4,78
CV%		5,29	6,52	5,40	5,40	7,67	7,75	6,65	6,56
Média geral		37,08	36,06	37,08	37,90	33,80	36,42	34,44	33,34
Média G _{RC1}		37,10	36,66	36,77	38,09	34,34	36,87	35,07	33,93
Média G _{RC2}		37,06	35,54	37,01	37,49	33,33	35,94	33,95	32,66
Média G _{RC3}		37,09	35,96	37,46	38,10	33,71	36,45	34,31	33,43

^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente.

ANEXO S. Quadrados médios e respectivas significâncias, coeficientes de variação (CV%) e médias para o caráter comprimento de grãos (CG, cm), avaliado em oito ambientes (E1 a E8)

FV	GL	Quadrados médios (QM) ^(a)							
		E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E8
Repetições (Rep)	1	6,64 **	2,34 **	47,26 **	15,66 **	2,95 *	214,69 **	0,07 ^{ns}	120,08 **
Blocos/Rep	38	0,70 **	0,28 ^{ns}	0,55 **	0,37 ^{ns}	0,67 ^{ns}	1,44 **	0,47 **	0,49 ^{ns}
Progênies (P)	99	0,72 **	0,63 **	1,01 **	0,78 **	0,97 **	1,07 **	0,89 **	1,15 **
Gerações de RC (G _{RC})	2	0,58 ^{ns}	1,47 *	2,26 **	1,65 ^{ns}	5,79 **	0,45 ^{ns}	1,28 ^{ns}	0,96 ^{ns}
G _{RC1} vs G _{RC2} (C ₁)	1	0,49 ^{ns}	2,76 *	3,87 *	0,16 ^{ns}	11,42 **	0,25 ^{ns}	0,01 ^{ns}	1,91 ^{ns}
G _{RC1} + G _{RC2} vs 2 G _{RC3} (C ₂)	1	0,66 ^{ns}	0,19 ^{ns}	0,66 ^{ns}	3,12 **	0,17 ^{ns}	0,64 ^{ns}	2,54 **	0,01 ^{ns}
P x G _{RC}	198	0,54 **	0,43 **	0,46 **	0,59 *	0,64 *	0,50 ^{ns}	0,47 **	0,58 **
P x C ₁	99	0,68 **	0,54 **	0,62 **	0,75 **	0,78 **	0,62 *	0,59 **	0,68 **
P x C ₂	99	0,41 ^{ns}	0,32 *	0,30 ^{ns}	0,44 ^{ns}	0,50 ^{ns}	0,37 ^{ns}	0,36 ^{ns}	0,47 ^{ns}
Epistasia total (Z)	100	0,41 ^{ns}	0,31 *	0,30 ^{ns}	0,47 ^{ns}	0,49 ^{ns}	0,37 ^{ns}	0,38 *	0,46 ^{ns}
Resíduo	261	0,35	0,23	0,31	0,46	0,48	0,47	0,28	0,38
CV%		5,90	4,27	5,63	5,95	7,02	6,93	5,13	6,96
Média geral		1,01	1,11	0,99	1,15	0,98	0,99	1,02	0,89
Média G _{RC1}		1,00	1,11	0,97	1,14	1,00	0,98	1,02	0,88
Média G _{RC2}		1,01	1,12	0,99	1,14	0,97	0,99	1,02	0,90
Média G _{RC3}		1,01	1,11	0,99	1,16	0,98	0,99	1,03	0,89

^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. ^(a)QM multiplicados por 10²

ANEXO T.

Quadrados médios e respectivas significâncias, coeficientes de variação (CV%) e médias para o caráter peso de 300 grãos (P300, g parcela⁻¹), avaliado em oito ambientes (E1 a E8)

FV	GL	Quadrados médios (QM)							
		E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E8
Repetições (Rep)	1	792,74 **	52,45 ^{ns}	2.344,72 **	28,59 ^{ns}	1.104,58 **	1164,29 *	448,74 *	0,05 ^{ns}
Blocos/Rep	38	67,02 ^{ns}	60,72 ^{ns}	81,94 **	38,16 ^{ns}	82,01 *	159,77 **	98,09 **	65,45 *
Progênies (P)	99	197,62 **	144,46 **	180,17 **	149,18 **	189,54 **	174,51 **	198,82 **	159,86 **
Gerações de RC (G _{RC})	2	240,33 *	519,07 **	103,68 ^{ns}	257,32 *	752,09 **	58,45 ^{ns}	21,47 ^{ns}	79,95 ^{ns}
G _{RC1} vs G _{RC2} (C ₁)	1	479,37 *	1.018,68 **	205,58 ^{ns}	481,78 **	1.285,49 **	106,91 ^{ns}	0,03 ^{ns}	57,27 ^{ns}
G _{RC1} + G _{RC2} vs 2 G _{RC3} (C ₂)	1	1,29 ^{ns}	20,37 ^{ns}	1,78 ^{ns}	34,51 ^{ns}	222,06 ^{ns}	10,21 ^{ns}	42,91 ^{ns}	102,62 ^{ns}
P x G _{RC}	198	66,97 ^{ns}	57,84 *	64,42 **	57,75 *	89,89 **	49,20 *	56,53 **	57,17 *
P x C ₁	99	75,90 ^{ns}	53,37 ^{ns}	70,35 **	61,14 *	89,40 **	60,63 **	73,15 **	61,30 *
P x C ₂	99	58,03 ^{ns}	62,38 **	58,48 ^{ns}	54,11 ^{ns}	90,32 **	36,06 ^{ns}	39,92 ^{ns}	53,05 ^{ns}
Epistasia total (Z)	100	57,47 ^{ns}	61,96 *	57,92 ^{ns}	53,91 ^{ns}	91,64 **	35,80 ^{ns}	39,95 ^{ns}	53,54 ^{ns}
Resíduo	261	65,90	42,84	45,57	44,42	56,05	38,78	40,07	43,90
CV%		10,13	7,63	8,71	7,84	9,87	8,41	9,14	11,50
Média geral		80,15	85,84	77,52	85,04	75,83	74,00	69,23	57,61
Média G _{RC1}		81,27	84,35	76,84	86,34	78,09	74,52	69,05	57,69
Média G _{RC2}		79,09	87,55	78,28	84,13	74,49	73,47	69,03	56,94
Média G _{RC3}		80,08	85,55	77,45	84,72	74,99	74,28	69,61	58,19

^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente.

ANEXO U. Quadrados médios e respectivas significâncias, coeficientes de variação (CV%) e médias para o caráter prolificidade (PRO, espigas pl⁻¹), avaliado em oito ambientes (E1 a E8)

FV	GL	Quadrados médios (QM)							
		E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E8
Repetições (Rep)	1	0,01 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,03 ^{ns}	0,93 ^{**}	1,39 ^{**}	0,02 ^{ns}	0,01 ^{ns}
Blocos/Rep	38	0,02 ^{ns}	0,02 ^{ns}	0,02 ^{**}	0,02 ^{ns}	0,03 [*]	0,06 ^{**}	0,02 ^{ns}	0,01 ^{ns}
Progênies (P)	99	0,03 ^{**}	0,04 ^{**}	0,02 ^{**}	0,05 ^{**}	0,03 ^{**}	0,03 ^{**}	0,03 ^{**}	0,03 ^{**}
Gerações de RC (G _{RC})	2	0,04 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,41 ^{**}	0,03 ^{ns}	0,02 ^{ns}	0,04 [*]	0,00 ^{ns}	0,21 ^{**}
G _{RC1} vs G _{RC2} (C ₁)	1	0,02 ^{ns}	0,03 ^{ns}	0,73 ^{**}	0,00 ^{ns}	0,03 ^{ns}	0,03 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,42 ^{**}
G _{RC1} + G _{RC2} vs 2 G _{RC3} (C ₂)	1	0,06 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,10 ^{**}	0,05 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,05 [*]	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}
P x G _{RC}	198	0,03 ^{ns}	0,03 ^{**}	0,02 ^{**}	0,02 ^{**}	0,02 [*]	0,01 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,02 ^{**}
P x C ₁	99	0,04 ^{**}	0,03 ^{**}	0,02 ^{**}	0,03 ^{**}	0,03 ^{**}	0,01 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,03 ^{**}
P x C ₂	99	0,02 ^{ns}	0,02 [*]	0,01 ^{ns}	0,02 ^{ns}	0,02 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,01 ^{ns}
Epistasia total (Z)	100	0,02 ^{ns}	0,02 [*]	0,01 ^{ns}	0,02 ^{ns}	0,02 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,01 ^{ns}
Resíduo	260	0,02	0,01	0,01	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01
CV%		14,65	14,24	11,37	11,99	14,99	14,52	11,98	16,78
Média geral		1,03	0,84	0,93	1,00	0,86	0,83	0,89	0,68
Média G _{RC1}		1,02	0,83	0,88	0,99	0,86	0,83	0,89	0,71
Média G _{RC2}		1,03	0,85	0,96	0,99	0,85	0,84	0,90	0,64
Média G _{RC3}		1,05	0,84	0,95	1,01	0,86	0,81	0,89	0,68

^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente.

ANEXO V. Produtos médios e respectivas significâncias referentes às análises de covariâncias conjuntas para as combinações do caráter produção de grãos (PG) com os caracteres florescimento masculino (FM), florescimento feminino (FF), intervalo entre florescimentos (IF), altura da planta (AP), altura da espiga (AE), posição relativa da espiga (PRE), *stay green* (SG) e acamamento e quebramento de plantas (ACQ)

Fontes de covariação	GL	GL ^(a)	Produtos médios (PM)							
			PGFM	PGFF	PGIF	PGAP	PGAE	PGPRE	PGSG	PGACQ ^(a)
Ambientes (E)	6	7	162,56 ^{ns}	359,74 ^{ns}	197,24 ^{ns}	14.378,11 ^{ns}	9.812,12 ^{ns}	10,87 ^{ns}	-134,10 ^{ns}	-103,68 ^{ns}
Progênes (P)	99	99	-46,61 ^{**}	-47,47 ^{**}	-0,84 ^{ns}	247,23 ^{**}	139,67 ^{**}	0,05 ^{ns}	-5,08 ^{**}	-2,20 ^{ns}
P x E	594	693	-1,10 ^{**}	-1,54 ^{**}	-0,44 ^{**}	4,57 ^{**}	3,76 ^{**}	0,01 ^{**}	-0,44 ^{**}	-0,29 [*]
Gerações de RC (G _{RC})	2	2	-166,31 ^{ns}	-19,57 ^{ns}	146,58 ^{ns}	-629,73 ^{ns}	151,69 ^{ns}	2,41 ^{ns}	-47,54 ^{ns}	176,20 ^{ns}
G _{RC1} -G _{RC2} (C ₁)	1	1	-315,65 ^{ns}	-22,19 ^{ns}	293,14 ^{ns}	-1.261,85 ^{ns}	366,08 ^{ns}	5,14 ^{ns}	-97,28 ^{ns}	342,42 ^{ns}
G _{RC1} +G _{RC2} -2G _{RC3} (C ₂)	1	1	-16,98 ^{ns}	-16,96 ^{ns}	0,01 ^{ns}	2,38 ^{ns}	-62,70 ^{ns}	-0,31 ^{ns}	2,20 ^{ns}	9,98 ^{ns}
G _{RC} x E	12	14	-1,21 ^{ns}	-1,04 ^{ns}	0,17 ^{ns}	61,19 ^{**}	46,99 ^{**}	0,08 [*]	-1,09 ^{ns}	-2,00 ^{ns}
C ₁ x E	6	7	-3,06 ^{ns}	-2,52 ^{ns}	0,54 ^{ns}	118,83 [*]	87,89 [*]	0,14 ^{ns}	-2,16 ^{ns}	-4,44 ^{ns}
C ₂ x E	6	7	0,65 ^{ns}	0,44 ^{ns}	-0,21 ^{ns}	3,56 ^{ns}	6,09 ^{ns}	0,02 ^{ns}	-0,02 ^{ns}	0,43 ^{ns}
P x G _{RC}	198	198	-8,29 ^{**}	-8,36 ^{**}	-0,07 ^{ns}	50,64 ^{**}	28,38 ^{**}	0,01 ^{ns}	-1,72 ^{**}	-1,50 ^{**}
P x C ₁	99	99	-13,95 ^{**}	-13,85 ^{**}	0,10 ^{ns}	95,01 ^{**}	53,51 ^{**}	0,02 ^{ns}	-2,91 ^{**}	-2,82 ^{**}
P x C ₂	99	99	-2,63 ^{**}	-2,87 ^{**}	-0,23 ^{ns}	6,27 ^{**}	3,24 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,52 ^{**}	-0,17 ^{ns}
P x G _{RC} x E	1.188	1.386	-0,43 ^{**}	-0,57 ^{**}	-0,14 ^{**}	1,11 ^{**}	0,71 ^{**}	0,00 ^{ns}	-0,10 ^{**}	-0,17 ^{**}
P x C ₁ x E	594	693	-0,46 ^{**}	-0,54 ^{**}	-0,08 ^{ns}	1,40 ^{**}	1,07 ^{**}	0,00 ^{ns}	-0,12 ^{**}	-0,21 ^{**}
P x C ₂ x E	594	693	-0,40 ^{**}	-0,60 ^{**}	-0,19 ^{**}	0,82 ^{**}	0,35 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,08 ^{**}	-0,13 ^{**}
Epistasia total (Z)	100	100	-2,78 ^{**}	-3,01 ^{**}	-0,23 ^{ns}	6,23 ^{**}	2,58 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,50 ^{**}	-0,07 ^{ns}
Z x E	600	700	-0,39 ^{**}	-0,59 ^{**}	-0,19 ^{**}	0,84 ^{**}	0,41 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,08 ^{**}	-0,12 ^{**}
Erro Efetivo Médio	1.827	2.088	-0,45 ^{**}	-0,59 ^{**}	-0,14 ^{**}	1,52 ^{**}	1,10 ^{**}	0,00 ^{**}	-0,12 ^{**}	-0,13 ^{**}

^(a)pares de caracteres avaliados também em 8 ambientes. ^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. PG: t ha⁻¹; FM: dias, FF: dias, IF: dias, AP: cm planta⁻¹, AE: cm planta⁻¹, ACQ: %

ANEXO W. Produtos médios e respectivas significâncias referentes às análises de covariâncias conjuntas para as combinações do caráter produção de grãos (PG) com os caracteres número de fileiras (NF), número de grãos por fileira (NGF), peso de 300 grãos (P300), comprimento de grão (CG) e prolificidade (PRO); e para as combinações do caráter florescimento masculino (FM) com os caracteres florescimento feminino (FF), intervalo entre florescimentos (IF) e altura da planta (AP)

Fontes de covariação	GL	GL ^(a)	Produtos médios (PM)							
			PGNF ^(a)	PGNGF ^(a)	PGP300 ^(a)	PGCG ^(a)	PGPRO ^(a)	FMFF	FMIF	FMAP
Ambientes (E)	6	7	149,40 *	1.322,02 *	8.270,44 **	59,69 *	82,61 *	4.414,50 *	-106,21 ^{ns}	12.562,14 ^{ns}
Progênes (P)	99	99	1,06 ^{ns}	61,21 **	137,51 **	0,69 **	2,15 **	93,67 **	-4,38 ^{ns}	-193,49 **
P x E	594	693	0,23 **	2,39 **	6,52 **	0,07 **	0,19 **	4,22 **	-0,80 **	-16,34 **
Gerações de RC (G _{RC})	2	2	66,55 ^{ns}	105,82 ^{ns}	95,46 ^{ns}	-0,63 ^{ns}	-1,41 ^{ns}	78,73 ^{ns}	-391,20 ^{ns}	1.675,00 ^{ns}
G _{RC1} -G _{RC2} (C ₁)	1	1	134,15 ^{ns}	218,13 ^{ns}	185,28 ^{ns}	-0,77 ^{ns}	-2,17 ^{ns}	59,21 ^{ns}	-782,30 ^{ns}	3.363,84 ^{ns}
G _{RC1} +G _{RC2} -2G _{RC3} (C ₂)	1	1	-1,05 ^{ns}	-6,49 ^{ns}	5,64 ^{ns}	-0,48 ^{ns}	-0,65 ^{ns}	98,26 ^{ns}	-0,11 ^{ns}	-13,85 ^{ns}
G _{RC} x E	12	14	-0,38 ^{ns}	4,51 ^{ns}	30,28 **	0,23 *	0,66 **	5,14 **	0,07 ^{ns}	-4,39 ^{ns}
C ₁ x E	6	7	-1,08 ^{ns}	7,86 ^{ns}	60,21 *	0,44 ^{ns}	1,15 *	9,65 *	0,64 ^{ns}	-7,47 ^{ns}
C ₂ x E	6	7	0,33 ^{ns}	1,17 ^{ns}	0,34 ^{ns}	0,02 ^{ns}	0,17 *	0,63 ^{ns}	-0,50 ^{ns}	-1,30 ^{ns}
P x G _{RC}	198	198	1,07 **	17,40 **	31,34 **	0,38 **	0,80 **	8,41 **	-0,76 **	-28,31 **
P x C ₁	99	99	1,96 **	30,82 **	51,70 **	0,68 **	1,45 **	12,25 **	-1,00 *	-56,05 **
P x C ₂	99	99	0,17 ^{ns}	3,98 **	10,97 **	0,07 **	0,14 **	4,56 **	-0,51 *	-0,57 ^{ns}
P x G _{RC} x E	1.188	1.386	0,08 **	0,78 **	1,60 **	0,02 **	0,09 **	1,16 **	-0,43 **	-1,24 **
P x C ₁ x E	594	693	0,05 ^{ns}	0,82 **	1,91 **	0,02 **	0,10 **	1,23 **	-0,50 **	-1,12 **
P x C ₂ x E	594	693	0,10 **	0,75 **	1,29 **	0,02 **	0,08 **	1,09 **	-0,36 **	-1,35 **
Epistasia total (Z)	100	100	0,16 ^{ns}	3,87 **	10,92 **	0,07 **	0,14 **	5,49 **	-0,51 ^{ns}	-0,70 ^{ns}
Z x E	600	700	0,10 **	0,75 **	1,28 **	0,02 **	0,08 **	1,08 **	-0,36 **	-1,35 **
Erro Efetivo Médio	1.827	2.088	0,10 **	0,91 **	2,26 **	0,02 **	0,10 **	1,38 **	-0,39 **	-3,66 **

^(a)pares de caracteres avaliados também em 8 ambientes. ^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. PG: t ha⁻¹; FM: dias, FF: dias, IF: dias, AP: cm planta⁻¹, NF: fileiras espiga⁻¹, NGF: grãos fileira⁻¹, P300: g parcela⁻¹, CG:cm, PRO: espiga pl⁻¹

ANEXO X. Produtos médios e respectivas significâncias referentes às análises de covariâncias conjuntas para as combinações do caráter florescimento masculino (FM) com os caracteres altura da espiga (AE), posição relativa da espiga (PRE), *stay green* (SG), acamamento e quebramento de plantas (ACQ), número de fileiras (NF), número de grãos por fileira (NGF), peso de 300 grãos (P300), comprimento de grão (CG) e prolificidade (PRO)

Fontes de covariação	GL	Produtos médios (PM)								
		FMAE	FMPRE	FMSG	FMACQ	FMNF	FMNGF	FMP300	FMCG	FMPRO
Ambientes (E)	6	11.760,37 ^{ns}	101,77 ^{**}	-449,18 ^{ns}	306,58 ^{ns}	-3,67 ^{ns}	100,49 ^{ns}	1.834,02 ^{ns}	5,52 ^{ns}	21,12 ^{ns}
Progênes (P)	99	-83,47 [*]	-0,45 ^{**}	3,05 [*]	3,27 ^{ns}	-4,19 ^{ns}	-80,57 ^{**}	-113,88 ^{**}	-0,45 [*]	-2,15 ^{**}
P x E	594	-11,83 ^{**}	0,20 ^{**}	0,01 ^{ns}	-0,22 ^{ns}	-0,29 ^{**}	-1,67 ^{**}	-1,39 ^{ns}	-0,04 ^{**}	-0,09 ^{**}
Gerações de RC (G _{RC})	2	-306,22 ^{ns}	-5,56 ^{ns}	123,32 ^{ns}	-413,65 ^{ns}	-171,78 ^{ns}	-255,63 ^{ns}	-242,37 ^{ns}	1,74 ^{ns}	3,99 ^{ns}
G _{RC1} -G _{RC2} (C ₁)	1	-975,82 ^{ns}	-13,32 ^{ns}	259,34 ^{ns}	-797,70 ^{ns}	-349,96 ^{ns}	-536,88 ^{ns}	-445,65 ^{ns}	1,84 ^{ns}	4,41 ^{ns}
G _{RC1} +G _{RC2} -2G _{RC3} (C ₂)	1	363,38 ^{ns}	2,20 ^{ns}	-12,69 ^{ns}	-29,60 ^{ns}	6,40 ^{ns}	25,62 ^{ns}	-39,10 ^{ns}	1,64 ^{ns}	3,57 ^{ns}
G _{RC} x E	12	-12,95 ^{ns}	-0,07 [*]	1,07 ^{ns}	4,43 ^{ns}	0,95 ^{ns}	-2,14 ^{ns}	-5,44 ^{ns}	-0,08 ^{ns}	-0,01 ^{ns}
C ₁ x E	6	-28,95 ^{ns}	-0,12 ^{ns}	2,58 ^{ns}	8,63 ^{ns}	1,70 ^{ns}	-4,58 ^{ns}	-12,89 ^{ns}	-0,22 ^{ns}	-0,06 ^{ns}
C ₂ x E	6	3,05 ^{ns}	-0,02 ^{ns}	-0,44 ^{ns}	0,24 ^{ns}	0,20 ^{ns}	0,29 ^{ns}	2,00 ^{ns}	0,06 ^{ns}	0,05 ^{ns}
P x G _{RC}	198	-16,97 ^{**}	0,00 ^{ns}	0,97 ^{**}	1,01 ^{**}	-0,87 ^{**}	-11,30 ^{**}	-21,15 ^{**}	-0,24 ^{**}	-0,49 ^{**}
P x C ₁	99	-34,02 ^{**}	-0,01 ^{ns}	1,64 ^{**}	1,70 ^{**}	-1,37 ^{**}	-18,49 ^{**}	-32,95 ^{**}	-0,42 ^{**}	-0,88 ^{**}
P x C ₂	99	0,08 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,30 ^{**}	0,32 ^{ns}	-0,37 ^{ns}	-4,10 ^{**}	-9,36 ^{**}	-0,07 ^{**}	-0,10 ^{**}
P x G _{RC} x E	1.188	-0,61 ^{**}	0,00 ^{ns}	-0,04 ^{**}	0,05 ^{ns}	-0,10 ^{**}	-0,51 ^{**}	-0,24 ^{ns}	-0,01 ^{**}	-0,04 ^{**}
P x C ₁ x E	594	-0,46 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,06 ^{**}	0,03 ^{ns}	-0,07 [*]	-0,55 ^{**}	-0,66 ^{ns}	-0,01 ^{**}	-0,03 ^{**}
P x C ₂ x E	594	-0,76 [*]	0,00 ^{ns}	-0,02 ^{ns}	0,08 ^{ns}	-0,12 ^{**}	-0,47 ^{**}	0,17 ^{ns}	-0,01 [*]	-0,04 ^{**}
Epistasia total (Z)	100	3,71 ^{ns}	0,03 ^{**}	0,17 ^{ns}	0,03 ^{ns}	-0,31 ^{ns}	-3,80 ^{**}	-9,66 ^{**}	-0,05 ^{**}	-0,07 [*]
Z x E	600	-0,73 [*]	0,00 ^{ns}	-0,02 ^{ns}	0,08 ^{ns}	-0,12 ^{**}	-0,46 ^{**}	0,19 ^{ns}	-0,01 ^{ns}	-0,04 ^{**}
Erro Efetivo Médio	1.827	-2,92 ^{**}	-0,01 ^{**}	-0,04 ^{**}	0,00 ^{ns}	-0,08 ^{**}	-0,56 ^{**}	-0,79 ^{**}	-0,01 ^{**}	-0,04 ^{**}

^(a)pares de caracteres avaliados também em 8 ambientes. ^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. FM: dias, AE: cm planta⁻¹, ACQ: %; NF: fileiras espiga⁻¹, NGF: grãos fileira⁻¹, P300: g parcela⁻¹, CG:cm, PRO: espiga pl⁻¹

ANEXO Y. Produtos médios e respectivas significâncias referentes às análises de covariâncias conjuntas para as combinações do caráter florescimento feminino (FF) com os caracteres intervalo entre florescimentos (IF), altura da planta (AP), altura da espiga (AE), posição relativa da espiga (PRE), *stay green* (SG), acamamento e quebramento de plantas (ACQ), número de fileiras (NF), número de grãos por fileira (NGF) e peso de 300 grãos (P300)

Fontes de covariação	GL	Produtos médios (PM)								
		FFIF	FFAP	FFAE	FFPRE	FFSG	FFACQ	FFNF	FFNGF	FFP300
Ambientes (E)	6	45,60 ^{ns}	15411,46 ^{ns}	14433,30 ^{ns}	55,33 *	-505,70 ^{ns}	87,91 ^{ns}	36,09 ^{ns}	296,54 ^{ns}	3.049,75 ^{ns}
Progênes (P)	99	1,90 ^{ns}	-172,73 **	-74,15 ^{ns}	0,46 **	3,07 *	3,35 ^{ns}	-2,13 ^{ns}	-79,25 **	-127,43 **
P x E	594	1,22 **	-16,37 **	-13,56 **	-0,07 **	0,02 ^{ns}	-0,10 ^{ns}	-0,28 **	-2,01 **	-1,42 ^{ns}
Gerações de RC (G _{RC})	2	-27,57 ^{ns}	111,42 ^{ns}	147,16 ^{ns}	0,54 ^{ns}	2,78 ^{ns}	-42,85 ^{ns}	-9,12 ^{ns}	-6,09 ^{ns}	-35,20 ^{ns}
G _{RC1} -G _{RC2} (C ₁)	1	-55,04 ^{ns}	236,67 ^{ns}	-68,66 ^{ns}	-1,30 ^{ns}	18,24 ^{ns}	-56,12 ^{ns}	-24,63 ^{ns}	-37,78 ^{ns}	-31,35 ^{ns}
G _{RC1} +G _{RC2} -2G _{RC3} (C ₂)	1	-0,11 ^{ns}	-13,84 ^{ns}	362,98 ^{ns}	2,38 ^{ns}	-12,67 ^{ns}	-29,57 ^{ns}	6,39 ^{ns}	25,60 ^{ns}	-39,05 ^{ns}
G _{RC} x E	12	3,34 *	18,92 ^{ns}	-3,93 ^{ns}	-0,30 **	0,19 ^{ns}	8,93 **	0,51 ^{ns}	-5,53 ^{ns}	8,73 ^{ns}
C ₁ x E	6	6,16 ^{ns}	37,36 ^{ns}	-13,49 ^{ns}	-0,61 **	0,49 ^{ns}	17,90 *	0,50 ^{ns}	-11,27 ^{ns}	17,46 ^{ns}
C ₂ x E	6	0,53 ^{ns}	0,47 ^{ns}	5,62 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,11 ^{ns}	-0,04 ^{ns}	0,51 *	0,21 ^{ns}	-0,01 ^{ns}
P x G _{RC}	198	0,49 *	-28,97 **	-16,55 **	0,01 ^{ns}	0,98 **	0,94 **	-0,77 **	-11,36 **	-21,76 **
P x C ₁	99	0,33 ^{ns}	-57,07 **	-33,85 **	-0,03 **	1,56 **	1,55 **	-1,20 **	-18,30 **	-33,23 **
P x C ₂	99	0,64 **	-0,86 ^{ns}	0,76 ^{ns}	0,04 **	0,40 **	0,33 ^{ns}	-0,34 ^{ns}	-4,42 **	-10,29 **
P x G _{RC} x E	1.188	0,45 **	-1,14 **	-0,69 **	0,02 **	0,00 ^{ns}	0,07 ^{ns}	-0,08 **	-0,66 **	-0,63 *
P x C ₁ x E	594	0,40 **	-0,76 ^{ns}	-0,51 ^{ns}	0,02 **	-0,03 ^{ns}	0,03 ^{ns}	-0,04 ^{ns}	-0,58 **	-0,69 ^{ns}
P x C ₂ x E	594	0,50 **	-1,53 **	-0,86 **	0,02 **	0,02 ^{ns}	0,11 ^{ns}	-0,12 **	-0,74 **	-0,58 ^{ns}
Epistasia total (Z)	100	0,64 *	-0,99 ^{ns}	4,38 ^{ns}	0,07 **	0,27 *	0,03 ^{ns}	-0,27 ^{ns}	-4,12 **	-10,57 **
Z x E	600	0,50 **	-1,51 **	-0,80 *	0,02 **	0,02 ^{ns}	0,11 ^{ns}	-0,12 **	-0,73 **	-0,58 ^{ns}
Erro Efetivo Médio	1.827	0,58 **	-3,66 **	-3,01 **	-0,01 **	0,00 ^{ns}	0,02 ^{ns}	-0,08 **	-0,70 **	-0,93 **

^(a)pares de caracteres avaliados também em 8 ambientes. ^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. FF: dias, IF: dias, AP: cm planta⁻¹, AE: cm planta⁻¹, ACQ: %, NF: fileiras espiga⁻¹, NGF: grãos fileira⁻¹, P300: g parcela⁻¹

ANEXO Z. Produtos médios e respectivas significâncias referentes às análises de covariâncias conjuntas para as combinações do caráter florescimento feminino (FF) com os caracteres comprimento de grão (CG) e prolificidade (PRO); e para as combinações do caráter intervalo entre florescimentos (IF) com os caracteres altura da planta (AP), altura da espiga (AE), posição relativa da espiga (PRE), *stay green* (SG), acamamento e quebramento de plantas (ACQ), número de fileiras (NF) e número de grãos por fileira (NGF)

Fontes de covariação	GL	Produtos médios (PM)								
		FFCG	FFPRO	IFAP	IFAE	IFPRE	IFSG	IFACQ	IFNF	IFNGF
Ambientes (E)	6	20,28 ^{ns}	16,04 ^{ns}	2.851,26 ^{ns}	4883,96 *	5,99 ^{ns}	-56,20 ^{ns}	-218,52 ^{ns}	40,08 ^{ns}	196,30 ^{ns}
Progênes (P)	99	-0,59 **	-2,24 **	20,80 ^{ns}	-17,95 ^{ns}	-0,01 ^{ns}	0,03 ^{ns}	0,09 ^{ns}	2,08 *	1,33 ^{ns}
P x E	594	-0,03 **	-0,13 **	-0,03 ^{ns}	4,75 **	-0,01 **	0,01 ^{ns}	0,12 ^{ns}	0,01 ^{ns}	-0,34 ^{ns}
Gerações de RC (G _{RC})	2	0,88 ^{ns}	1,94 ^{ns}	-1.563,58 ^{ns}	415,96 ^{ns}	6,38 ^{ns}	-120,53 ^{ns}	370,80 ^{ns}	162,66 ^{ns}	249,50 ^{ns}
G _{RC1} -G _{RC2} (C ₁)	1	0,13 ^{ns}	0,31 ^{ns}	-3.127,17 ^{ns}	845,84 ^{ns}	12,76 ^{ns}	-241,07 ^{ns}	741,55 ^{ns}	325,33 ^{ns}	499,03 ^{ns}
G _{RC1} +G _{RC2} -2G _{RC3} (C ₂)	1	1,63 ^{ns}	3,57 ^{ns}	0,02 ^{ns}	-13,92 **	0,00 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,04 ^{ns}	-0,01 ^{ns}	-0,03 ^{ns}
G _{RC} x E	12	-0,01 ^{ns}	-0,11 ^{ns}	23,30 ^{ns}	16,92 ^{ns}	-0,01 ^{ns}	-0,88 ^{ns}	4,48 *	-0,44 ^{ns}	-3,39 ^{ns}
C ₁ x E	6	-0,08 ^{ns}	-0,29 ^{ns}	44,84 ^{ns}	31,26 ^{ns}	-0,03 ^{ns}	-2,09 ^{ns}	9,24 ^{ns}	-1,20 ^{ns}	-6,69 ^{ns}
C ₂ x E	6	0,07 ^{ns}	0,06 ^{ns}	1,77 ^{ns}	2,57 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,34 ^{ns}	-0,28 ^{ns}	0,31 ^{ns}	-0,09 ^{ns}
P x G _{RC}	198	-0,24 **	-0,50 **	-0,66 ^{ns}	-0,44 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,01 ^{ns}	-0,07 ^{ns}	0,10 ^{ns}	-0,06 ^{ns}
P x C ₁	99	-0,41 **	-0,89 **	-1,03 ^{ns}	-0,92 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,08 ^{ns}	-0,15 ^{ns}	0,17 ^{ns}	0,19 ^{ns}
P x C ₂	99	-0,07 **	-0,11 **	-0,29 ^{ns}	0,04 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,10 *	0,01 ^{ns}	0,04 ^{ns}	-0,32 ^{ns}
P x G _{RC} x E	1.188	-0,01 **	-0,05 **	0,09 ^{ns}	-0,15 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,04 **	0,02 ^{ns}	0,02 ^{ns}	-0,16 **
P x C ₁ x E	594	-0,02 **	-0,04 **	0,36 ^{ns}	-0,07 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,03 *	0,00 ^{ns}	0,04 ^{ns}	-0,03 ^{ns}
P x C ₂ x E	594	-0,01 **	-0,05 **	-0,18 ^{ns}	-0,23 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,04 **	0,04 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,28 **
Epistasia total (Z)	100	-0,06 **	-0,07 *	-0,29 ^{ns}	-0,10 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,10 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,04 ^{ns}	-0,32 ^{ns}
Z x E	600	-0,01 **	-0,05 **	-0,16 ^{ns}	-0,21 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,04 **	0,03 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,28 **
Erro Efetivo Médio	1.827	-0,01 **	-0,06 **	0,02 ^{ns}	-0,08 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,04 **	0,03 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,15 **

^(a)pares de caracteres avaliados também em 8 ambientes. ^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. FF: dias, IF: dias, AP: cm planta⁻¹, AE: cm planta⁻¹, ACQ: %, NF: fileiras espiga⁻¹, NGF: grãos fileira⁻¹, CG:cm, PRO: espiga pl⁻¹

ANEXO AA. Produtos médios e respectivas significâncias referentes às análises de covariâncias conjuntas para as combinações do caráter intervalo entre florescimentos (IF) com os caracteres peso de 300 grãos (P300), comprimento de grão (CG) e prolificidade (PRO); e para as combinações entre o caráter altura da planta (AP) e os caracteres altura da espiga (AE), posição relativa da espiga (PRE), *stay green* (SG), acamamento e quebramento de plantas (ACQ), número de fileiras (NF) e número de grãos por fileira (NGF)

Fontes de covariação	GL	Produtos médios (PM)								
		IFP300	IFCG	IFPRO	APAE	APPRE	APSG	APACQ	APNF	APNGF
Ambientes (E)	6	1.214,26 ^{ns}	14,84 ^{ns}	-4,84 ^{ns}	173.558,97 *	316,12 *	-3.007,77 ^{ns}	-1.365,57 ^{ns}	1.610,15 ^{ns}	16.873,82 *
Progênes (P)	99	-13,51 ^{ns}	-0,12 *	-0,08 ^{ns}	2.273,80 **	2,01 **	-41,32 **	-28,55 ^{ns}	-0,92 ^{ns}	340,49 **
P x E	594	-0,02 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,04 **	210,77 **	0,31 **	0,39 ^{ns}	4,41 **	1,75 **	12,54 **
Gerações de RC (G _{RC})	2	207,28 ^{ns}	-0,87 ^{ns}	-1,92 ^{ns}	-1.975,96 ^{ns}	-27,52 ^{ns}	519,24 ^{ns}	-1592,25 ^{ns}	-699,91 ^{ns}	-1.074,85 ^{ns}
G _{RC1} -G _{RC2} (C ₁)	1	414,50 ^{ns}	-1,73 ^{ns}	-3,84 ^{ns}	-3.900,74 ^{ns}	-54,79 ^{ns}	1.036,69 ^{ns}	-3.188,70 ^{ns}	-1.398,92 ^{ns}	-2.146,10 ^{ns}
G _{RC1} +G _{RC2} -2G _{RC3} (C ₂)	1	0,06 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-51,17 ^{ns}	-0,25 ^{ns}	1,78 ^{ns}	4,20 ^{ns}	-0,90 ^{ns}	-3,61 ^{ns}
G _{RC} x E	12	14,18 ^{ns}	0,07 ^{ns}	-0,10 ^{ns}	488,25 **	0,47 ^{ns}	-12,40 ^{ns}	31,80 ^{ns}	-9,57 ^{ns}	27,39 ^{ns}
C ₁ x E	6	30,40 ^{ns}	0,13 ^{ns}	-0,23 ^{ns}	938,16 *	0,91 ^{ns}	-26,85 ^{ns}	66,07 ^{ns}	-19,78 ^{ns}	54,92 ^{ns}
C ₂ x E	6	-2,03 ^{ns}	0,02 ^{ns}	0,02 ^{ns}	38,34 ^{ns}	0,04 ^{ns}	2,05 ^{ns}	-2,47 ^{ns}	0,64 ^{ns}	-0,14 ^{ns}
P x G _{RC}	198	-0,60 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,01 ^{ns}	208,58 **	0,08 *	-6,70 **	-5,16 **	2,04 ^{ns}	65,83 **
P x C ₁	99	-0,28 ^{ns}	0,01 ^{ns}	-0,01 ^{ns}	327,01 **	0,07 ^{ns}	-12,24 **	-14,05 **	6,07 *	121,81 **
P x C ₂	99	-0,92 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,01 ^{ns}	90,15 **	0,09 **	-1,17 *	3,73 **	-1,98 ^{ns}	9,84 *
P x G _{RC} x E	1.188	-0,39 *	0,00 *	-0,01 **	35,56 **	0,01 **	0,10 ^{ns}	-0,18 ^{ns}	0,12 ^{ns}	2,22 **
P x C ₁ x E	594	-0,03 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,01 *	34,48 **	0,02 *	0,00 ^{ns}	-0,87 *	0,09 ^{ns}	2,02 **
P x C ₂ x E	594	-0,75 **	0,00 ^{ns}	-0,02 **	36,63 **	0,01 ^{ns}	0,21 ^{ns}	0,51 ^{ns}	0,16 ^{ns}	2,43 **
Epistasia total (Z)	100	-0,92 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,01 ^{ns}	88,74 **	0,09 *	-1,14 *	3,73 *	-1,97 ^{ns}	9,71 *
Z x E	600	-0,76 **	0,00 ^{ns}	-0,02 **	36,65 **	0,01 ^{ns}	0,23 ^{ns}	0,48 ^{ns}	0,16 ^{ns}	2,41 **
Erro Efetivo Médio	1.827	-0,24 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,01 **	69,16 **	-53,73 **	0,16 ^{ns}	1,04 **	0,52 **	3,09 **

^(a)pares de caracteres avaliados também em 8 ambientes. ^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. IF: dias, AP: cm planta⁻¹, AE: cm planta⁻¹, ACQ: %; NF: fileiras espiga⁻¹, NGF: grãos fileira⁻¹, P300: g parcela⁻¹, CG:cm, PRO: espiga pl⁻¹

ANEXO BB. Produtos médios e respectivas significâncias referentes às análises de covariâncias conjuntas para as combinações do caráter altura da planta (AP) com os caracteres peso de 300 grãos (P300), comprimento de grão (CG) e prolificidade (PRO); e para as combinações entre o caráter altura da espiga (AE) e os caracteres posição relativa da espiga (PRE), *stay green* (SG), acamamento e quebramento de plantas (ACQ), número de fileiras (NF), número de grãos por fileira (NGF) e P300

Fontes de covariação	GL	Produtos médios (PM)								
		APP300	APCG	APPRO	AEPRE	AESG	AEACQ	AENF	AENGF	AEP300
Ambientes (E)	6	80.350,37 ^{ns}	504,38 ^{ns}	671,44 ^{ns}	298,03 [*]	-2.780,48 ^{ns}	-2.025,88 ^{ns}	1.199,40 ^{ns}	12.544,94 ^{ns}	53.586,19 ^{ns}
Progenies (P)	99	833,66 ^{**}	4,42 ^{**}	12,48 ^{**}	2,52 ^{**}	-22,69 ^{**}	-14,16 ^{ns}	-7,81 ^{ns}	210,99 ^{**}	441,79 ^{**}
P x E	594	6,53 ^{ns}	0,18 ^{**}	0,41 ^{**}	0,46 ^{**}	0,21 ^{ns}	3,83 ^{**}	1,40 ^{**}	8,89 ^{**}	3,94 ^{ns}
Gerações de RC (G _{RC})	2	-887,95 ^{ns}	3,85 ^{ns}	8,56 ^{ns}	11,18 ^{ns}	-173,80 ^{ns}	407,80 ^{ns}	214,72 ^{ns}	358,60 ^{ns}	186,15 ^{ns}
G _{RC1} -G _{RC2} (C ₁)	1	-1.781,43 ^{ns}	7,93 ^{ns}	17,62 ^{ns}	16,02 ^{ns}	-300,75 ^{ns}	925,02 ^{ns}	405,81 ^{ns}	622,55 ^{ns}	516,78 ^{ns}
G _{RC1} +G _{RC2} -2G _{RC3} (C ₂)	1	5,52 ^{ns}	-0,23 ^{ns}	-0,50 ^{ns}	6,35 ^{ns}	-46,86 ^{ns}	-109,42 ^{ns}	23,63 ^{ns}	94,66 ^{ns}	-144,48 ^{ns}
G _{RC} x E	12	419,85 ^{**}	2,10 ^{ns}	6,33 [*]	0,67 ^{**}	-9,16 ^{ns}	2,53 ^{ns}	-7,20 ^{ns}	30,90 ^{ns}	282,02 ^{**}
C ₁ x E	6	822,71 [*]	4,28 ^{ns}	12,53 ^{ns}	1,17 ^{ns}	-19,65 ^{ns}	8,42 ^{ns}	-16,37 ^{ns}	56,98 ^{ns}	543,01 [*]
C ₂ x E	6	16,98 ^{ns}	-0,09 ^{ns}	0,13 ^{ns}	0,17 ^{ns}	1,33 ^{ns}	-3,36 ^{ns}	1,97 ^{ns}	4,83 ^{ns}	21,03 ^{ns}
P x G _{RC}	198	92,61 ^{**}	1,32 ^{**}	3,31 ^{**}	0,23 ^{**}	-3,74 ^{**}	-1,93 ^{ns}	0,67 ^{ns}	41,18 ^{**}	54,13 ^{**}
P x C ₁	99	163,68 ^{**}	2,53 ^{**}	6,36 ^{**}	0,24 ^{**}	-7,15 ^{**}	-6,96 ^{**}	3,06 ^{ns}	74,16 ^{**}	100,18 ^{**}
P x C ₂	99	21,55 ^{ns}	0,11 ^{ns}	0,27 ^{ns}	0,22 ^{**}	-0,32 ^{ns}	3,10 ^{**}	-1,71 [*]	8,20 ^{**}	8,08 ^{ns}
P x G _{RC} x E	1.188	1,67 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,10 ^{**}	0,11 ^{**}	0,09 ^{ns}	-0,03 ^{ns}	0,07 ^{ns}	1,31 ^{**}	0,84 ^{ns}
P x C ₁ x E	594	4,09 ^{ns}	0,02 ^{ns}	0,11 ^{**}	0,11 ^{**}	0,05 ^{ns}	-0,46 ^{ns}	0,20 ^{ns}	1,27 [*]	1,92 ^{ns}
P x C ₂ x E	594	-0,75 ^{ns}	-0,01 ^{ns}	0,09 [*]	0,11 ^{**}	0,13 ^{ns}	0,41 ^{ns}	-0,07 ^{ns}	1,35 [*]	-0,23 ^{ns}
Epistasia total (Z)	100	21,39 ^{ns}	0,10 ^{ns}	0,26 ^{ns}	0,28 ^{**}	-0,79 ^{ns}	1,98 ^{ns}	-1,46 ^{ns}	9,07 ^{**}	6,56 ^{ns}
Z x E	600	-0,57 ^{ns}	-0,01 ^{ns}	0,09 [*]	0,12 ^{**}	0,14 ^{ns}	0,37 ^{ns}	-0,05 ^{ns}	1,39 [*]	-0,02 ^{ns}
Erro Efetivo Médio	1.827	2,77 ^{ns}	0,05 ^{**}	0,14 ^{**}	0,16 ^{**}	0,20 ^{**}	0,94 ^{**}	0,33 ^{**}	2,72 ^{**}	0,31 ^{ns}

^(a)pares de caracteres avaliados também em 8 ambientes. ^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. AP: cm planta⁻¹, AE: cm planta⁻¹, ACQ: %; NF: fileiras espiga⁻¹, NGF: grãos fileira⁻¹, P300: g parcela⁻¹, CG:cm, PRO: espiga pl⁻¹

ANEXO CC. Produtos médios e respectivas significâncias referentes às análises de covariâncias conjuntas para as combinações do caráter altura da espiga (AE) com os caracteres comprimento de grão (CG) e prolificidade (PRO); e para as combinações entre o caráter posição relativa da espiga (PRE) e os caracteres *stay green* (SG), acamamento e quebramento de plantas (ACQ), número de fileiras (NF), número de grãos por fileira (NGF) e peso de 300 grãos (P300)

Fontes de covariação	GL	Produtos médios (PM)						
		AECG	AEPRO	PRESG	PREACQ	PRENF	PRENGF	PREP300
Ambientes (E)	6	344,54 ^{ns}	386,37 ^{ns}	-8,83 *	-6,84 ^{ns}	1,70 ^{ns}	19,29 ^{ns}	52,98 ^{ns}
Progênes (P)	99	2,05 *	7,67 **	0,06 **	0,00 ^{ns}	-0,05 ^{ns}	0,16 ^{ns}	0,13 ^{ns}
P x E	594	0,11 *	0,28 **	0,03 **	0,01 *	0,00 *	0,02 **	0,02 ^{ns}
Gerações de RC (G _{RC})	2	1,88 ^{ns}	4,04 ^{ns}	-3,19 *	6,17 ^{ns}	2,90 ^{ns}	4,57 ^{ns}	3,32 ^{ns}
G _{RC1} -G _{RC2} (C ₁)	1	-2,09 ^{ns}	-5,11 ^{ns}	-6,07 ^{ns}	12,87 ^{ns}	5,69 ^{ns}	8,67 ^{ns}	7,34 ^{ns}
G _{RC1} +G _{RC2} -2G _{RC3} (C ₂)	1	5,85 ^{ns}	13,19 ^{ns}	-0,30 ^{ns}	-0,52 ^{ns}	0,12 ^{ns}	0,46 ^{ns}	-0,69 ^{ns}
G _{RC} x E	12	1,94 *	4,52 *	0,14 **	-0,08 ^{ns}	-0,02 ^{ns}	0,11 ^{ns}	0,37 ^{ns}
C ₁ x E	6	3,66 ^{ns}	8,51 ^{ns}	0,26 **	-0,15 ^{ns}	-0,04 ^{ns}	0,20 ^{ns}	0,67 ^{ns}
C ₂ x E	6	0,22 ^{ns}	0,53 ^{ns}	0,03 **	-0,02 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,03 ^{ns}	0,07 ^{ns}
P x G _{RC}	198	0,72 **	1,87 **	0,00 **	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,03 **	0,02 ^{ns}
P x C ₁	99	1,40 **	3,52 **	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,05 *	0,07 ^{ns}
P x C ₂	99	0,05 ^{ns}	0,22 ^{ns}	0,01 **	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,02 ^{ns}	-0,03 ^{ns}
P x G _{RC} x E	1.188	0,01 ^{ns}	0,08 **	0,01 **	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}
P x C ₁ x E	594	0,02 ^{ns}	0,10 **	0,01 **	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}
P x C ₂ x E	594	0,00 ^{ns}	0,06 ^{ns}	0,00 **	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}
Epistasia total (Z)	100	0,11 ^{ns}	0,35 *	0,00 *	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,02 ^{ns}	-0,04 ^{ns}
Z x E	600	0,00 ^{ns}	0,06 ^{ns}	0,00 **	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}
Erro Efetivo Médio	1.827	0,03 *	0,09 **	0,00 *	0,00 **	0,00 ^{ns}	0,01 **	-0,09 **

^(a)pares de caracteres avaliados também em 8 ambientes. ^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. AE: cm planta⁻¹, ACQ: %; NF: fileiras espiga⁻¹, NGF: grãos fileira⁻¹, P300: g parcela⁻¹, CG:cm, PRO: espiga pl⁻¹

ANEXO DD. Produtos médios e respectivas significâncias referentes às análises de covariâncias conjuntas para as combinações do caráter posição relativa da espiga (PRE) com os caracteres comprimento de grão (CG) e prolificidade (PRO); e para as combinações entre o caráter *stay green* (SG) e os caracteres acamamento e quebramento de plantas (ACQ), número de fileiras (NF), número de grãos por fileira (NGF), peso de 300 grãos (P300) e CG

Fontes de covariação	GL	Produtos médios (PM)						
		PRECG	PREPRO	SGACQ	SGNF	SGNGF	SGP300	SGCG
Ambientes (E)	6	0,37 ^{ns}	0,17 ^{ns}	139,16 ^{ns}	-11,99 ^{ns}	-213,96 ^{ns}	-856,66 ^{ns}	-11,49 ^{ns}
Progênes (P)	99	0,00 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,43 ^{ns}	0,92 ^{ns}	-5,91 ^{**}	-29,40 ^{**}	-0,09 ^{**}
P x E	594	0,00 ^{ns}	0,00 [*]	0,02 ^{ns}	-0,02 ^{ns}	-0,18 [*]	-2,90 ^{**}	-0,02 ^{**}
Gerações de RC (G _{RC})	2	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-121,02 ^{ns}	-54,35 ^{ns}	-84,39 ^{ns}	-66,15 ^{ns}	0,16 ^{ns}
G _{RC1} -G _{RC2} (C ₁)	1	-0,03 ^{ns}	-0,07 ^{ns}	-245,88 ^{ns}	-107,86 ^{ns}	-165,48 ^{ns}	-137,35 ^{ns}	0,54 ^{ns}
G _{RC1} +G _{RC2} -2G _{RC3} (C ₂)	1	0,03 ^{ns}	0,07 ^{ns}	3,85 ^{ns}	-0,83 ^{ns}	-3,31 ^{ns}	5,06 ^{ns}	-0,22 ^{ns}
G _{RC} x E	12	0,00 [*]	0,01 ^{ns}	-2,24 ^{ns}	0,33 ^{ns}	3,41 ^{ns}	-15,82 [*]	-0,06 ^{ns}
C ₁ x E	6	0,01 ^{ns}	0,01 ^{ns}	-4,89 ^{ns}	0,72 ^{ns}	6,76 ^{ns}	-27,37 ^{ns}	-0,07 ^{ns}
C ₂ x E	6	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,41 ^{ns}	-0,07 ^{ns}	0,06 ^{ns}	-4,28 ^{ns}	-0,05 ^{ns}
P x G _{RC}	198	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,26 ^{**}	-0,02 ^{ns}	-2,11 ^{**}	-5,24 ^{**}	-0,05 ^{**}
P x C ₁	99	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,44 ^{**}	-0,08 ^{ns}	-3,51 ^{**}	-7,76 ^{**}	-0,08 ^{**}
P x C ₂	99	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,07 ^{ns}	0,04 ^{ns}	-0,70 ^{**}	-2,72 ^{**}	-0,02 ^{**}
P x G _{RC} x E	1.188	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,02 ^{ns}	-0,76 ^{**}	-0,01 ^{**}
P x C ₁ x E	594	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,02 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,04 ^{ns}	-0,75 ^{**}	-0,01 ^{**}
P x C ₂ x E	594	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,01 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,78 ^{**}	-0,01 ^{**}
Epistasia total (Z)	100	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,11 ^{ns}	0,03 ^{ns}	-0,73 ^{**}	-2,64 ^{**}	-0,02 ^{**}
Z x E	600	0,00 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,01 ^{ns}	-0,01 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,81 ^{**}	-0,01 ^{**}
Erro Efetivo Médio	1.827	0,00 ^{ns}	0,00 ^{**}	0,00 ^{ns}	0,01 [*]	-0,02 ^{ns}	-0,99 ^{**}	-0,01 ^{**}

^(a)pares de caracteres avaliados também em 8 ambientes. ^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. ACQ: %; NF: fileiras espiga⁻¹, NGF: grãos fileira⁻¹, P300: g parcela⁻¹, CG:cm, PRO: espiga pl⁻¹

ANEXO EE. Produtos médios e respectivas significâncias referentes às análises de covariâncias conjuntas para as combinações do caráter *stay green* (SG) com o caráter prolificidade (PRO); para as combinações entre o caráter acamamento e quebramento de plantas (ACQ) e os caracteres número de fileiras (NF), número de grãos por fileira (NGF), peso de 300 grãos (P300), comprimento de grão (CG) e PRO; e para as combinações entre o caráter número de fileiras (NF) e os caracteres NGF e P300

Fontes de covariação	GL	GL ^(a)	Produtos médios (PM)							
			SGPRO	ACQNF ^(a)	ACQNGF ^(a)	ACQP300 ^(a)	ACQCG ^(a)	ACQPRO ^(a)	NFNGF ^(a)	NFP300 ^(a)
Ambientes (E)	6	7	-6,81 ^{ns}	-23,34 ^{ns}	-258,60 ^{ns}	-359,73 ^{ns}	-22,96 ^{ns}	0,86 ^{ns}	113,70 ^{ns}	878,63 [*]
Progênes (P)	99	99	-0,20 ^{**}	0,14 ^{ns}	-2,89 ^{ns}	-13,05 ^{ns}	-0,02 ^{ns}	-0,08 ^{ns}	5,28 ^{ns}	-67,21 ^{**}
P x E	594	693	-0,01 [*]	0,10 ^{ns}	-0,04 ^{ns}	-0,72 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,02 ^{ns}	0,13 ^{ns}	-2,03 ^{**}
Gerações de RC (G _{RC})	2	2	0,45 ^{ns}	203,23 ^{ns}	327,55 ^{ns}	292,25 ^{ns}	-1,54 ^{ns}	-3,92 ^{ns}	130,70 ^{ns}	110,18 ^{ns}
G _{RC1} -G _{RC2} (C ₁)	1	1	1,36 ^{ns}	408,07 ^{ns}	664,92 ^{ns}	575,61 ^{ns}	-2,39 ^{ns}	-6,86 ^{ns}	260,18 ^{ns}	222,25 ^{ns}
G _{RC1} +G _{RC2} -2G _{RC3} (C ₂)	1	1	-0,45 ^{ns}	-1,61 ^{ns}	-9,83 ^{ns}	8,89 ^{ns}	-0,70 ^{ns}	-0,97 ^{ns}	1,23 ^{ns}	-1,90 ^{ns}
G _{RC} x E	12	14	0,09 ^{ns}	-0,36 ^{ns}	-10,36 [*]	19,59 ^{ns}	-0,03 ^{ns}	-0,31 ^{ns}	-0,42 ^{ns}	-7,28 [*]
C ₁ x E	6	7	0,15 ^{ns}	-1,04 ^{ns}	-19,28 ^{ns}	48,89 ^{ns}	-0,03 ^{ns}	-0,73 ^{ns}	-0,59 ^{ns}	-13,20 ^{ns}
C ₂ x E	6	7	0,04 ^{ns}	0,32 ^{ns}	-1,45 ^{ns}	-9,70 [*]	-0,04 ^{ns}	0,11 ^{ns}	-0,25 ^{ns}	-1,37 ^{ns}
P x G _{RC}	198	198	-0,09 ^{**}	-0,20 ^{ns}	-1,71 ^{**}	-1,78 ^{ns}	-0,03 [*]	-0,11 ^{**}	1,18 ^{**}	0,19 ^{ns}
P x C ₁	99	99	-0,17 ^{**}	-0,29 ^{ns}	-3,23 ^{**}	-4,34 ^{ns}	-0,06 [*]	-0,21 ^{**}	2,38 ^{**}	1,86 ^{ns}
P x C ₂	99	99	-0,01 ^{ns}	-0,11 ^{ns}	-0,19 ^{ns}	0,79 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,02 ^{ns}	-0,02 ^{ns}	-1,49 ^{ns}
P x G _{RC} x E	1.188	1.386	0,00 ^{ns}	0,02 ^{ns}	-0,05 ^{ns}	-0,36 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,02 ^{**}	-0,02 ^{ns}	-1,06 ^{**}
P x C ₁ x E	594	693	0,00 ^{ns}	0,06 [*]	-0,05 ^{ns}	-0,47 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,02 ^{**}	-0,01 ^{ns}	-0,98 ^{**}
P x C ₂ x E	594	693	0,00 ^{ns}	-0,03 ^{ns}	-0,05 ^{ns}	-0,24 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,02 ^{**}	-0,03 ^{ns}	-1,14 ^{**}
Epistasia total (Z)	100	100	-0,01 [*]	-0,12 ^{ns}	-0,29 ^{ns}	0,87 ^{ns}	-0,01 ^{ns}	-0,03 ^{ns}	-0,01 ^{ns}	-1,49 ^{ns}
Z x E	600	700	0,00 ^{ns}	-0,02 ^{ns}	-0,06 ^{ns}	-0,34 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,02 ^{**}	-0,04 ^{ns}	-1,14 ^{**}
Erro Efetivo Médio	1.827	2.088	0,00 ^{**}	0,00 ^{ns}	0,01 ^{ns}	-0,05 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,02 ^{**}	0,00 ^{ns}	-1,15 ^{**}

^(a)pares de caracteres avaliados também em 8 ambientes. ^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. ACQ: %; NF: fileiras espiga⁻¹, NGF: grãos fileira⁻¹, P300: g parcela⁻¹, PRO: espiga pl⁻¹

ANEXO FF. Produtos médios e respectivas significâncias referentes às análises de covariâncias conjuntas para as combinações do caráter número de fileiras (NF) com os caracteres comprimento de grão (CG) e prolificidade (PRO); para as combinações entre o caráter número de grãos por fileira (NGF) e os caracteres peso de 300 grãos (P300), CG e PRO; para as combinações entre o caráter P300 e os caracteres CG e PRO; e para a combinação entre o caráter CG e o caráter PRO

Fontes de covariação	GL	GL ^(a)	Produtos médios (PM)							
			NFCG ^(a)	NFPRO ^(a)	NGFP300 ^(a)	NGFCG ^(a)	NGFPRO ^(a)	P300CG ^(a)	P300PRO ^(a)	CGPRO ^(a)
Ambientes (E)	6	7	6,33 ^{ns}	5,89 ^{ns}	7062,61 *	48,74 ^{ns}	82,65 ^{ns}	390,68 *	452,23 *	3,06 ^{ns}
Progênes (P)	99	99	0,14 ^{ns}	-0,24 ^{ns}	108,03 **	0,82 **	2,71 **	1,63 *	4,86 **	0,02 **
P x E	594	693	0,02 **	0,02 **	7,22 **	0,11 **	0,17 **	0,51 **	0,17 *	0,00 **
Gerações de RC (G _{RC})	2	2	-0,28 ^{ns}	-1,14 ^{ns}	178,99 ^{ns}	-0,61 ^{ns}	-1,83 ^{ns}	-4,07 **	-5,34 *	0,03 ^{ns}
G _{RC1} -G _{RC2} (C ₁)	1	1	-0,63 ^{ns}	-2,38 ^{ns}	365,19 ^{ns}	-1,84 ^{ns}	-4,48 ^{ns}	-6,82 **	-9,19 *	0,02 ^{ns}
G _{RC1} +G _{RC2} -2G _{RC3} (C ₂)	1	1	0,07 ^{ns}	0,10 ^{ns}	-7,20 ^{ns}	0,62 ^{ns}	0,82 ^{ns}	-1,31 *	-1,48 *	0,05 ^{ns}
G _{RC} x E	12	14	-0,05 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,42 ^{ns}	0,23 ^{ns}	1,08 **	1,14 *	1,30 ^{ns}	0,01 ^{ns}
C ₁ x E	6	7	-0,12 *	-0,03 ^{ns}	-0,31 ^{ns}	0,33 ^{ns}	1,78 *	2,42 ^{ns}	3,50 ^{ns}	0,02 ^{ns}
C ₂ x E	6	7	0,03 ^{ns}	0,05 ^{ns}	1,15 ^{ns}	0,14 ^{ns}	0,39 ^{ns}	-0,13 ^{ns}	-0,91 ^{ns}	0,00 ^{ns}
P x G _{RC}	198	198	0,05 **	0,06 **	40,68 **	0,57 **	1,09 **	0,92 **	1,08 **	0,02 **
P x C ₁	99	99	0,08 **	0,11 **	65,60 **	0,99 **	1,97 **	1,53 **	2,13 **	0,04 **
P x C ₂	99	99	0,02 **	0,00 ^{ns}	15,75 **	0,14 **	0,21 **	0,30 **	0,03 ^{ns}	0,00 *
P x G _{RC} x E	1.188	1.386	0,01 **	0,00 ^{ns}	2,38 **	0,04 **	0,05 **	0,14 **	0,01 ^{ns}	0,00 **
P x C ₁ x E	594	693	0,01 **	0,00 ^{ns}	3,34 **	0,05 **	0,06 **	0,08 **	-0,04 ^{ns}	0,00 **
P x C ₂ x E	594	693	0,01 **	0,01 *	1,41 *	0,02 **	0,05 **	0,20 **	0,06 ^{ns}	0,00 *
Epistasia total (Z)	100	100	0,02 **	0,00 ^{ns}	15,52 **	0,15 **	0,22 **	0,28 **	0,02 ^{ns}	0,00 *
Z x E	600	700	0,01 **	0,01 *	1,41 *	0,02 **	0,05 **	0,19 **	0,05 ^{ns}	0,00 **
Erro Efetivo Médio	1.827	2.088	0,01 **	0,01 **	2,36 **	0,03 **	0,06 **	0,07 **	-0,05 **	0,00 **

^(a)pares de caracteres avaliados também em 8 ambientes. ^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. NF: fileiras espiga⁻¹, NGF: grãos fileira⁻¹, P300: g parcela⁻¹, CG:cm, PRO: espiga pl⁻¹