Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"

Epistasia para a produção de grãos e seus componentes em milho

Pedro José García Mendoza

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

Piracicaba
2011

Pedro José García Mendoza
Engenheiro Agrônomo

Epistasia para a produção de grãos e seus componentes em milho

Orientador:
Prof. Dr**. CLÁUDIO LOPES DE SOUZA JÚNIOR**

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

Piracicaba
2011

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

García Mendoza, Pedro José
Epistasia para a produção de grãos e seus componentes em milho / Pedro José García Mendoza. - - Piracicaba, 2011.
107 p. : il.

Tese (Doutorado) - - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", 2011.

1. Cruzamento vegetal 2. Grão - Produção 3. Interação genótipo-ambiente 4. Milho 5. Variação genética em plantas 6. Seleção genética I. Título

CDD 633.15
G216e

"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte – O autor"

A minha querida mãe: **María Mendoza de García**,

A minha esposa: **Rosa María Álavarez Parra**,

Aos meus filhos: **Gheisa, Luis, Dalia e Rosinha**

Aos meus irmãos: **Pastora, Eloina, Ángel, Omaira, Zulay e Argenis,**

Aos meus sobrinhos**: Yermizer, Jéssica e Jaqueline**

Dedico

A meu pai: **José Valentín García** (In memorian)

A meu irmão: **Alpidio García** (In memorian)

A minha avó: **Juana Margarita Castillo** (In memorian)

Ofereço

AGRADECIMENTOS

A Deus, pelas conquistas obtidas até agora e pelo dom da vida.

Ao Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA), Venezuela, pelo suporte financeiro para a realização de meus estudos doutorais.

À Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” da Universidade de São Paulo (ESALQ/USP) pela oportunidade de receber ótimos ensinamentos e, em especial, ao Departamento de Genética e Melhoramento de Plantas pelo suporte acadêmico oferecido.

Ao professor Cláudio Lopes de Souza Júnior por ter aceitado o compromisso de orientar minha formação, pelos ensinamentos e orientações recebidas, pela amizade brindada e por todo o apoio recebido, principalmente nos momentos de crises econômica.

Ao professor Isaias Olivio Geraldi, pelos ensinamentos recebidos, pela amizade brindada e por todo o apoio recebido nos momentos de crises econômica, eternamente agradecido.

Ao professor José Branco de Miranda Filho, pela sua disposição em transmitir suas experiências na área de melhoramento de milho, pela amizade compartilhada e convívio agradável, que permitiu conhecer um pouco da cultura brasileira.

Ao meu amigo e colega Félix Sanvicente, por ter sido a pessoa que me motivou para fazer meus estudos na linha de pesquisa liderada pelo Prof. Dr. Cláudio Lopes, ESALQ/USP.

A todos os professores e funcionários do Departamento de Genética pelos ensinamentos e amizades conquistadas ao longo dos meus estudos de doutorado.

Aos funcionários do laboratório de milho do Departamento de Genética: Juscelino, Almir, José e, em especial, ao “Seu Ari”, pela amizade e apoio recebido na condução dos experimentos.

Ao meu amigo, o Sr. Natálio Vieira, pela amizade compartilhada e pelo apoio recebido.

A minha querida mãe por todo o apoio recebido nesta etapa de minha vida, quando acreditei que não ia depender tanto dela e pela sua paciência para saber esperar meu retorno.

A toda minha família pelo amor, apoio, estímulo e torcida para o sucesso em todos os âmbitos da minha vida, em especial a minha irmã Omaira, por todo seu apoio durante nossa estada no Brasil e a minha filha Gheisa Mariely, pelo apoio recebido, particularmente durante o tempo de curso das disciplinas, que foi chave para o bom desempenho das atividades acadêmicas.

A minha esposa Rosa Maria, por ter acreditado em mim e facilitar minha estada no Brasil, reanimando-me a continuar em frente quando me sentia derrubado.

A minha amiga e cunhada Elvis, por todo o apoio recebido, agilizando as gestões burocráticas no INIA para o envio dos recursos.

Aos meus amigos e colegas do INIA e de outras instituições pelo apoio recebido e estímulo para seguir adiante apesar das dificuldades, em especial, agradeço ao Dr. Alberto Pérez, tendo assumido a responsabilidade por todas as minhas gestões legais, dentro e fora do INIA e a Edicta Reyes, pela sua amizade incondicional, tendo também assumido o cuidado e resguardo de nossas propriedades na Venezuela.

Ao colega e amigo José Flores pelo apoio dado de forma incondicional para a família toda, principalmente o gesto dado para minha mãe, facilitando as gestões exigidas para os envios das remessas familiares, as quais, em determinados momentos, foram chaves para a nossa subsistência no Brasil.

Aos amigos e colegas do laboratório de milho: Alexandre Morais, Diego Silva, Gustavo Moro, Luciana Chaves, Manoel Gonçalves, Marcela Mendes, Mateus Santos, Melina Texeira, Pedro Belicuas, Roberto Neto, Rubén Silva, Sanzio Barrios, Thiago Aragão e Vitor Barbieri, pela amizade, apoio e conhecimentos compartilhados.

A todos os meus amigos da pós-graduação, em especial, Larissa de Castro, Guilerme Farias, Inocêncio Vulgo, Molinari, Gabriel, Marcelo, Michelle, Fátima, Fabiani, Bruno, Taislene, pela amizade compartilhada e o apoio recebido.

Aos colegas e amigos Luciana, Diego, Gustavo, Sanzio e Inocêncio, pelo apoio recebido com a leitura do trabalho para melhorar o portunhol.

Agradecimento especial para os colegas e amigos Luciana, Diego, Larissa e Guilerme, pela sua boa disposição para ajudar nos momentos de crise, incentivando as colheitas entre os amigos para reunir um pouco de recurso para a nossa subsistência.

A toda a família Faleiro e Silva, pela manifestação de amizade e convívio fraterno, em especial para a Sra. Ana Maria e suas filhas Letícia e Tâmara, por ter nos recebido em sua casa e fazer-nos sentir como em a nossa própria.

Finalmente, a todas as pessoas queridas, mas aqui não nomeadas, que direta ou indiretamente contribuíram de alguma forma para a realização deste trabalho.

SUMÁRIO

RESUMO..... 9

ABSTRACT..... 11

LISTA DE TABELAS..... 13

1 INTRODUÇÃO..... 15

2 DESENVOLVIMENTO..... 19

2.1 Revisão Bibliográfica..... 19

2.1.1 Epistasia..... 19

2.1.2 Método *Triple Test Cross* (TTC)…… 26

2.1.3 Emprego do método TTC em diferentes espécies cultivadas..... 31

2.1.4 Emprego do método TTC em Milho..... 35

2.1.5 Implicações da epistasia no melhoramento de milho..... 38

2.2 Material e Métodos..... 41

2.2.1 Material genético..... 41

2.2.2 Obtenção das progênies de retrocruzamento..... 41

2.2.3 Procedimento experimental..... 42

2.2.3.1 Ambientes de avaliação..... 42

2.2.3.2 Delineamento Experimental..... 43

2.2.4 Caracteres avaliados..... 43

2.2.5 Análises estatístico-genéticas..... 44

2.2.5.1 Análises de variância..... 44

2.2.5.2 Estimativas de epistasia..... 50

2.2.5.3 Estimativas de efeitos epistáticos em cada planta F_2..... 52

2.2.5.4 Estimativas dos componentes de variância..... 53

2.3 Resultados e Discussão..... 56

2.3.1 Análises da variância e médias dos retrocruzamentos..... 56

2.3.2 Estimativas de parâmetros genéticos..... 60

2.3.3 Epistasia..... 65

2.3.4 Epistasia em nível de plantas F_2..... 68

3 CONSIDERAÇÕES FINAIS..... 73

REFERÊNCIAS..... 79

ANEXOS..... 89

RESUMO

Epistasia para a produção de grãos e seus componentes em milho

O conhecimento dos diferentes fatores genéticos que afetam os caracteres quantitativos de importância agronômica é um pré-requisito importante para o planejamento dos programas de melhoramento genético que visam explorar de maneira eficiente a variabilidade genética disponível nas populações. A importância da epistasia no melhoramento genético das populações de milho ainda não é bem entendida, sendo assim ignorada na maioria dos estudos de herança dos caracteres de interesses para os melhoristas. Os objetivos deste trabalho foram: (i) verificar a importância da epistasia para produção de grãos e seus componentes em milho; (ii) estimar os efeitos epistáticos em cada planta F_2 para estes caracteres; e (iii) verificar a importância da interação epistasia x ambientes. A geração F_1 obtida do cruzamento entre as linhagens endogâmicas L08-05F e L38-05D foi autofecundada para dar origem à população F_2. Uma amostra de 100 plantas F_2 foi autofecundada originando 100 progênies $F_{2:3}$, que foram retrocruzadas com ambas as linhagens genitoras e sua geração F_1, seguindo o esquema de cruzamento do delineamento *triple test cross* (TTC). As 300 progênies de retrocruzamentos foram avaliadas em 11 ambientes no município de Piracicaba/SP, em delineamento alfa-látice 15 x 20, no esquema fatorial com duas repetições por ambiente. As análises de variância seguindo o modelo TTC mostraram que a epistasia total foi altamente significativa para todos os caracteres e que os efeitos epistáticos não aditivos (epistasia aditiva x dominante e/ou dominante x dominante) foram mais importantes que a epistasia aditiva x aditiva. Os efeitos epistáticos estimados em cada planta F_2 para a produção de grãos e seus componentes não foram unidirecionais e, além disso, sugerem a presença de epistasia pleiotrópica para PG e a maioria dos componentes da produção. A interação epistasia x ambientes foi verificada apenas para o caráter número de fileiras espigas^{-1}. A presença de efeitos epistáticos positivos poderiam estar contribuindo significativamente para a elevada heterose reportada para o cruzamento entre as linhagens L08-05F x L38-05D. Os resultados sugerem que a epistasia é um componente importante na arquitetura genética dos caracteres estudados, o que significa que o modelo aditivo dominante não é suficiente para descrever a variação genética da produção de grãos e seus componentes na população. Diante disso, os efeitos epistáticos não deveriam continuar sendo ignorados e sua consideração nos modelos de predição da performance dos genótipos e na seleção assistida por marcadores moleculares poderia aumentar significativamente a eficiência da seleção nos programas de melhoramento genético de plantas.

Palavras-chave: *Zea mays*; Interação interalélica; Progênies; Variância genética; Parâmetros genéticos; Efeito epistático; Arquitetura genética

ABSTRACT

Epistasis for grain yield and yield components in maize

Knowledge of different genetic factors that affect quantitative traits of the agronomic importance, is an relevant prerequisite to plant breeding programs aiming to efficiently explore the genetic variability available in populations. The importance of epistasis in breeding populations of maize is still not well understood, being ignored in most inheritance studies of characters important to plant breeders. This study aimed (i) to verify the role of epistasis in grain yield and its components in maize, (ii) to estimate the epistatic effects in each F_2 plant for these characters, and (iii) to verify the role of epistasis x environment interaction. The F_1 generation was developed from the cross between the inbred lines L-08-05F and L-38-05D and the F_2 population from the self-fecundated of F_1. A sample of 100 F_2 plants was self-fecundated resulting in 100 $F_{2:3}$ progenies, which were backcrossed with both parental lines and their F_1 generation, according to the triple test cross (TTC) design. The 300 backcross progenies were evaluated in 11 environments at the municipality of Piracicaba-SP, Brazil, using an alpha-lattice 15 x 20 design in a factorial arrangement with two replications per environment. Analysis of variance based on the TTC model showed that the total epistasis was highly significant for all characters and that non-additive epistatic effects (additive x dominant and / or dominance x dominance) were more important than the additive x additive epistasis. The epistatic effects estimated in each F_2 plant for grain yield and its components were not unidirectional and these estimates suggest the presence of pleitropic epistasis for yield and major yield components. The epistasis x environment interaction was observed only for the number of row eras^{-1}. The presence of positive epistatic effects could contribute significantly to the high heterosis reported for the crossing between the inbred lines L08-05F x L38-05D. Results suggest that epistasis is an important component in the genetic architecture of the traits considered, which means that the additive - dominant model is not enough to describe the genetic variation of grain yield and its components in the population. Thus, the epistatic effects should not remain ignored and its account in the models for predicting performance of the genotypes and in the molecular marker-assisted selection would significantly increase the efficiency of selection programs in plant breeding.

Keywords: *Zea mays*; Inter allelic interaction; Progenies; Genetic variance; Genetic parameters; Epistatic effects; Genetic architecture

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Resumo da análise de variância individual, esperanças dos quadrados médios e testes *F* 47

Tabela 2 - Resumo da análise de variância conjunta, esperanças dos quadrados médios e testes *F* 48

Tabela 3 - Quadrados médios e respectivas significâncias (teste *F*), médias e coeficientes de variação das análises de variâncias conjunta em 11 ambientes de avaliação segundo o delineamento *triple test cross* (TTC) para a produção de grãos (PG) e seus componentes..... 58

Tabela 4 - Estimativas de parâmetros genéticos e seus respectivos intervalos de confiança a 0,95 de probabilidade, para a produção de grãos (PG) e seus componentes..... 61

Tabela 5 - Número total de plantas F_2 (NT) com efeito epistático significativo, número de plantas (NP±) apresentando efeitos epistáticos positivos (+) ou negativos (-), efeito epistático médio (EEM), intervalo de variação (IV) do efeito epistático, médias das gerações de retrocruzamentos e mínima diferença significativa (MDS) entre gerações de retrocruzamentos para produção de grãos (PG), prolificidade (PROL), comprimento de espiga (CE), número de fileiras espigas^{-1} (NF), número de grãos fileiras^{-1} (NGF), diâmetro de espiga (DE), diâmetro de sabugo (DS), comprimento de grãos (CGr) e peso de 300 grãos (P300)..... 69

1 INTRODUÇÃO

O termo epistasia foi proposto por Bateson (1909) para descrever o efeito de alelos de um gene mascarando o efeito de alelos de outros que controlavam o caráter formato da crista de galinha, gerando distorções nas segregações mendelianas típicas de um caráter controlado por dois genes com dois alelos. Dessa forma, na genética mendeliana a epistasia pode ser entendida como um tipo de interação gênica em que alelos de um loco mascaram, inibem ou alteram a expressão de alelos de outro loco. Fisher (1918) foi o primeiro em decompor a variância genética em aditiva, dominante e epistática e demonstrou através de um modelo genético-estatístico que a epistasia era parte integrante da variância genética. Na genética quantitativa, o termo epistasia tem sido usado para descrever os desvios que ocorrem quando um modelo aditivo, contendo apenas os efeitos aditivos e/ou de dominância de dois ou mais genes, não explicam o fenótipo observado, sendo que nesse caso, o efeito combinado de dois ou mais genes sobre um fenótipo não pode ser predito a partir da soma dos seus efeitos separadamente (FALCONER; MACKAY, 1996). Posteriormente, Cockerham (1954) e Kempthorne (1954), a partir de um modelo genético baseado em componentes de variância genética, conseguiram decompor a epistasia em diferentes tipos, de acordo com a ação individual dos locos. Nesse contexto, pode-se supor a existência de muitos tipos de interações epistáticas, cada qual relacionada a uma maneira particular em que os genes interagem.

O conhecimento da herança dos caracteres é um pré-requisito importante para o planejamento dos programas de melhoramento genético que visam explorar de maneira eficiente a variabilidade genética disponível nas populações a serem melhoradas. A maioria dos modelos utilizados para a estimação dos componentes de variância genética consideram apenas a variância genética aditiva e de dominância (modelo aditivo dominante), assumindo ausência de espistasia, por esse ser considerado um fenômeno raro e de pouca importância, mesmo quando as análises não forneçam um teste válido para essa suposição (KEARSEY; JINKS, 1968). Embora essa suposição possa ser razoável para algumas populações, é improvável a ausência de interações não alélicas em um sistema genético associado a um caráter quantitativo (STUBER;

MOLL, 1971). Em caracteres quantitativos, tais como a maioria dos caracteres de importância econômica nas plantas cultivadas, é evidente que ocorram efeitos epistáticos e é difícil imaginar uma situação em que a epistasia esteja ausente, em virtude do grande número de locos envolvidos no controle desses caracteres (SOFI; RATHER; VENKATESH, 2006; HALLAUER, 2007).

A desconsideração da variância epistática na maioria dos modelos genéticos utilizados para estudar a herança dos caracteres quantitativos é devido ao fato de que sua inclusão no modelo dificulta a estimação dos componentes da variância genética. Por exemplo, exige a utilização de delineamentos genéticos apropriados, que envolvem experimentos complexos, sendo esses mais difíceis de estabelecer e desenvolver comparado aos delineamentos genéticos utilizados comumente no estudo da herança dos caracteres quantitativos, tais como os delineamentos I, II e III de Comstock e Robinson (1952, 1948), os dialelos, entre outros, elevando também o grau de dificuldade das análises genético-estatístico. Adicionalmente, as variâncias epistáticas aditiva x aditiva (V_{AA}), aditiva x dominante (V_{AD}), dominante x dominante (V_{DD}) e aquelas de ordem maior, são por natureza difíceis de estimar de maneira independente da variância aditiva (V_A) e da variância de dominância (V_D), pois, na covariância entre parentes, os coeficientes para a variância epistática são quadrados ou produtos dos coeficientes da V_A e V_D e, consequentemente, os coeficientes de V_A e V_{AA} estão correlacionados, situação que conduz a um problema clássico de multicolinearidade, trazendo como consequência erros elevados que invalidam as estimativas (BERNARDO, 2002).

A importância da epistasia na herança dos caracteres quantitativos ainda não é bem entendida e esse é outro motivo pelo qual a maioria dos modelos genético-estatísticos utilizados para estudar a herança de tais caracteres desconsideram esse efeito genético (KEARSEY; JINKS, 1968). No entanto, em milho, alguns estudos têm relatado que a epistasia desempenha um papel importante na expressão de diversos caracteres (LAMKEY; SCHNICKER; MELCHINGER, 1995; WOLF; HALLAUER, 1997; CEBALLOS et al., 1998; ETA-NDU; OPENSHAW, 1999; SOFI; RATHER; VENKATESH, 2006) e outros estudos têm verificado o seu envolvimento na manifestação de fenômenos biológicos importantes como a heterose (DOEBLEY; STEC; GUSTUC,

1995; MELCHINGER et al., 2007; KUSTERER et al., 2007; GARCIA et al., 2008) e a depressão por endogamia (LI et al., 2001; KELLER; WALLER, 2002). Causse et al. (2007) relataram que a epistasia pode ter importantes implicações nos programas de melhoramento genético, com relação ao sucesso na detecção, introgressão e caracterização de genes ou regiões contendo genes (QTL) que controlam caracteres quantitativos, devido a que o efeito de um gene envolvido na herança desses caracteres quantitativos pode ser alterado por suas interações epistáticas com outros genes. Na literatura há relatos do envolvimento de efeitos epistáticos na herança de diversos caracteres de importância agronômica em culturas como soja (ARAÚJO, 2006; BARONA, 2009), feijão (JOHNSON; GEPTS, 2002), arroz (LI et al., 2001; SALEEM et al., 2005), gergelim (BAKHEIT et al., 2001), girassol (RAO et al., 2004), grão de bico (MALHOTRA; SINGH, 1989), trigo (NANDA; SINGH; CHAND, 1989; ZAFAR, et al., 2008), tomate (CAUSSE et al., 2007), entre outras.

Kearsey e Jinks (1968) desenvolveram o delineamento genético denominado *Triple Test Cross* (TTC), como uma extensão do delineamento III de Comstock e Robinson (1952), o qual pode ser utilizado para detectar a epistasia em caracteres quantitativos, e também fornece estimativas não viesadas da variância genética aditiva e de dominância na ausência dos efeitos epistáticos. O TTC é um delineamento cuja utilidade principal é investigar a arquitetura genética dos caracteres na população, possibilitando estimar os tipos de ações e interações gênicas que estão presentes e a sua relação com a seleção (KEARSEY; JINKS, 1968). Por ser um delineamento eficiente, o TTC tem sido empregado em estudos de herança dos caracteres quantitativos em diversas culturas (WOLF; HALLAUER, 1997; SALEEM et al., 2005; BHATTI et al., 2006; ARAÚJO, 2006). Em milho, esse método tem sido pouco utilizado, devido às dificuldades operacionais e de análises, sendo os trabalhos baseados em dados de desempenho *per se* das progênies de retrocruzamento (WOLF; HALLAUER, 1997) e em dados de testecrosses (ETA-NDU; OPENSHAW, 1999; SILVA, 2011). Assim, é necessário obter informações adicionais sobre os efeitos da epistasia nos caracteres quantitativos, principalmente em germoplasma de origem tropical onde existe menor disponibilidade desse tipo de informação, para possibilitar um melhor entendimento da herança de tais caracteres. Dessa forma, os objetivos deste trabalho

foram: (i) verificar a presença da epistasia para produção de grãos e os componentes de produção, utilizando o delineamento TTC em milho; (ii) estimar os efeitos epistáticos em cada planta F_2 para os respectivos caracteres; (iii) estimar o efeito da interação epistasia x ambientes.

2 DESENVOLVIMENTO

2.1 Revisão bibliográfica

2.1.1 Epistasia

O termo epistasia foi inicialmente proposto por Bateson (1909), para demonstrar o efeito de alelos de um gene mascarando o efeito de alelos de outros genes, ocasionando distorções nas segregações mendelianas. Na genética quantitativa, o termo epistasia tem sido usado para descrever os desvios que ocorrem quando o efeito aditivo combinado de dois ou mais genes não explicam um fenótipo observado. Nesse caso, o efeito combinado desses genes sobre um fenótipo não pode ser predito a partir da soma dos seus efeitos individuais sendo esses desvios denominados de epistáticos (FALCONER; MACKAY, 1996). Fisher (1918) foi o primeiro em demonstrar que a variância genética numa população de cruzamentos aleatórios pode ser dividida em três componentes: (1) um componente aditivo, associado ao efeito médio dos genes, (2) um componente de dominância, devida às interações alélicas e (3) um componente epistático, devido às interações interalélicas, comprovando dessa maneira, através de um modelo genético-estatístico, que a epistasia era parte integrante da variância genética. Posteriormente, Cockerham (1954) e Kempthorne (1954), a partir de um modelo genético baseado em componentes de variância genética, conseguiram decompor a epistasia em diferentes tipos, de acordo com a ação individual dos locos, como: (1) denominada aditiva x aditiva (aa), (2) interação aditiva x dominante (ad) ou dominante x aditiva (da), e (3) interação dominante x dominante (dd). Desse modo, pode-se considerar a existência de muitas formas de epistasia, cada qual relacionada a uma maneira particular em que os genes interagem. Para dois locos, aditiva x aditiva é a interação entre os efeitos aditivos dos dois locos, aditiva x dominante é a interação entre o efeito aditivo de um loco e os desvios de dominância do outro, e dominante x dominante é a interação entre os desvios de dominância dos dois locos.

Em função das diferentes denominações para o termo epistasia, Phillips (2008) informou que o mesmo pode ser resumido em três grandes categorias: (i) epistasia funcional, ou interação proteína – proteína, a qual faz referência às interações

moleculares entre proteínas que operam na mesma rota metabólica ou que interagem diretamente umas com as outras. O autor relata que essa é uma descrição estritamente funcional, sem um vínculo genético direto, embora se possa prever uma consequência genética se a relação funcional é interrompida; (ii) epistasia de composição, a qual é uma nova expressão destinada a descrever o uso tradicional da epistasia, como o bloqueio de um efeito alélico por um alelo em outro loco. A epistasia de composição descreve a maneira que um genótipo específico é composto e a influência que esse *background* genético específico tem sobre os efeitos de um determinado conjunto de alelos; (iii) epistasia estatística, referida à definição dada por Fisher, na qual o desvio médio de combinações de alelos em diferentes locos é estimado sobre todos os genótipos presentes numa população.

Comentários relacionados à importância da epistasia para os processos evolutivos e para o melhoramento de plantas têm surgido de forma frequente, mas não conclusiva. Cheverud e Routman (1996) reportaram que a epistasia pode exercer importante efeito na dinâmica das populações e no processo evolutivo das espécies. Do mesmo modo, Phillips (2008) comenta que a epistasia pode ter uma influência importante sobre uma série de fenômenos evolutivos, incluindo a divergência genética entre espécies, a evolução da reprodução sexual e a evolução da estrutura dos sistemas genéticos. O envolvimento da epistasia na base genética da evolução foi parte central dos estudos de Wright (WRIGHT, 1932; WADE 1992). Na história evolutiva das espécies, interações epistáticas estão envolvidas, por exemplo, na esterilidade feminina em arroz (KUBO; YOSHIMURA, 2005), no comportamento de acasalamento em moscas domésticas (MEFFERT, 2000), na fecundidade, tamanho da ninhada e vários outros caracteres morfológicos em plantas e animais (ROFF; EMERSON, 2006). Além disso, estudos envolvendo modelos teóricos indicam que em populações que sofreram efeito de “gargalo” ou subdivisão, a variância epistática pode ser convertida em variância genética aditiva, na qual atua a seleção natural permitindo uma rápida adaptação dessa população a novos ambientes (GOODNIGHT, 1988; WADE, 1992). A fixação de alelos em locos epistáticos conduz a uma redução da variância epistática, porém essa fixação poderia também conduzir à conversão da variância epistática em variância aditiva (GOODNIGHT, 1988; BERNARDO, 2002). A conversão da variância epistática em

variância aditiva representa um mecanismo específico, que permite manter o progresso da seleção apesar da estreita base genética das populações (BERNARDO, 2002). Dessa maneira, Rasmusson e Phillips (1997) propuseram a epistasia como a razão para o sucesso contínuo em ciclos avançados de melhoramento. Além disso, em espécies que possuem uma base genética estreita, a epistasia tem sido considerada a razão pela contínua resposta à seleção, sendo o componente aditivo x aditivo da variância epistática um dos mecanismos pelo qual o progresso com a seleção é mantido (RASMUSSON; PHILLIPS, 1997; DUDLEY, 2008).

A presença da epistasia também tem sido relatada para diversos caracteres de importância agronômica em várias culturas, entre elas, o milho (WOLF; HALLAUER, 1997; ETA-NDU; OPENSHAW, 1999), soja (BARONA; COLOMBARI FILHO; GERALDI, 2009), feijão (JOHNSON; GEPTS, 2002), arroz (LI et al., 2001), girassol (RAO et al., 2004), tomate (CAUSSE et al., 2007), trigo (NANDA; SINGH; CHAND, 1989), entre outras. Moreto (2008), a partir de uma revisão de trabalhos na literatura que envolvia a epistasia no estudo da herança de caracteres em algumas espécies cultivadas, verificou que dos 79 caracteres avaliados em sete diferentes culturas, a epistasia foi detectada em 70,9% deles, sendo que em 59,5% dos caracteres foi detectada a epistasia do tipo aditiva x aditiva e em 64,6% a do tipo aditiva x dominante e/ou dominante x dominante. Para Hallauer (2007) e Sofi, Rather e Venkatesh (2006) é evidente que os efeitos epistáticos estejam presentes em caracteres quantitativos, em virtude do grande número de locos envolvidos nesse tipo de caracteres. Experimentos clássicos de genética quantitativa têm demonstrado que a epistasia desempenha um papel importante na herança desses caracteres (MELCHINGER et al., 2007). A presença da epistasia também pode ter importantes consequências nos programas de melhoramento genético em relação ao sucesso na detecção, introgressão e caracterização de genes ou regiões contendo genes (QTL) que controlam caracteres quantitativos, devido a que o efeito de um gene ou QTL envolvido na herança desses caracteres quantitativos pode ser alterado por suas interações epistáticas com outros genes ou QTL (CAUSSE et al., 2007). Alguns trabalhos também têm reportado o envolvimento da epistasia na manifestação de fenômenos biológicos importantes em plantas, como a sobredominância, a heterose (DOEBLEY; STEC; GUSTUC, 1995; YU

et al. 1997; LI et al. 2001; HUA et al. 2003; MEI et al. 2003; SYED; CHEN 2005; MELCHINGER et al., 2007; KUSTERER et al., 2007; GARCIA et al., 2008) e a depressão por endogamia (LI et al., 2001; KELLER; WALLER, 2002).

Apesar da presença da epistasia em diversos caracteres e culturas ser conhecida desde o início dos estudos em genética, a maioria dos estudos de herança dos caracteres quantitativos considera apenas os efeitos genéticos aditivos e de dominância nos modelos genético-estatísticos, assumindo ausência da epistasia por essa ser considerada um fenômeno raro e de pouca importância, ainda que as análises não fornecerem teste válido para tal suposição (KEARSEY; JINKS, 1968). Stuber e Moll (1971) comentaram que, embora essa suposição possa ser razoável para algumas populações, é improvável a ausência de interações não alélicas em caracteres quantitativos. Segundo esses autores a importância atribuída aos efeitos epistáticos parece ser prejudicada pelo tipo de abordagem experimental e modelo utilizado. Naciri-Graven e Goudet (2003) relataram que um dos fatores que prejudicam a detecção da variância epistática dentro de uma população são as técnicas da análise de variância baseadas no método dos quadrados mínimos, que busca maximizar os efeitos principais e minimizar os efeitos da interação, entre eles a epistasia. Outro motivo pelo qual a epistasia tem sido desconsiderada é a grande complexidade associada aos modelos quando os efeitos epistáticos são incluídos, elevando o grau de dificuldade nas análises genético-estatísticas. Nesse sentido, Bernardo (2002) indicou que a desconsideração da variância epistática na maioria dos modelos genéticos utilizados para estudar a herança dos caracteres quantitativos é devido a que sua inclusão no modelo dificulta a estimação dos componentes da variância genética, por vários motivos. Em primeiro lugar, se requerem componentes adicionais de covariância para a estimação dos efeitos epistáticos aditivo x aditivo (V_{AA}), aditivo x dominante (V_{AD}), dominante x dominante (V_{DD}) e de outros componentes de variância epistática de ordem maior. Para esse propósito é necessário delineamentos genéticos apropriados, que requerem experimentos mais complexos comparados com os delineamentos genéticos utilizados comumente no estudo da herança dos caracteres quantitativos, tais como os delineamentos I, II e III de Comstock e Robinson (1952; 1948), os dialelos, entre outros, sendo esses mais difíceis de estabelecer, desenvolver e analisar. Em

segundo, a variância epistática espera-se que seja menor que a variância aditiva (V_A) e de dominância (V_D), o que implica a utilização de um maior número de genitores que os requeridos para a estimação da V_A e V_D, para obter uma estimação com maior precisão. Em terceiro, que é o mais significante, é que as variâncias epistáticas V_{AA}, V_{AD}, V_{DD} e aquelas de ordem maior, são por natureza difíceis de estimar de maneira isoladas da V_A e V_D, devido a que, na covariância entre parentes, os coeficientes para a variância epistática são quadrados ou produtos dos coeficientes da V_A e V_D. Dessa maneira, os coeficientes de V_A e V_{AA} estão correlacionados e essa situação conduz a um problema clássico de multicolinearidade, trazendo como consequência erros elevados que invalidam as estimativas. Isso significa que os efeitos da V_A, V_{AA}, etc. não são independentes, consequentemente sendo difíceis de estudar isoladamente (BERNARDO, 2002). No entanto, a falta de capacidade de se estimar os componentes da variância genética epistática não implica que os efeitos epistáticos estejam ausentes ou sejam pouco importantes na herança dos caracteres quantitativos (HALLAUER, 2007).

Nos estudos de mapeamento de QTL, a epistasia pode ser ocultada ou subestimada pelo fato das abordagens utilizadas para detecção estarem focadas somente na interação envolvendo apenas dois locos, sendo que na verdade três ou mais locos podem estar envolvidos nessa interação (TEMPLETON, 2000). Esses fatores aumentam consideravelmente o tamanho dos delineamentos experimentais necessários para estimar a epistasia e, portanto, reduz o número de casos em que os delineamentos são eficientes para detectar as interações intergênicas.

A grande implicação da epistasia nos programas de melhoramento genético de plantas, é que na sua presença, as estimativas dos componentes da variância genética aditiva e de dominância são viesadas, caso esse efeito não seja considerado no modelo. Por exemplo, assumindo ausência de efeitos epistáticos, a covariância entre progênies de meios irmãos pode ser interpretada apenas em termos da V_A, enquanto que a covariância entre progênies de irmãos germanos pode ser interpretada apenas em termos da V_A e V_D. Dessa forma, a estimativa da V_A de famílias de meios irmãos [$V'_A = V_A + (1+F/4)V_{AA}$] estaria superestimada caso a V_{AA} estivesse presente (BERNARDO, 2002). Isso conduz a interpretações incorretas das estimativas de

parâmetros genéticos importantes, como o grau médio de dominância, coeficientes de herdabilidade e a resposta esperada com a seleção (ETA-NDU; OPENSHAW, 1999). Isso ocorre porque, na presença das interações epistáticas, não se tem ainda um delineamento genético que assegure que as estimativas dos componentes genéticos, aditivo e de dominância, não sejam influenciadas pela presença dessas interações (SOFI; RATHER; WARSI, 2007).

Para dois locos (A e B) com dois alelos (1 e 2), cada loco pode ter um efeito direto sobre o fenótipo em questão e atuar epistaticamente para modificar os efeitos do outro loco. A variância genética aditiva na população é, eq. (1):

$$V_A = 2pq\alpha_A{}^2 + 2rs\alpha_B{}^2 \qquad (1)$$

sendo p e q a frequência dos alelos no loco A, r e s a frequência dos alelos no loco B e α é o efeito médio de substituição alélica. Considerando os efeitos epistáticos, o efeito médio de uma substituição alélica (α) no loco A é, eq. (2) (CHEVERUD; ROUMAN, 1995):

$$\alpha_A = a_A + d_A(q-p) + p(e_{11..} - e_{12..}) + q(e_{12..} - e_{22..}) \qquad (2)$$

em que a_A e d_A são os valores genotípicos aditivos e de dominância no loco A, respectivamente, $e_{11..}$, $e_{12..}$, e $e_{22..}$ referem-se ao valor epistático médio da população para os genótipos homozigoto dominante (AA), heterozigoto (Aa) e homozigoto recessivo (aa), respectivamente. De tal forma que, considerando os efeitos epistáticos, a V_A para o loco A é, eq. (3):

$$V_A = 2pq[a_A + d_A(q-p) + p(e_{11..} - e_{12..}) + q(e_{12..} - e_{22..})]^2 \qquad (3)$$

Considerando os efeitos epistáticos, a variância de dominância para o loco A é, eq. (4):

$$V_{D_A} = [2pqd_A - pq(e_{11..} - 2e_{12..} + e_{22..})]^2 \qquad (4)$$

Assim, Cheverud e Rouman (1995) demonstraram que os efeitos epistáticos contribuem com o efeito médio dos alelos e com o efeito médio de uma substituição alélica, contribuindo também para a variância genética aditiva e para a variância de dominância, em qualquer frequência alélica.

Dessa forma, as equações acima demonstram o efeito direto das interações epistáticas sobre o efeito médio dos alelos e sobre o efeito médio de uma substituição alélica, afetando também de forma direta a variância de dominância.

Cockerham e Zeng (1996) estenderam as análises do delineamento III de Comstock e Robinson (1952) incluindo os efeitos epistáticos no modelo. Nessa modificação, a variância genética aditiva, estimada a partir da variância de progênies de retrocruzamentos da população F_2, e de dominância, estimada a partir da interação entre plantas F_2 com os genitores que geraram a população F_2, considerando os efeitos epistáticos e de ligação gênica, são conforme as equações 5 e 6:

$$V_A = \{[a_A - (1/2)\gamma]^2 + [a_B - (1/2)\phi]^2 + 2[1-2r][a_A - (1/2)\gamma][a_B - (1/2)\phi]\}/8 + [(r(1-r) + r(1-2r)^2](\varepsilon + \omega)^2/16 \quad (5)$$

$$V_D = \{[d_A - (1/2)\varepsilon]^2 + [d_B - (1/2)\varepsilon]^2 + 2(1-2r)[d_A - (1/2)\varepsilon][d_B - (1/2)\varepsilon]\}/4 + [r(1-r) + r(1-2r)^2](\phi + \gamma)^2/8 \quad (6)$$

em que a_A, a_B e d_A, d_B são os valores genotípicos aditivos e de dominância, respectivamente para os locos A e B, respectivamente, ε, ω, ϕ e γ referem-se às interações epistáticas aditiva x aditiva, dominante x dominante, aditiva x dominante e dominante x aditiva, respectivamente, sendo r a fração de recombinação entre os dois locos. Dessa forma, Cockerham e Zeng (1996) também demonstraram que os efeitos epistáticos contribuem de forma direta para a variância aditiva e de dominância. Consequentemente, quando a epistasia está presente na população, o modelo aditivo dominante não é suficiente para descrever a variação genética dos caracteres quantitativos.

2.1.2 Método *Triple Test Cross* (TTC)

No estudo da herança dos caracteres quantitativos tem-se proposto diferentes métodos que diferem na sua complexidade, desde delineamentos genéticos simples, que incluem apenas um fator, até delineamentos mais complexos, que consideram vários fatores. A principal vantagem dos métodos baseados em um fator é sua simplicidade, porém sua grande desvantagem é que permitem a estimação de apenas um tipo de variância genética, por exemplo V_A, $V_{testecrosses}$, V_G, pois o número de variâncias genéticas que podem ser estimadas é igual ao número de covariâncias entre parentes que o delineamento permita estimar (BERNARDO, 2002).

Para o estudo dos efeitos da epistasia nas populações diferentes metodologias também têm sido utilizadas. A metodologia proposta por Mather (1949) baseia-se na análise das médias de gerações, que envolve medições da média de diferentes gerações derivadas de duas linhagens endogâmicas, sendo essas médias interpretadas como diferentes efeitos gênicos. Esse método tem sido bastante utilizado e diversos modelos estão disponíveis na literatura (BERNARDO, 2002). Porém, os efeitos genéticos aditivos, de dominância e epistáticos que compõem o modelo não são testados de forma independente, impedindo a interpretação individual de cada efeito (STUBER; MOLL, 1971; HAYMAN, 1960). Outra limitação dessa abordagem, é que como a análise é realizada com base em médias, os efeitos gênicos podem estar presentes, mas atuando em sentidos opostos nos vários locos, de forma que o efeito final é pequeno ou nulo, dando uma idéia errônea do que realmente ocorre em nível dos efeitos gênicos (RAMALHO; SANTOS; ZIMMERMANN, 1993). Dessa forma, o método de médias de gerações é mais útil quando a maioria, senão todos, os alelos favoráveis estão em um dos pais, enquanto que os alelos desfavoráveis estão no outro genitor (BERNARDO, 2002), situação que é muito difícil de obter na população derivada do cruzamento de duas linhagens qualquer. A metodologia proposta por Cockerham (1954), baseada na covariância entre parentes, tem a vantagem de permitir testar de forma independente os efeitos genéticos do modelo. Entretanto, por se tratar de componentes de variância estes apresentam erros maiores que os componentes de médias. Além disso, esse método envolve uma abordagem genético-estatística mais

complexa, o que tem restringido sua utilização. Para a estimação da variância epistática também podem ser utilizadas múltiplos níveis de endogamia. Por exemplo, Silva e Hallauer (1975) utilizaram genitores não endogâmicos (F=0) e endogâmicos ($F \cong 1$) no delineamento genético I e II de Comstock e Robinson (1948), respectivamente. Esse esquema permite a obtenção de quatro tipos de covariâncias entre parentes e, consequentemente, a estimação da V_A, V_D e das variâncias epistáticas digênica V_{AA}. V_{AD} e V_{DD}. Recentemente, metodologias empregando marcadores moleculares e mapeamento de QTL tem permitido um melhor entendimento dos efeitos e das interações entre genes envolvidos no controle de caracteres complexos (KAO; ZENG; TEASDALE, 1999; DUDLEY, 2008). Entretanto, um método que vem se destacando nos estudos da herança de caracteres quantitativos é o método do *Triple Test Cross* (TTC) desenvolvido por Kearsey e Jinks (1968). Por se tratar de uma análise relativamente simples e altamente informativa, esse método tem sido bastante utilizado para estudar a arquitetura genética dos caracteres em diversas culturas (WOLF; HALLAUER, 1997; BHATTI et al., 2006; ARAÚJO, 2006), sendo capaz de testar a presença de epistasia, além de fornecer estimativas não viesadas das variâncias aditivas e de dominância na ausência da epistasia.

Opsahl (1956) propôs o delineamento genético *Triple Test Cross* (TTC) para a detecção precisa da epistasia em populações F_2. Segundo o autor, na ausência de epistasia, a soma das médias dos retrocruzamentos para cada um dos genitores é igual a duas vezes a média resultante do retrocruzamento com a geração F_1. Posteriormente, Kearsey e Jinks (1968) desenvolveram a teoria desse método, como uma extensão do delineamento III de Comstock e Robinson (1952). Nesse procedimento, progênies de retrocruzamento são obtidas pelo cruzamento de uma amostra aleatória de N plantas de uma população F_2 com três testadores L_1, L_2 e L_3. Os testadores L_1 e L_2 são as linhagens endogâmicas genitoras da população F_2 e o testador L_3 é o híbrido simples (F_1) produzido do cruzamento entre L_1 e L_2. Assim, são gerados três grupos de progênies, os quais são denominados como L_{1i}, L_{2i} e L_{3i}, em que L_{1i} representa o primeiro grupo de progênies obtidas do cruzamento envolvendo o testador L_1 e a *i-ésima* planta F_2; L_{2i} representa o segundo grupo de progênies obtidas do cruzamento envolvendo o testador L_2 e a *i-ésima* planta F_2 e L_{3i} representa o terceiro grupo de

progênies obtidas do cruzamento envolvendo o testador L_3 e a *i-ésima* planta F_2. Dessa forma, o delineamento é constituído por *3N* progênies a serem avaliadas em experimentos com repetições.

Nesse método, três tipos de contrastes ortogonais são calculados considerando as médias dos três grupos de progênies ($\overline{L}_{1i}$, $\overline{L}_{2i}$ e $\overline{L}_{3i}$) sendo eles: $C_{1i}=\overline{L}_{1i}+\overline{L}_{2i}-2\overline{L}_{3i}$, $C_{2i}=\overline{L}_{1i}+\overline{L}_{2i}+\overline{L}_{3i}$ e $C_{3i}=\overline{L}_{1i}-\overline{L}_{2i}$. O contraste C_{1i} testa a presença de epistasia por meio da soma dos quadrados dos desvios (C_{1i} com i = 1 a *N* plantas F_2) envolvendo as *3N* progênies. A variância do contraste C_{2i} permite detectar e estimar a variância aditiva mas, no entanto, difere do delineamento III que é baseado somente nas informações de $\overline{L}_{1i}$ e $\overline{L}_{2i}$. Finalmente, a variância do contraste C_{3i} é usada para detectar e estimar a variância de dominância e, ao contrário do C_{2i}, é o mesmo usado no delineamento III para estimar a variância de dominância (JINKS; PERKINS, 1970).

A adição de um terceiro testador, a geração F_1 obtida do cruzamento entre as duas linhagens parentais L_1 e L_2, é o que diferencia e torna o método TTC uma extensão do delineamento III. No entanto, o TTC apresenta algumas vantagens sobre o delineamento III. A primeira vantagem é a adição de um terceiro testador, permitindo que o método forneça um teste independente para epistasia devido à ortogonalidade existente entre os contrastes descritos anteriormente. A segunda vantagem é a precisão em que a epistasia é testada, pois independe da frequência alélica, do número de locos, do nível de endogamia e da ocorrência de desequilíbrio de ligação na população. Um aspecto favorável desse método é que na ausência de epistasia, estimativas não viesadas dos componentes da variância aditiva e de dominância podem ser obtidas e as progênies L_{3i} podem ser utilizadas para obter estimativas mais confiáveis dos componentes da variância aditiva, em relação ao delineamento III (JINKS; PERKINS, 1970; KEARSEY; POONI, 1998). Além disso, o método permite investigar qualquer população, segregante ou não-segregante, pertencentes a diferentes gerações como F_2, retrocruzamentos e linhagens homozigóticas, independente do sistema de reprodução da espécie (KEARSEY; JINKS, 1968).

Kearsey e Jinks (1968) destacaram a importância de se utilizar linhagens parentais divergentes (L_1 e L_2) no delineamento TTC, uma vez que a epistasia detectada refere-se somente aos locos para os quais as duas linhagens testadoras

diferem. A utilização de linhagens altamente divergentes, para os caracteres em estudo, permite maximizar o número de locos segregantes na população F_2 de forma que a amostragem desses locos seja a mais representativa possível, permitindo maior confiabilidade na identificação dos efeitos gênicos envolvidos na arquitetura genética dos caracteres nas populações.

Diversas modificações do delineamento TTC de Kearsey e Jinks (1968) foram propostas (JINKS; PERKINS; BREESE, 1969; PERKINS; JINKS, 1970; JINKS; PERKINS, 1970; POONI; KUMAR; KHUSH, 1994; ETA-NDU; OPENSHAW, 1999). A modificação proposta por Jinks, Perkins e Breese (1969) foi para utilizar o método TTC em uma população de linhagens endogâmicas. Esses autores desenvolveram um teste especial para a detecção de epistasia, que somente pode ser utilizado em linhagens endogâmicas. O delineamento genético consiste no cruzamento de N linhagens com duas linhagens testadoras, sendo as linhagens testadoras selecionadas por serem altamente divergentes para o caráter estudado, gerando assim 2n famílias de progênies de cruzamentos. As 2n famílias de cruzamentos mais uma amostra representativa da população de linhagens endogâmicas utilizadas são avaliadas em experimentos com repetições. O teste $\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i} - \bar{P}_i = \mu + \sum_j h_j$ é utilizado para testar a presença de epistasia, onde $\mu + \sum_j h_j$ é uma constante para todas as N linhagens na ausência de epistasia, sendo *j* o número de locos nos quais L_1 e L_2 diferem, $\bar{L}_{1i}$ e $\bar{L}_{2i}$ referem-se a média da progênie do cruzamento entre a i-ésima linhagem e o testador 1 e 2, respectivamente e $\bar{P}_i$ é a média da *i-ésima* linhagem endogâmica. A modificação proposta por Perkins e Jinks (1970) é uma metodologia que combina o método TTC de kearsey e Jinks (1968) com o método de médias de gerações de Mather (1949) e um modelo de análises de ajustes sequenciais de complexidade crescente proposto por Jinks (1956). O método basicamente consiste na obtenção do número máximo possíveis de autofecundções, cruzamentos e retrocruzamentos das seis gerações (P_1, P_2, F_1, F_2, RC_1 e RC_2) produzidas pelo cruzamento entre duas linhagens. O objetivo desse delineamento genético é obter a mesma quantidade de informação acerca da média no maior número de gerações possíveis, dentro das limitações práticas de espaço e de tempo e obter estimativas consistentes de toda a variação observada em cada geração, para dessa

maneira detectar, classificar e estimar a contribuição relativa da interação genótipo x ambiente, dos efeitos da ligação gênica e da epistasia à variação observada nos caracteres. O método de análise combina modelos genéticos biométricos, teste de escala e procedimentos de modelos de análise de ajustes sequenciais. Jinks e Perkins (1970) propuseram uma modificação do método TTC para estudar, de maneira simultânea, as populações F_2 e as populações de retrocruzamentos geradas pelo cruzamento de duas linhagens endogâmicas, sendo a metodologia de análises igual a proposta original de Kersey e Jinks (1968). Dessa forma, a epistasia pode ser detectada em todos os três tipos de cruzamentos realizados seguindo o método de TTC original. Pooni, Kumar e Khush (1994) adaptaram o TTC para ser utilizado no estudo de caracteres quantitativos que apesar de ter uma herança dissômica são expressos num tecido trissômico, tais como o conteúdo de amilose no arroz. Nessa modificação, uma amostra aleatória das famílias de retrocruzamentos L_{1i}, L_{2i} e L_{3i} são autofecundadas e as análises TTC são realizadas sob a média das famílias autofecundadas (L_{1si}, L_{2si} e L_{3si}). Adicionalmente, as famílias de retrocruzamentos são cruzadas com duas linhagens altamente divergentes para o caráter estudado e a análise é baseada nos dados dos testecrosses. A análise do TTC é realizado de maneira separada para o método original, para as famílias autofecundadas e para os dados de testecrosses. Finalmente, os efeitos aditivos, de dominância e epistáticos são testados a partir dos dados obtidos de todas as gerações, onde o efeito aditivo é igual a variância de $(L'_{1i} + L'_{2i} + L'_{1si} + L'_{2si} + L'_{1bi} + L'_{2bi})$, o efeito de dominância é igual a variância de $(L'_{1i} - L'_{2i} + L'_{1si} - L'_{2si} + L'_{1bi} - L'_{2bi})$ e os efeitos da epistasia é igual a variância dos contrastes seguintes: $(L'_{1i} + L'_{2i} - L'_{1si} - L'_{2si} - L'_{1bi} - L'_{2bi})$, $(L'_{1si} + L'_{2si} - L'_{1bi} - L'_{2bi})$ e $(L'_{1i} - L'_{2i} + 2L'_{1si} - 2L'_{2si} - 3L'_{1bi} + 3L'_{2bi})$, sendo L'_{1i}, etc. a soma dos recíprocos, L'_{1si} e L'_{2si} representa as famílias autofecundadas dos retrocruzamentos realizados com o genitor um e dois, respectivamente, L'_{1bi} e L'_{2bi} referem-se aos testecrosses realizados com as duas linhagens contrastantes. Essa análise gera um teste não viesado para os efeitos aditivos, de dominância e epistáticos independentemente do genitor maternal do cruzamento. Etan-Ndu e Openshaw (1999) propuseram uma modificação do TTC original de Kersey e Jinks (1968) para utilizar o delineamento genético com

testecrosses. Nessa modificação os autores cruzaram as progênies per se obtidas dos três retrocruzamentos (L_{1i}, L_{2i}, L_{3i}) com duas linhagens endogâmicas testadoras altamente divergentes para a produção de grãos. Os testecrosses assim obtidos foram avaliados em experimentos repetidos. Eles demonstraram que essa modificação do TTC utilizando testescrosses segue o mesmo princípio do TTC original proposto por kersey e Jinks (1968) e fornece informações sobre a importância da epistasia no desempenho dos testecrosses. Nessa modificação, nas análises genéticas apenas a variância aditiva é explorada e, consequentemente, a variância não aditiva só contêm a epistasia do tipo aditiva x aditiva na ausência de desequilíbrio de ligação.

2.1.3 Emprego do método TTC em diferentes espécies cultivadas

Segundo Pooni, Kumar e Khush (1994), o TTC é, teoricamente, o melhor delineamento genético para detectar a epistasia e estimar os componentes aditivo e de dominância da variância genética em caracteres quantitativos. O delineamento é versátil podendo ser utilizado em qualquer população, independentemente de suas freqüências alélicas e genotípicas. As diversas modificações, tais como aquelas propostas por Jinks, Perkins e Breese (1969), Jinks e Perkins (1970), Snape, Law e Worland (1975) e Pooni, Kumar e Pooni (1980), também têm demonstrado que o método é eficiente e pode ser empregado para o estudo de outras populações, diferentes daquelas propostas originalmente. No entanto, existem algumas divergências nos trabalhos publicados usando o TTC quanto à importância da epistasia. Barona (2007) mencionou que tais discrepâncias podem ocorrer devido aos tipos de genitores utilizados nos cruzamentos, da geração avaliada, da espécie utilizada, do número de locais de avaliação e da interação genótipos x ambientes.

Em arroz (*Oryza sativa* L.), Subbsaraman e Rangasamy (1989) verificaram a presença da epistasia para a maioria dos caracteres avaliados em três populações. Nesse estudo, os efeitos da variância genética aditiva foram significativos para todos os caracteres avaliados em todos os cruzamentos, enquanto que os efeitos de dominância foram significativos para os caracteres em apenas alguns cruzamentos, sendo que em todos os cruzamentos a magnitude da variância aditiva foi superior ao da dominância.

Porém, os autores comentaram que esses efeitos podem estar confundidos com efeitos ambientais, pois o experimento foi conduzido em apenas um ambiente. Dessa forma, aqueles caracteres que mostraram ausência de epistasia podem fornecer evidências de epistasia sob outras condições ambientais. Pooni, Kumar e Khush (1994) estudaram a herança do conteúdo de amilose em arroz do tipo *índico*, um caráter que tem uma herança dissômica, porém expresso num tecido triplóide, verificaram que a epistasia não está envolvida no controle genético desse caráter na cultura do arroz.

Na cultura do algodão (*Gossypium hirsutum* L.) Bhatti et al. (2006) avaliaram a herança da produção de sementes e seus componentes e da altura da planta em dois níveis de salinidade do solo. As análises genéticas revelaram que a variância epistática foi altamente significativa para os caracteres altura da planta, peso de capulhos por planta e para o número de sementes por capulhos nos dois níveis de salinidade. Os efeitos da epistasia aditiva x aditiva não foram significativos, mas a epistasia aditiva x dominante e/ou dominante x dominante foi significativa para todas as variáveis e níveis de salinidade estudados. Silva e Alves (1983) mostraram que a epistasia afetou a expressão da produção de algodão em ramas/planta, peso do capulho e porcentagem de fibra. Já para os caracteres peso de 100 sementes e números de capulho/planta houve predominância da ação gênica aditiva. Os autores concluíram que a epistasia pode ser um fator importante na herança das principais características agronômicas na cultura do algodão.

Efeitos epistáticos foram estimados em cinco caracteres métricos de feijão-da-china [*Vigna radiata* (L. Wilczek)] e os resultados revelaram que a epistasia esteve presente nos caracteres nós do primeiro pedúnculo e nós da haste principal, sendo que os efeitos epistáticos do tipo aditivo x aditivo foram os que mais influenciaram esses caracteres (KHATTAK et al., 2002). A presença da epistasia também foi estudada em diversos caracteres na cultura grão de bico (*Cicer arietinum* L.). Os resultados revelaram ausência de epistasia para todos os caracteres avaliados e foi encontrado que a variância genética aditiva foi superior à variância de dominância para produção de grãos, número de ramos primários e secundários, peso de 100 sementes, dias para florescimento, e número de grãos por vagem. A variância de dominância mostrou-se

mais importante que a variância aditiva para dias para maturação enquanto que para altura da planta, ambas foram importantes (MALHOTRA; SINGH, 1989).

A base genética da heterose foi estudada em cinco caracteres relacionados à produção de biomassa numa população de *Arabidopsis thaliana*. Os resultados indicaram que a dominância, assim como efeitos epistáticos digênicos aditivo x aditivo, aditivo x dominante, dominante x dominante e, possivelmente, os de ordem maior como aditivo x aditivo x aditivo, desempenham um papel importante na heterose de caracteres relacionados com a produção de biomassa (KUSTERER et al., 2007).

A herança de diversos caracteres foi estudada em quatro populações de gergelim (*Sesamum indicum L*). Os efeitos epistáticos gerais e a epistasia não aditiva (aditiva x dominante e/ou dominante x dominante) foram altamente significativos para todos os caracteres estudados nas quatro populações. A epistasia aditiva x aditiva foi significativa para os caracteres altura do primeiro capulho (população 4), número de ramas por planta (populações 1 e 3), comprimento da zona de frutificação (populações 1, 2 e 3), dias para a primeira flor e número de capulhos por planta (Populações 1, 2 e 4), peso de 1000 sementes (População 3) e para altura da planta, comprimento do capulho e para a produção de sementes por planta nas quatro populações (BAKHEIT et al., 2001)

Efeitos epistáticos importantes também têm sido relatados para diversos caracteres na cultura da soja (*Glycine max* L., Merril). Araújo (2006) identificou efeitos de epistasia para produção de grãos, dias para o florescimento e dias para a maturação, mas não para altura de planta no florescimento. O autor concluiu que as estimativas de variância genética aditiva e dominante para tais caracteres podem estar viesadas, quando não se considera a epistasia no modelo. Barona, Colombari Filho e Geraldi (2009) verificaram que a produção de grãos é afetada pela epistasia e que a mesma não foi consistente através dos ambientes de avaliação. Além disso, os resultados mostraram a presença de contribuição diferencial dos genótipos da população de linhagens para a epistasia, e os autores concluíram que a epistasia pode ser um componente importante para a expressão da produção de grãos em soja.

Na cultura do trigo (*Triticum aestivum* L.), vários trabalhos têm reportado a presença da epistasia em caracteres métricos de importância agronômica. Singh (1976)

estimaram os efeitos epistáticos para os caracteres altura de planta, comprimento da espiga, número de espiguetas por espiga, número de grãos por espiga e de grãos por planta, em duas populações. Os resultados das análises revelaram que o efeito epistático geral e a epistasia não aditiva foi significativa em ambos as populações para todos os cinco caracteres estudados, enquanto que a epistasia aditiva x aditiva foi significativa apenas para os caracteres altura da planta, comprimento da espiga, número de grãos por espiga e produção de grãos na população 1 e para o número de grãos por espiga e a produção de grãos na população 2. Do mesmo modo, Esmail (2007) estimaram os efeitos da epistasia nos caracteres dias para a fase de pré-espigamento, altura da planta, número de espiguetas por planta, peso de 100 grãos e a produção de grãos por planta, em 10 variedades de trigo cruzadas com três testadores. Os resultados revelaram efeitos significativos de epistasia para o número de espiguetas por planta, peso de 100 grãos, altura de planta e dias para a fase de pré-espigamento. Além disso, os efeitos epistáticos do tipo aditivo x aditivo foram de maior magnitude do que aqueles do tipo aditivo x dominante e dominante x dominante, nos caracteres produção de grãos por planta, número de espiguetas por planta e peso de 100 grãos. Em outro trabalho, Zafar et al. (2008) avaliaram o efeito da epistasia em cinco caracteres de plântulas de trigo, em dois níveis de salinidade. Os resultados indicaram efeitos significativos da epistasia para todos os caracteres estudados, exceto para o comprimento da parte aérea e os autores concluíram que os efeitos epistáticos são importantes para a tolerância à salinidade em trigo no estado de plântulas.

Em outras culturas, tais como o tabaco (*Nicotiana rústica*), capim mole africano (*Eragrostis tef* Zucc Trotter), colza (*Brassica napus ssp*. rapifera) (Swedes), entre outras, o método TTC também tem sido utilizado para o estudo da herança de diferentes caracteres de importância agronômica. Os resultados obtidos nesses trabalhos indicam que o TTC representa um método adequado para o estudo dos efeitos aditivos, dominantes e epistáticos de caracteres quantitativos. Neste sentido, Pooni, Jinks e Jayasekara (1978) estudaram os efeitos epistáticos em duas populações de tabaco e os resultados das análises realizados indicaram que a epistasia foi significativa apenas para uma das duas populações. Os autores concluíram que o TTC forneceu estimativas satisfatórias da variância genética nas duas populações, mesmo

para aqueles caracteres que apresentaram interações epistáticas. Ramsay, Bradshawi e Kearsey (1994) estudaram o controle genético da produção de matéria seca e verde na cultura da colza e concluíram que a porcentagem de matéria seca está sob o controle dos efeitos aditivos, enquanto que a porcentagem de matéria verde é controlado pelos efeitos aditivos e de dominância. Além disso, eles indicaram que o efeito epistático não foi o principal componente da variância genética da produção de matéria seca e seus componentes nessa cultura, porém que é necessário realizar outras pesquisas para obter conclusões mais consistentes. Em uma população de capim mole africano foi estudado o tipo de ação gênica envolvido na herança da produção de grãos e seus componentes e de outros caracteres agronômicos úteis nos programas de melhoramento genético dessa cultura. Em geral, foram detectados efeitos epistáticos significativos para a maioria dos caracteres estudados (TEFERA; PEAT, 1997).

Desse modo, pode-se notar que o método TTC e suas modificações têm sido empregados em diversas culturas com diferentes sistemas de reprodução, demonstrando assim que a metodologia é muito versátil.

2.1.4 Emprego do método TTC em Milho

Os modelos genético-estatísticos incluindo efeitos epistáticos têm sido usados em estudos de herança para diversos caracteres quantitativos em milho. Parte desses estudos têm indicado que a epistasia não é um componente importante na variabilidade genética nas populações (EBERHART et al., 1966; CHI; EBERHART; PENNY, 1969; SILVA; HALLAUER, 1975; WOLF; PETERNELLI; HALLAUER, 2000; HINZE; LAMKEY, 2003; MIHALJEVIC; UTZ; MELCHINGER, 2005). Porém, outros estudos têm mostrado que os efeitos epistáticos desempenham um papel importante na herança de diversos caracteres nessa cultura (BAUMAN, 1959; LAMKEY; SCHNICKER; MELCHINGER, 1995; WOLF; HALLAUER, 1997; CEBALLOS et al., 1998; ETA-NDU; OPENSHAW 1999; SOFI; RATHER; VENKATESH, 2006).

Em milho, o delineamento genético TTC tem sido utilizado para detectar epistasia nas populações, baseado em dados de desempenho *per se* (WOLF; HALLAUER, 1997)

e em dados de testecrosses (ETA-NDU; OPENSHAW, 1999; SILVA, 2011). Visando determinar se os efeitos epistáticos contribuíram significativamente para a performance de um híbrido simples, Wolf e Hallauer (1997) avaliaram 300 progênies de retrocruzamentos em cinco ambientes, utilizando diferentes caracteres. Os autores verificaram que a epistasia aditiva x aditiva foi significativa para os caracteres comprimento de espiga, número de fileira espiga^{-1}, altura da espiga e para o florescimento masculino e feminino. Para a produção de grãos apenas os efeitos epistáticos do tipo aditivo x dominante e/ou dominante x dominante foram detectados. Os efeitos epistáticos não aditivos (aditivo x dominante e/ou dominante x dominante) também foram significativos para os caracteres diâmetro de sabugo, comprimento de espiga, número de fileiras espiga^{-1}, altura de planta e da espiga, florescimento feminino e intervalo de florescimento masculino e feminino. O efeito da interação da epistasia aditiva x aditiva x ambientes foi significativa para produção de grãos, comprimento de espiga, prolificidade, plantas sem espigas, acamamento de raiz e espigas penduradas. Eles concluíram que a presença de efeitos epistáticos favoráveis podem ter contribuído para expressão da heterose e poderia explicar o bom desempenho desse híbrido simples amplamente cultivado nos EUA.

Sofi, Rather e Venkatesh (2006) estimaram os efeitos epistáticos sobre a produção de grãos e sobre os componentes da produção peso de 100 sementes, comprimento de espiga, diâmetro de espiga, número de fileiras espiga^{-1} e o índice de colheita. Detectaram a presença de epistasia para todos os caracteres avaliados, exceto para peso de 100 sementes, com predominância da epistasia do tipo aditiva x dominante e/ou dominante x dominante. Sofi (2007) avaliou três caracteres do pendão (número de ramificações do pendão, comprimento do pendão, peso do pendão) e três caracteres da espiga (altura, comprimento e diâmetro da espiga) em dois locais. Foi detectada a presença de epistasia para todos os caracteres avaliados. Na maioria dos caracteres a magnitude da epistasia do tipo aditiva x dominante e/ou dominante x dominante foram superiores à epistasia do tipo aditiva x aditiva. No entanto, a epistasia do tipo aditiva x aditiva interagiu mais com os ambientes, mostrando ser mais propensa às variações ambientais.

Estudando a base genética da tolerância à salinidade em milho, Khan e McNeilly (2005) observaram que os efeitos epistáticos foram importantes na herança da tolerância à salinidade nas progênies de milho no estágio de plântulas. Os efeitos epistáticos aditivo x aditivo foram mais importantes para o comprimento absoluto e relativo das raízes sob estresse salino. A ausência da epistasia do tipo aditiva x dominante e/ou dominante x dominante para os comprimentos absoluto e relativo das raízes, indicaram que esses tipos de interações não estavam presentes ou eram de magnitude relativamente pequena no controle genético da tolerância à salinidade. Nesse estudo, os autores concluíram que a tolerância à salinidade é um caráter complexo, predominando efeitos não aditivos no seu controle.

Eta-Ndu e Openshaw (1999) propuseram uma modificação do TTC de Kearsey e Jinks (1968) para testar a epistasia a partir de testecrosses, utilizando duas linhagens endogâmicas divergentes. Seguindo essa modificação eles analisaram a importância da epistasia em dois híbridos simples de milho e verificaram a presença de epistasia para produção de grãos, em duas populações de testecrosses. Verificaram, também, a presença de efeitos de interação epistasia x testador, indicando que a presença desta depende do testador utilizado.

Recentemente, Namayandeh et al. (2011) utilizaram uma modificação do método TTC para estudar a herança da resistência do milho ao carvão comum, uma doença do milho causada pelo fungo *Ustilago maydis*, que é de grande importância em regiões tropicais mundiais. Os autores concluíram que a variância epistática é um componente importante no controle genético da resistência do milho a essa doença.

Apesar de serem poucos os trabalhos reportados na literatura utilizando o TTC em milho, os estudos indicam que o método e suas modificações têm sido empregados para detectar a presença da epistasia em diversos caracteres de importância agronômica nessa cultura. Para a maioria dos caracteres analisados reportados neste item, foram detectados efeitos epistáticos, sugerindo, portanto, que o modelo aditivo dominante não é suficiente para descrever a variação genética presentes nesses caracteres. Esses resultados contribuem para aperfeiçoar o conhecimento sobre a arquitetura genética dos caracteres de interesse para os melhoristas de milho, o que

pode melhorar no futuro a eficiência nos programas de melhoramento genético nesta cultura.

2.1.5 Implicações da epistasia no melhoramento de milho

Estudos recentes têm mostrado que os efeitos epistáticos podem ser importantes na expressão e variação genética de caracteres de interesse para o melhoramento genético do milho (WOLF; HALLAUER, 1997; ETA-NDU; OPENSHAW, 1999; KHAN; McNEILLY, 2005; SOFI; RATHER; VENKATESH, 2006; SILVA, 2011). Uma das implicações da epistasia para os programas de melhoramento de plantas é que na sua presença as estimativas dos componentes de variância genética estarão viesadas, caso esse efeito não seja considerado no modelo, resultando, consequentemente, em interpretações erradas das estimativas de parâmetros genéticos importantes, como coeficiente de herdabilidade e resposta esperada com a seleção (ETA-NDU; OPENSHAW, 1999). A existência de um grande arranjo de interações gênicas em um sistema poligênico causa superestimação ou subestimação nos coeficientes de herdabilidade introduzindo, portanto, um viés adicional aos ganhos preditos com a seleção. Isso prejudica a eficiência dos programas de melhoramento que buscam a exploração da variância genética aditiva e de dominância (SOFI; RATHER; WARSI, 2007). Segundo Khan e McNeilly (2005), os vieses ocasionados pela presença de epistasia nas estimativas da variância genética aditiva e de dominância são de dimensões desconhecidas.

De acordo com Lamkey, Schnicker e Melchinger (1995), a presença de epistasia em linhagens de milho não deve afetar significantemente os programas de desenvolvimento de híbridos. Isso porque durante o processo de obtenção das linhagens é realizada a avaliação destas em testecrosses com linhagens elites. Assim, combinações epistáticas favoráveis podem ser fixadas no processo final de obtenção dessas linhagens, as quais teriam boa capacidade específica de combinação.

A epistasia do tipo aditiva x aditiva é explorada na seleção de linhagens endogâmicas enquanto que a epistasia aditiva x dominante e/ou dominante x dominante na seleção de híbridos. No entanto, todos os tipos de epistasia podem ser explorados

tanto no melhoramento intra quanto no inter-populacional (SOFI; RATHER; WARSI, 2007). Sofi (2007) avaliou três caracteres do pendão e três da espiga e detectou a presença da epistasia em todos eles, sendo a variância aditiva e de dominância significativos para os caracteres avaliados. De acordo com o autor, a resposta à seleção deveria ser esperada devido à maior contribuição da variância genética aditiva para a maioria dos caracteres, mas, no entanto, a presença da epistasia implica que essa resposta não deve ser evidente em gerações iniciais, devido a que ainda não se tem disponível uma metodologia que permita identificar os genótipos que apresentem alto nível de epistasia aditiva x aditiva nas gerações segregantes inicias. Nesse caso, o processo de seleção das linhagens superiores deve ser prorrogado a gerações posteriores, quando sejam atingidos níveis intermediários ou altos de homozigosis, baseando a seleção no desempenho dos testecrosses produzidos com linhagens elites.

O desenvolvimento de populações base a partir do cruzamento de linhagens aparentadas, linhagens do mesmo grupo heterótico ou linhagens elites recicladas para formar novas populações base, propiciará a manutenção e acúmulo de combinações epistáticas favoráveis nessas populações (WOLF; HALLAUER, 1997). Estudos em milho têm indicado que os principais componentes da heterose são a dispersão de alelos dominantes junto com efeitos epistáticos complementares. A presença de efeitos epistáticos positivos pode contribuir significantemente para expressão da heterose e, eventualmente, poderiam ser o principal fator que explicam a elevada heterose em milho (SOFI; RATHER; WARSI, 2007).

Em populações pequenas ou de estreita base genética, a epistasia é considerada um dos principais fatores para a manutenção da variância genética. Tabanao e Bernardo (2005) avaliaram quatro populações de estreita base genética geradas pelo cruzamento de oito genitores relacionados, utilizando um esquema de cruzamentos hierárquico para produzir populações com diferentes número de genitores, sendo 1, 2, 4 e 8 os números de genitores utilizados para formar as populações 1, 2, 3 e 4, respectivamente. O objetivo desse trabalho foi verificar se a variância genética em milho decresce a medida que o número de genitores diminui, como o esperado segundo o modelo genético aditivo. Os autores determinaram que a variância genética detectada na população 3 (N=4) para a produção de grãos e na população 2 (N=2) para altura de

espiga foi aproximadamente igual à variância genética estimada para N=∞. Os autores indicaram que essa magnitude de variância genética inesperada para essas duas populações sugere a liberação de variância aditiva, devido à fixação de locos epistáticos. Dessa forma, a variância genética, particularmente para a produção de grãos, não se comportou segundo o esperado do modelo genético aditivo. Em um programa de seleção recorrente onde apenas cinco progênies foram recombinadas, Guzman e Lamkey (2000) não encontraram redução significativa na variância genética aditiva para a produção de grãos de milho após cinco gerações. Eles explicaram que epistasia foi o motivo mais provável para a manutenção da variância genética no curto prazo. Rasmusson e Phillips (1997) comentaram que o contínuo sucesso da resposta à seleção obtida nos programas de melhoramento é devido à epistasia. Além disso, estudos envolvendo modelos teóricos têm demonstrado que em populações que sofreram efeito de "gargalo" ou subdivisão, a variância epistática pode ser convertida em variância genética aditiva, sobre a qual atua a seleção natural permitindo, assim, uma rápida adaptação dessa população a novos ambientes (GOODNIGHT, 1988). Dessa forma, em espécies que possuem uma base genética estreita, o componente aditivo x aditivo da variância epistática é um dos mecanismos pelo qual o progresso com a seleção é mantido nessas populações.

Em vários estudos de mapeamento de QTL têm sido detectada epistasia entre QTL para diversos caracteres (DOEBLEY; STEC; GUSTUC, 1995; ROBERTSON-HOYTA et al., 2006; CAUSSE et al., 2007; GARCIA et al., 2008; MOREIRA et al., 2009). A presença da epistasia pode ter importantes consequências no sucesso de detecção, introgressão e caracterização de genes ou regiões contendo genes (QTL) que controlam caracteres quantitativos, pois o efeito de um gene envolvido na variação desses caracteres pode ser alterado por suas interações epistáticas com o *background* genético ou com outros genes (CARLBORG; HALEY, 2004; CAUSSE et al., 2007). Purcell e Sham (2004) comentaram que como os efeitos epistáticos estão parcialmente confundidos com os efeitos aditivos nas análises considerando apenas os efeitos individuais dos locos podem conduzir à identificação de um loco associado a um caráter quantitativo (QTL) que não tenha apenas efeito principal, mas que também interage epistaticamente com outros locos ou QTL. Segundo Liu et al. (2003) e Causse et al.

(2007), isso poderia restringir os ganhos genéticos obtidos por meio da seleção assistida por marcadores moleculares e também dificultaria o isolamento desses QTL.

2.2 Material e Métodos

2.2.1 Material genético

A população utilizada neste estudo foi originada do cruzamento entre as linhagens endogâmicas L08-05F e L38-05D, as quais pertencem a grupos heteróticos distintos, apresentam divergência genética para diversos caracteres e alta capacidade específica de combinação para produção de grãos (AGUIAR et al., 2003). Essas linhagens foram obtidas pelo Programa de Melhoramento de Milho do Departamento de Genética da ESALQ/USP. A linhagem L08-05F apresenta grãos alaranjados duros e foi extraída da população IG-1, a qual foi formada a partir do cruzamento das populações BR-105 e EPB-5 com o genitor masculino do híbrido duplo BR-201. A linhagem L38-05D possui grãos amarelos dentados e foi extraída de um híbrido simples utilizado como genitor feminino na produção do híbrido duplo BR-201.

2.2.2 Obtenção das progênies de retrocruzamento

As plantas da geração F_1 obtida do cruzamento entre as linhagens endogâmicas L08-05F (L_1) e L38-05D (L_2) foram autofecundadas para gerar a população F_2. Uma amostra de 100 plantas da população F_2 foi autofecundada para dar origem a 100 progênies $F_{2:3}$, que foram retrocruzadas para ambas linhagens genitoras (L_1 e L_2) e com a geração F_1, gerando assim 300 progênies de retrocruzamentos, segundo o delineamento genético *triple test cross* (TTC) descrito por Kearsey e Jinks (1968). Os três retrocruzamentos foram obtidos em três campos isolados de despendoamento na Estação Experimental Anhembi, pertencente ao Departamento de Genética da ESALQ/USP, no ano agrícola 2007/2008. As progênies $F_{2:3}$ foram utilizadas como fêmeas e ambas linhagens genitoras e a F_1 como machos, utilizando uma relação macho/fêmeas 1:3. Para isso, foram semeadas 60 sementes de cada progênie $F_{2:3}$ e de

cada macho em uma linha de 6 m, com espaçamentos de 0,80 m entre linhas e 0,20 m entre plantas, restando, após o desbaste, 30 plantas por linha de semeadura. Para garantir que houvesse coincidência entre florescimentos, as linhas do macho foram semeadas em três épocas distintas, com cinco dias antes, no mesmo dia e cinco dias após a semeadura das linhas de fêmeas. O despendoamento foi feito de maneira manual, retirando os pendões de todas as plantas fêmeas, antes da ocorrência da antese, garantindo assim que as linhas de machos fossem a única fonte de pólen. As espigas de cada progênie foram colhidas em conjunto, debulhadas e as sementes misturadas, para posteriormente ser utilizadas na semeadura dos experimentos. Dessa maneira, foram obtidas 100 progênies de retrocruzamento com cada um dos parentais, formando assim as 300 progênies de retrocruzamento. Neste estudo, foram utilizadas progênies $F_{2:3}$ ao invés de plantas F_2, devido à maior facilidade para obtenção das progênies de retrocruzamento por meio de cruzamentos via despendoamento em campos isolados e dessa maneira, obter sementes suficientes das progênies de retrocruzamento para sua avaliação *per se* em experimentos em diversos locais e anos. É importante ressaltar que a constituição gamética das progênies $F_{2:3}$ é, em média, a mesma da planta F_2 que lhe deu origem. Dessa forma, o retrocruzamento de uma progênie $F_{2:3}$ para um genitor é geneticamente igual ao retrocruzamento da planta F_2 que a originou.

2.2.3 Procedimento experimental

2.2.3.1 Ambientes de avaliação

A avaliação experimental das progênies de retrocruzamento foi realizada nos anos agrícolas 2008/2009 e 2009/2010, em três locais no Município de Piracicaba /SP, dois localizados na Estação Experimental Anhembi e outro na Estação Experimental Caterpillar, do Departamento de Genética da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, (ESALQ/USP), utilizando duas épocas de semeadura. A primeira época de plantio correspondeu à temporada convencional de plantio comercial de milho em cada local, considerada a melhor época para a cultura na região (safra), enquanto que a

segunda época foi realizada com pelo menos 30 dias após a primeira época e foi considerada a época de safrinha. Cada combinação local x ano x época de plantio foi considerada como um ambiente distinto, totalizando 11 ambientes de avaliação (Anexo A).

2.2.3.2 Delineamento experimental

As 300 progênies provenientes dos três retrocruzamentos foram plantadas num mesmo experimento, utilizando o delineamento experimental alfa-látice 15 x 20 no esquema fatorial com dois fatores e duas repetições por ambiente. Nesse esquema, o primeiro fator correspondeu às progênies de retrocruzamentos, referentes à *i-ésima* planta F_2, (*i*=1, ..., 100) e o segundo à *l-ésima* geração de retrocruzamentos (*l*= 1, 2, 3). Cada parcela foi constituída de uma linha de 4 m semeadas com 40 sementes e após 30 dias foi realizado o desbaste, restando 20 plantas na parcela. O espaçamento entre plantas foi de 0,20 m e 0,80 m entre parcelas, para ter uma população de aproximadamente 62.500 plantas ha^{-1}.

2.2.4 Caracteres avaliados

Nos experimentos foram avaliados os seguintes caracteres:

1. Estande (E): obtido através da contagem do número total de plantas em cada parcela, efetuada na época da colheita.
2. Número de espigas por parcela (NE): número total de espigas considerando-se aquelas de tamanho igual ou superior à média da parcela. As espigas pequenas e/ou mal formadas foram agrupadas para equivaler a uma espiga de tamanho médio.
3. Produção de grãos (PG): peso total de grãos da parcela, expresso em t ha^{-1} e ajustado para 15% de umidade dos grãos e para o estande médio dos experimentos.
4. Umidade de grãos (UG): umidade, em %, mensurada em amostras retiradas de cada parcela.

5. Comprimento da espiga (CE): comprimento de cinco espigas representativas de cada parcela, em cm.
6. Diâmetro da espiga (DE): diâmetro, em cm, mensurado na parte mediana em cinco espigas de cada parcela.
7. Número de fileiras da espiga (NF): o número de fileiras de grãos em cinco espigas de cada parcela.
8. Número de grãos por fileira (NGF): o número de grãos de uma única fileira em cinco espigas de cada parcela.
9. Diâmetro do sabugo (DS): diâmetro, em cm, mensurado na parte mediana do sabugo, em cinco espigas de cada parcela.
10. Peso de 300 grãos (P300): peso, em gramas, de 300 grãos, utilizando uma balança de alta precisão.

Para medir os componentes da produção CE, DE, NFE, NGF, DS e P300 foram escolhidas cinco espigas representativas de cada parcela.

Os caracteres utilizados nas análises foram: produção de grãos (PG); prolificidade (PROL), obtida pela relação entre o NE e o E, expressa em espigas planta^{-1}; comprimento de espiga (CE); diâmetro de espiga (DE); comprimento de grãos (CG), obtido por (DE – DS)/2; número de fileiras da espiga (NFE); número de grãos por fileira (NGF) e peso de 300 grãos (P300). Para os caracteres prolificidade e produção de grãos, o estande foi utilizado como covariável nas análises, para padronização dos dados. Para as análises dos caracteres CE, DE, NFE, NGF e CG foi utilizada a média das cinco espigas avaliadas.

2.2.5 Análises estatístico-genéticas

2.2.5.1 Análises de variância

Todas as análises foram realizadas utilizando o PROC GLM do SAS (SAS INSTITUTE, 2001). Antes de proceder cada análise, foi testada a normalidade dos resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk (SAS INSTITUTE, 2001) e a homogeneidade das

variâncias dos erros entre gerações de retrocruzamento e entre os ambientes foram verificadas pelo teste de Bartlett (SNEDECOR; COCHRAN, 1989).

As análises de variância individuais foram realizadas para cada experimento de acordo com o seguinte modelo matemático, eq. (7):

$$Y_{ijkl} = \mu + p_i + r_j + b_{k(j)} + g_l + (pg)_{il} + \varepsilon_{ijkl} \quad (7)$$

em que

Y_{ijkl}: é o valor observado da *i-ésima* progênie, na *j-ésima* repetição, no *k-ésimo* bloco, na *l-ésima* geração de retrocruzamentos.

μ: é a média geral.

p_i: é o efeito aleatório da *i-ésima* progênie, com *i* = 1, 2, ..., 100.

r_j: é o efeito aleatório da *j-ésima* repetição com *j* = 1, 2.

$b_{k(j)}$: é o efeito aleatório do *k-ésimo* bloco dentro da repetição *j* com *k* = 1, 2, ..., 20.

g_l: é o efeito fixo da *l-ésima* geração de retrocruzamentos, com *l* = 1, 2,3.

$(pg)_{il}$: é o efeito aleatório da interação progênies x gerações de retrocruzamentos.

ε_{ijkl}: é o erro experimental associado à observação Y_{ijkl}.

As análises de variâncias conjuntas foram realizadas com base no seguinte modelo matemático, eq. (8):

$$Y_{ijklm} = \mu + p_i + a_m + r_{j(m)} + b_{k(jm)} + pa_{im} + g_l + (pg)_{il} + ga_{lm} + pga_{ilm} + \varepsilon_{ijklm} \quad (8)$$

em que:

Y_{ijklm}: refere-se ao valor observado da *i-ésima* progênie, na *j-ésima* repetição, no *k-ésimo* bloco, na *l-ésima* geração de retrocruzamentos e no *m-ésimo* ambiente.

μ: é a média geral.

p_i: é o efeito aleatório da *i-ésima* progênie, com *i* = 1, 2, ..., 100.

a_m: é o efeito aleatório do *m-ésimo* ambiente, com *m* = 1, 2, ..., 11.

$r_{j(m)}$: é o efeito aleatório da *j-ésima* repetição dentro do *m-ésimo* ambiente com *j* = 1, 2.

$b_{k(jm)}$: é o efeito aleatório do *k-ésimo* bloco dentro da *j-ésima* repetição e do *m-ésimo* ambiente, com *k* = 1, 2, ..., 20.

$(pa)_{im}$: é o efeito aleatório da interação entre a *i-ésima* progênie com o *m-ésimo* ambiente.

g_l: é o efeito fixo da *l-ésima* geração de retrocruzamentos, com *l* = 1, 2,3.

$(pg)_{il}$: é o efeito aleatório da interação da *i-ésima* progênie com a *l-ésima* geração de retrocruzamentos.

$(ga)_{lm}$: é o efeito aleatório da interação da *l-ésima* geração de retrocruzamentos com o *m-ésimo* ambiente.

$(pga)_{ilm}$: é o efeito aleatório da interação entre a *i-ésima* progênie com a *l-ésima* geração de retrocruzamentos com o *m-ésimo* ambiente.

ε_{ijklm}: é o erro associado à observação Y_{ijklm}.

Na derivação das esperanças dos quadrados médios e para a realização do teste *F* no modelo da análise individual e conjunta, todas as fontes de variação foram consideradas de efeito aleatório, exceto a fonte geração de retrocruzamentos, que foi considerada de efeito fixo. O esquema das análises de variância individual e conjunta com as respectivas esperanças dos quadrados médios está apresentado nas tabelas 1 e 2, respectivamente. O teste de *F* aproximado por Satterthwaite (1946) foi utilizado para testar a fonte de variação geração de retrocruzamentos e seus respectivos desdobramentos.

Tabela 1- Resumo da análise de variância individual, esperanças dos quadrados médios e testes *F*

Fonte de Variação*	G L	QM	E(QM)	*F*
Repetição (R)	*(r* – 1*)*=1	QM_1	$\sigma_e^2 + pg\sigma_{B_{(R)}}^2 + pg\sigma_R^2$	QM_1 / QM_2
Blocos/R	*r(k* – 1*)*=38	QM_2	$\sigma_e^2 + pg\sigma_{B_{(R)}}^2$	QM_2 / QM_{11}
Progênies (P)	*p* – 1=99	QM_3	$\sigma_e^2 + rg\sigma_P^2$	QM_3 / QM_{11}
Gerações de RC (G_{RC})	*g* – 1 =2	QM_4	$\sigma_e^2 + r\sigma_{PxG_{RC}}^2 + rp\sum_{l=1}^{3}\frac{G_{RC\,l}^2}{g-1}$	QM_4 / QM_7
$G_{RC1} vs G_{RC2}$ (C_1)	1	QM_5	$\sigma_e^2 + r\sigma_{Px(C_1)}^2 + rp\sum_{l=1}^{3}(C_1)^2$	QM_5/QM_8
$G_{RC1} + G_{RC2} vs 2G_{RC3}$ (C_2) (Ep_{aa})	1	QM_6	$\sigma_e^2 + r\sigma_{Px(C_2)}^2 + rp\sum(C_2)^2$	QM_6 / QM_9
PxG_{RC}	*(p* – 1*)(g* – 1*)*=198	QM_7	$\sigma_e^2 + r\sigma_{PxG_{RC}}^2$	QM_7 / QM_{11}
$Px(C_1)$ (Dominância)	*(p* – 1*)*=99	QM_8	$\sigma_e^2 + r\sigma_{Px(C_1)}^2$	QM_8 / QM_{11}
$Px(C_2)$ (Ep_{ad+dd})	*(p* – 1*)*=99	QM_9	$\sigma_e^2 + r\sigma_{Px(C_2)}^2$	QM_9 / QM_{11}
Epistasia Total	*p*=100	QM_{10}	$\sigma_e^2 + r\sum(Ep_{Total})^2 / p$	QM_{10} / QM_{11}
Resíduo	*pg(r* –1*)-rk*-1=261	QM_{11}	σ_e^2	----

k, p, r, g, referem-se ao número de blocos, progênies, repetições e gerações de retrocruzamentos, respectivamente. RC refere-se a retrocruzamentos, G_{RC1}, G_{RC2} e G_{RC3} referem-se às gerações de retrocruzamentos obtidas com os genitores L08-05F, L38-05D e com a F_1 entre essas duas linhagens, respectivamente. Ep_{aa} e Ep_{ad+dd} referem-se aos tipos de epistasia aditivo x aditivo e a epistasia de tipo não aditivo (aditivo x dominante + dominante x dominante), respectivamente.

Tabela 2 - Resumo da análise de variância conjunta, esperanças dos quadrados médios e testes *F*

(continua)

Fonte de Variação	G L	QM	E(QM)	*F*
Ambientes (E)	*e* – 1 =10	QM_1	$\sigma_e^2 + rg\,\sigma_{PE}^2 + rgp\,\sigma_E^2$	QM_1 /QM_5
Repetição (R) /E	*e(r* – 1*)*=11	QM_2	$\sigma_e^2 + pge\,\sigma_{B(r)}^2 + pge\,\sigma_R^2$	QM_2 /QM_3
Blocos /(R /E)	*er(k* – 1*)* 418	QM_3	$\sigma_e^2 + pge\,\sigma_{B/r}^2$	QM_3 /QM_{20}
Progênies (P)	*p* – 1=99	QM_4	$\sigma_e^2 + rg\,\sigma_{PE}^2 + rge\,\sigma_P^2$	QM_4 /QM_5
PxE	*(p* – 1*)(e* – 1*)*=990	QM_5	$\sigma_e^2 + rg\,\sigma_{PE}^2$	QM_5 /QM_{20}
Gerações de RC (G_{RC})	*g* – 1=2	QM_6	$\sigma_e^2 + r\sigma_{PxG_{RC}xE}^2 + re\sigma_{PxG_{RC}}^2 + rp\,\sigma_{G_{RC}xE}^2 + rpe\sum_{i=1}^{3} G_{RCl}^2 / g-1$	QM_6 /(QM_9+QM_{12}– QM_{16})
$G_{RC1} vs G_{RC2}\ (C_1)$	1	QM_7	$\sigma_e^2 + r\,\sigma_{Px(C_1)xE}^2 + re\,\sigma_{Px(C_1)}^2 + rp\,\sigma_{(C_1)xE}^2 + rpe\sum (C_1)^2$	QM_7 /(QM_{10}+QM_{13}– QM_{17})
$G_{RC1} + G_{RC2} vs 2G_{RC3} (C_2)$ (Ep_{aa})	1	QM_8	$\sigma_e^2 + r\,\sigma_{Px(C_2)xE}^2 + re\,\sigma_{Px(C_2)}^2 + rp\,\sigma_{(C_2)xE}^2 + rpe\sum (C_2)^2$	QM_8/(QM_{11}+QM_{14}– QM_{18})
$G_{RC}xE$	*(g* –1*)(e* –1*)*=20	QM_9	$\sigma_e^2 + r\sigma_{PxG_{RC}xE}^2 + rp\sigma_{G_{RC}xE}^2$	QM_9 / QM_{16}
$(C_1)xE$	*(e* – 1*)*=10	QM_{10}	$\sigma_e^2 + r\,\sigma_{Px(C_1)xE}^2 + rp\,\sigma_{(C_1)xE}^2$	QM_{10} / QM_{17}
$(C_2)xE$	*(e* – 1*)*=10	QM_{11}	$\sigma_e^2 + r\,e\,\sigma_{Px(C_2)xE}^2 + rp\,\sigma_{(C_2)xE}^2$	QM_{11} / QM_{18}

Tabela 2 - Resumo da análise de variância conjunta, esperanças dos quadrados médios e testes *F*

(conclusão)

Fonte de Variação	G L	QM	E(QM)	*F*
PxG_{RC}	$(p-1)(g-1)$=198	QM_{12}	$\sigma_e^2 + r\sigma^2_{PxG_{RC}xE} + re\sigma^2_{PxG_{RC}}$	QM_{12} / QM_{16}
$Px(C_1)$ (Dominância)	$(p-1)$=99	QM_{13}	$\sigma_e^2 + r\sigma^2_{Px(C_1)xE} + re\sigma^2_{Px(C_1)}$	QM_{13}/ QM_{17}
$Px(C_2)$ (Ep_{ad+dd})	$(p-1)$=99	QM_{14}	$\sigma_e^2 + r\sigma^2_{Px(C_2)xE} + re\sigma^2_{Px(C_2)}$	QM_{14}/QM_{18}
Epistasia total (Ep_{Total})	p=100	QM_{15}	$\sigma_e^2 + r\sigma^2_{(Ep_T)xE} + re\sum(Ep_{Total})^2/p$	QM_{15}/ QM_{19}
$PxG_{RC}xE$	$(p-1)(g-1)(e-1)$ =1980	QM_{16}	$\sigma_e^2 + r\sigma^2_{PxG_{RC}xE}$	QM_{16} / QM_{20}
$Px(C_1)xE$	$(p-1)(e-1)$=990	QM_{17}	$\sigma_e^2 + r\sigma^2_{Px(C_1)xE}$	QM_{17}/ QM_{20}
$Px(C_2)xE$	$(p-1)(e-1)$=990	QM_{18}	$\sigma_e^2 + r\sigma^2_{Px(C_2)xE}$	QM_{18}/ QM_{20}
$Ep_{Total}xE$	$p(e-1)$=1000	QM_{19}	$\sigma_e^2 + r\sigma^2_{(Ep_{Total})xE}$	QM_{19}/ QM_{20}
Resíduo	$e[pg(r-1)-(rk-1)]$ =2871	QM_{20}	σ_e^2	----

e, k, p, r e *g* referem-se ao número de ambientes, blocos, progênies, repetições e gerações de retrocruzamentos, respectivamente. RC refere-se a retrocruzamentos, G_{RC1}, G_{RC2} e G_{RC3} referem-se às gerações de retrocruzamentos obtidas com os genitores L08-05F, L38-05D e com a F_1 dessas duas linhagens, respectivamente. Ep_{aa} e Ep_{ad+dd} referem-se aos tipos de epistasia aditivo x aditivo e não aditivo (aditivo x dominante e/ou dominante x dominante), respectivamente.

2.2.5.2 Estimativas de epistasia

Antes das análises para a detecção da epistasia nos diferentes caracteres, foi testada a homogeneidade das variâncias dos resíduos entre as gerações de retrocruzamentos, utilizando o teste de Bartlett ($p \leq 0,05$) (SNEDECOR; COCHRAN, 1989), o qual indicou homogeneidade para todos os caracteres. A presença da epistasia e suas interações com os ambientes foram testadas na análise de variância do delineamento TTC, através da decomposição das fontes de variação gerações de retrocruzamentos (G_{RC}), progênies x gerações de retrocruzamentos (PxG_{RC}), gerações de retrocruzamentos x ambientes ($G_{RC}xE$) e progênies x gerações de retrocruzamentos x ambientes ($PxG_{RC}xE$). A fonte de variação (G_{RC}) foi decomposta em dois contrastes ortogonais, $C_1 = G_{RC1} vs G_{RC2}$ e $C_2 = G_{RC1} + G_{RC2} vs 2G_{RC3}$, em que o contraste C_1 testou as diferenças entre as médias dos retrocruzamentos de ambas as linhagens genitoras que originaram a população em estudo e o contraste C_2 testou o efeito da epistasia aditiva x aditiva (Ep_{aa}). A fonte de variação (PxG_{RC}) também foi decomposta em dois contrastes ortogonais, $Px(C_1)$ e $Px(C_2)$, onde o primeiro testa a variação dos efeitos de dominância e o segundo a variação dos efeitos da epistasia não aditiva (Ep_{ad+dd}), ou seja, os demais tipos de epistasia (os efeitos epistáticos aditivo x dominante e/ou dominante x dominante). A somatória das somas de quadrados das fontes de variação C_2 e $Px(C_2)$ foram calculadas para obter a soma de quadrados da epistasia total $[SQ(Ep_{Total})]$.

As interações da epistasia aditiva x aditiva x ambientes $[(C_2)xE]$ e da epistasia não aditiva com ambientes $[Px(C_2)xE]$ foram obtidas do desdobramento das fontes de variação $G_{RC}xE$ e $PxG_{RC}xE$, respectivamente. A somatória das somas de quadrados das fontes de variação $(C_2)xE$ e $Px(C_2)xE$ forneceram a soma de quadrados para testar a interação epistasia total x ambientes ($Ep_{Total}xE$).

Os testes *F* para epistasia aditiva x aditiva ($F_{Ep_{aa}}$), epistasia não aditiva ($F_{Ep_{ad+dd}}$) (aditiva x dominante e/ou dominante x dominante) e para epistasia total ($F_{Ep_{Total}}$) na população foram realizados da seguinte maneira: eq. (9, 10 e 11, respectivamente):

$$F_{Ep_{aa}} = QM_{C_2}/(QM_{(C_2)xE} + QM_{Px(C_2)} - QM_{Px(C_2)xE}) \quad (9)$$

$$F_{(EPad+dd)} = QM_{Px(C_2)}/QM_{Erro} \quad (10)$$

$$F_{(EP_{Total})} = QM_{Ep_{Total}}/QM_{Erro} \quad (11)$$

em que, QM_{C_2}, $QM_{(C_2)xE}$, $QM_{Px(C_2)}$ e $QM_{Px(C_2)xE}$ correspondem aos quadrados médios do contraste C_2, do contraste C_2 x ambientes, do efeito de interação entre progênies com o contraste C_2 e da interação tripla entre progênies x C_2 x ambientes, respectivamente; QM_{Erro} é o quadrado médio do erro da análise conjunta. No teste de *F* para epistasia não aditiva e para epistasia total foi considerado o QM_{Erro}, uma vez que as fontes de variação $QM_{Px(C_2)xE}$ e $Ep_{Total}xE$ não foram significativa, as quais seriam os divisores apropriados para testar os efeitos de epistasia não aditiva e de epistasia total, respectivamente.

Os graus de liberdade do denominador apropriado para testar os efeitos da epistasia aditiva x aditiva foram calculados segundo o procedimento de Satterthwaite (1946).

Também foram calculados os testes *F* para as interações dos efeitos epistáticos com os ambientes. O testes *F* para a interação da epistasia aditiva x aditiva x ambientes $[F_{(Ep_{aa}xE)}]$, para a interação da epistasia não aditiva x ambientes $[F_{(Ep_{ad+dd}xE)}]$ e para estimar o efeito da interação da epistasia total x ambientes $[F_{(Ep_{Total}xE)}]$ foram realizado da seguinte maneira: eq. (12, 13 e 14, respectivamente):

$$F_{(Ep_{aa}xE)} = QM_{(C_2)xE}/QM_{Erro} \quad (12)$$

$$F_{(Ep_{ad+dd}xE)} = QM_{Px(C_2)xE}/QM_{Erro} \quad (13)$$

$$F_{(Ep_{Total})} = QM_{(Ep_{Total})xE}/QM_{Erro} \quad (14)$$

sendo definidos os elementos dessas equações anteriormente.

No teste de *F* realizado para a interação da epistasia aditiva x aditiva x ambientes, o QM_{Erro} foi considerado como divisor apropriado para essa fonte de variação, uma vez que a fonte de variação $Px(C_2)xE$ não foi significativa.

Os contrastes ortogonais C_2 e $Px(C_2)$ obtidos nas análises da variância e que fornecem as somas de quadrados necessária para testar, respectivamente, os efeitos da epistasia aditiva x aditiva e da epistasia aditiva x dominante e/ou dominante x dominante, correspondem às equações propostas por Kersey e Pooni (1998) (Anexo B).

2.2.5.3 Estimativas de efeitos epistáticos em cada planta F_2

Uma vez confirmada a presença da epistasia segundo as análises de variância do delineamento TTC realizado para os diferentes caracteres, os efeitos epistáticos (I_i) foram estimados para a *i-ésima* planta F_2, conforme sugerido por Kearsey e Jinks (1968), utilizando o seguinte contraste, eq. (15):

$$I_i = \overline{G}_{RC1i} + \overline{G}_{RC_{2i}} - 2\overline{G}_{RC_{3i}} \qquad (15)$$

em que, I_i é o efeito epistático da progênie de retrocruzamento referente à *i-ésima* planta *F_2*, sendo igual a zero na ausência de epistasia, $\overline{G}_{RC_{1i}}$, $\overline{G}_{RC_{2i}}$ e $\overline{G}_{RC_{3i}}$ referem-se a média geral do retrocruzamento da *i-ésima* planta F_2 para o genitor L_1 (L08-05F), para o genitor L_2 (L38-05D) e para a geração F_1 (L08-05F x L38-05D), respectivamente.

Para testar a epistasia em cada planta F_2 foi utilizado o teste *t*, da seguinte maneira, eq. (16) (ETA-NDU; OPENSHAW, 1999):

$$t_i = \left|\overline{G}_{RC_{1i}} + \overline{G}_{RC_{2i}} - 2\overline{G}_{RC_{3i}}\right| \Big/ \sqrt{(6QM_{Erro}/re)} \qquad (16)$$

em que *t* é o teste-*t* bi-caudal para o efeito de epistasia de cada planta F_2, o numerador é o valor absoluto do contraste epistático ($\left|\overline{G}_{RC_{1i}} + \overline{G}_{RC_{2i}} - 2\overline{G}_{RC_{3i}}\right|$) e refere-se à contribuição epistática da *i-ésima* planta F_2, QM_{Erro} é o quadrado médio do erro da análise de variância conjunta, *r* e *e* são o número de repetições e de ambientes, respectivamente e 6 é igual a soma dos coeficientes de cada grupo de progênies de retrocruzamentos elevados ao quadrado.

2.2.5.4 Estimativas dos componentes de variância

A partir das esperanças matemáticas dos quadrados médios da análise de variância conjunta, seguindo os procedimentos propostos por Searle, Casela e MacCulloch (1992), foram estimados os seguintes componentes da variância, eq. (17, 18, 19, 20):

$$\hat{\sigma}^2_P = (QM_P - QM_{PxE})/reg \tag{17}$$

$$\hat{\sigma}^2_{PxE} = (QM_{PxE} - QM_{PxG_{RC}xE})/rg \tag{18}$$

$$\hat{\sigma}^2_{Px(C_1)} = (QM_{Px(C_1)} - QM_{Px(C_1)xE})/re \tag{19}$$

$$\hat{\sigma}^2_{Px(C_1)xE} = (QM_{Px(C_1)xE} - QM_{Erro})/r \tag{20}$$

em que $\hat{\sigma}^2_P$, $\hat{\sigma}^2_{PxE}$, $\hat{\sigma}^2_{Px(C_1)}$ e $\hat{\sigma}^2_{Px(C_1)xE}$ referem-se, respectivamente, à variância genética de progênies de retrocruzamentos, variância do efeito de interação progênies de retrocruzamentos com os ambientes, variância do efeito de interação progênies de retrocruzamentos com o contraste C_1 e do efeito de interação progênies de retrocruzamentos x C_1 x ambientes; QM_P, QM_{PxE}, $QM_{PxG_{RC}xE}$, $QM_{Px(C_1)}$, $QM_{Px(C_1)xE}$ e QM_{Erro} referem-se aos quadrados médios das fontes de variação progênies, progênies x ambientes, progênies x gerações de retrocruzamentos x ambientes, progênies x C_1, progênies x C_1 x ambientes e do erro segundo a análise de variância conjunta, respectivamente; os coeficientes *r*, *e* e *g*, referem-se ao número de repetições, de ambientes e gerações de retrocruzamentos, respectivamente.

As estimativas das variâncias genética aditiva ($\hat{\sigma}^2_A$), variância de dominância ($\hat{\sigma}^2_D$) e suas interações com ambientes ($\hat{\sigma}^2_{AxE};\hat{\sigma}^2_{DxE}$) foram obtidas segundo Hallauer e Miranda Filho (1988) pelas eq. (21, 22, 23 e 24), respectivamente:

Variância genética aditiva ($\hat{\sigma}^2_A$):

$$\hat{\sigma}^2_P = (1/4)(\hat{\sigma}^2_A) \Rightarrow \hat{\sigma}^2_A = 4\hat{\sigma}^2_P \tag{21}$$

$$\hat{\sigma}^2_D = \hat{\sigma}^2_{Px(C_1)} \tag{22}$$

$$\hat{\sigma}^2_{PxE} = (1/4)(\hat{\sigma}^2_{AxE}) \Rightarrow \hat{\sigma}^2_{AxE} = 4(\hat{\sigma}^2_{PxE}) \quad (23)$$

$$\hat{\sigma}^2_{DxE} = \hat{\sigma}^2_{Px(C_1)xE} \quad (24)$$

Foram estimados os coeficiente de herdabilidade em nível de médias de progênies de retrocruzamentos ($\hat{h}^2_{\bar{P}}$) e em nível de plantas F_2, no sentido amplo ($\hat{h}^2_{F_2a}$) e restrito ($\hat{h}^2_{F_2r}$), pelas eq. (25, 26 e 27), respectivamente:

$$\hat{h}^2_{\bar{P}} = \hat{\sigma}^2_{P} \big/ \hat{\sigma}^2_{\bar{F}_P} \quad (25)$$

$$\hat{h}^2_{F_2a} = \hat{\sigma}^2_{G} \big/ \hat{\sigma}^2_{F_{Pt}} \quad (26)$$

$$\hat{h}^2_{F_2r} = \hat{\sigma}^2_{A} \big/ \hat{\sigma}^2_{F_{Pt}} \quad (27)$$

em que $\hat{\sigma}^2_{\bar{F}_P}$ é a variância fenotípica com base em média de progênies, sendo estimada pela eq. (28); $\hat{\sigma}^2_{G}$ é a variância genética, estimada pela eq. (29) e $\hat{\sigma}^2_{F_{Pt}}$ é a variância fenotípica em nível de planta, estimada pela eq. (30):

$$\hat{\sigma}^2_{\bar{F}_P} = QM_P/rge \quad (28)$$

$$\hat{\sigma}^2_{G} = \hat{\sigma}^2_{A} + \hat{\sigma}^2_{D} \quad (29)$$

$$\hat{\sigma}^2_{F_{Pt}} = \hat{\sigma}^2_{A} + \hat{\sigma}^2_{D} + \hat{\sigma}^2_{AxE} + \hat{\sigma}^2_{DxE} + \hat{\sigma}^2_{e} \quad (30)$$

Foram estimados intervalos de confiança para as estimativas dos componentes da variância e grau médio de dominância a 0,95 de probabilidade, seguindo os procedimentos sugeridos por Burdick e Graybill (1992), (eq. 31 e 32, respectivamente) e para o coeficiente de herdabilidade em nível de médias de progênies e em nível de plantas F_2, seguindo os procedimentos apresentados por Knapp Stroup e Ross (1985) (eq. 33) e Falconer e Mackay (1996) (eq. 34), respectivamente. Os intervalos de confiança foram utilizados na comparação das estimativas dos componentes de variância e dos coeficientes de herdabilidade. Duas estimativas foram consideradas

diferentes entre si ($p \leq 0,05$), somente quando nenhuma delas estivesse dentro do intervalo de confiança da outra.

$$IC(\hat{\sigma}^2) = \frac{nt\hat{\sigma}^2}{x^2_{nt0,975}} \leq \hat{\sigma}^2 \leq \frac{nt\hat{\sigma}^2}{x^2_{nt0,025}} \quad (31)$$

sendo *nt* o número de graus de liberdade associado à estimativa do componente de variância $(\hat{\sigma}^2)$, calculados segundo a expressão de Satterthwaite (1946). $X^2_{nt0,975}$ e $X^2_{nt0,025}$ referem-se ao valor tabelado de X^2 com *nt* graus de liberdade, ao nível de probabilidade de 0,975 e 0,025, respectivamente.

$$IC(\hat{\bar{d}})_{0.95} = \sqrt{\frac{M_1}{M_{2(F0,975n_1;n_2)}}} \leq \hat{\bar{d}} \leq \sqrt{\frac{M_1}{M_{2(F0,025n_1;n_2)}}} \quad (32)$$

em que:

$M_1 = (QM_{Px(C_1)} - QM_{Px(C_1)xE})$, $M_2 = (QM_P - QM_{PxE})$ e $F0,975n_1;n_2$ e $F0,025n_1;n_2$ referem-se ao valor tabelado de *F* a 0,975 e 0,025 de probabilidade, respectivamente, com n_1 e n_2 graus de liberdade associados aos componentes M_1 e M_2, respectivamente, estimados pela expressão de Satterthwaite (1946).

$$IC(\hat{h}^2_P)_{0.95} = \left\{ 1 - \frac{1}{\left[QM_P / QM_{PxE} \right] F0,975GL_1;GL_2} \leq \hat{h}^2_P \leq 1 - \frac{1}{\left[QM_P / QM_{PxE} \right] F0,025GL_1;GL_2} \right\} \quad (33)$$

sendo que $F0,975GL_1:GL_2$ e $F0,975GL_1:GL_2$ referem-se ao valor tabelado de *F* a 0,975 e 0,025 de probabilidade, respectivamente, com os graus de liberdade associados as progênies de retrocruzamentos referentes a plantas F_2 (GL_1) e à fonte de variação da interação plantas F_2 x ambientes (GL_2), estimados segundo o procedimento de Satterthwaite (1946).

$$IC(\hat{h}^2_{F_2})_{0.95} = [\sqrt{(\hat{h}^2_{F_2} x16)/n} - \hat{h}^2_{F_2}] \leq \hat{h}^2_{F_2} \leq [\sqrt{(\hat{h}^2_{F_2} x16)/n} + \hat{h}^2_{F_2}] \quad (34)$$

em que n é o número total de observações utilizadas para estimativa da herdabilidade em nível de plantas.

2.3 Resultados e Discussão

2.3.1 Análises de variâncias e médias dos retrocruzamentos

Nas análises de variâncias individuais foram detectadas diferenças altamente significativas entre as progênies de retrocruzamentos para todos os caracteres em todos os ambientes de avaliação (Anexos C-1 a C-11), demonstrando a presença de variabilidade genética na população. Um comportamento similar foi observado para as gerações de retrocruzamentos, que diferiram significativamente de zero ($p \leq 0,01$ ou $p \leq 0,05$) para todos os caracteres na maioria dos ambientes, indicando que houve diferenças entre as médias das gerações de retrocruzamentos. As interações progênies x gerações de retrocruzamentos (PxG_{RC}) foram significativas ($p \leq 0,01$ ou $p \leq 0,05$) para todos os caracteres na maioria dos ambientes (Anexos C-1 a C-11), indicando que, em geral, as progênies apresentaram performances diferenciais nas três gerações de retrocruzamentos.

Nas análises de variância conjunta foram detectadas diferenças altamente significativas para ambientes (*E*), progênies (*P*) e progênies x ambientes (PxE) para todos os caracteres analisados (Tabela 3), indicando respectivamente, elevada variação entre os ambientes de avaliação, variabilidade genética na população e comportamento diferencial das progênies de retrocruzamentos nos diferentes ambientes. Também foram verificadas diferenças significativas ($p<0,01$ ou $p<0,05$) para a fonte de variação gerações de retrocruzamentos (G_{RC}) para todos os caracteres, exceto para prolificidade (PROL), comprimento de grãos (CGr) e peso de 300 grãos (P300). A interação gerações de retrocruzamentos x ambientes $(G_{RC}xE)$ foi significativamente diferente de zero ($p<0,01$) para todos os caracteres, exceto para número de fileiras (NF), mostrando que a performance das gerações de retrocruzamentos não se manteve através dos ambientes de avaliação (Tabela 3).

O comportamento diferencial das progênies e das gerações de retrocruzamentos através dos ambientes, estimado por meio dos nove caracteres analisados no estudo, são uma evidencia da elevada influência que tem a condição do ambiente sob a expressão fenotípica de caracteres quantitativos. Esses resultados eram esperados,

devido às diferenças detectadas nos ambientes utilizados para os ensaios de avaliação. Em geral, os ambientes mais favoráveis para o desenvolvimento dos genótipos foram aqueles onde os plantios foram realizados na primeira época, sendo a produção altamente dependente da quantidade e distribuição das precipitações e da quantidade de radiação interceptada pela cultura durante o ciclo de desenvolvimento. Assim, os resultados demonstram a eficácia de utilizar épocas de plantio para representar ambientes de avaliação divergentes dentro de um mesmo local.

Nas análises de variâncias conjuntas também foram detectadas diferenças altamente significativa para a interação PxG_{RC} para todos os caracteres, sugerindo que as progênies se comportam de maneira diferencial nas diferentes gerações de retrocruzamentos. No entanto, esse comportamento diferencial das progênies nas diferentes gerações de retrocruzamentos se manteve através dos ambientes de avaliação, uma vez que não foram observadas diferenças significativas para as interações triplas progênies x gerações de retrocruzamentos x ambientes $(PxG_{RC}xE)$ em todos os caracteres (Tabela 3). Os coeficientes de variação experimental (CV%) nas análises em nível de ambientes para produção de grãos (PG) variaram de 13,41% (Ambiente 7) a 20,75% (Ambiente 4), entanto que na análise conjunta foi observado um CV de 17,53% (Anexos C-1 a C-11 e Tabela 3). Da mesma forma que para PG, os demais CVs (Anexos C-1 a C-11 e Tabela 3) estão dentro dos valores considerados apropriados para os caracteres avaliados (HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988; SILVA et al., 2004; BENTO, 2006; ASANTOS, 2008; BELICUAS, 2009).

Diferenças significativas foram observadas entre as médias dos retrocruzamentos de L-08-05F, L-38-05D e da F1 para todos os caracteres, exceto para PG no ambiente 5, PROL nos ambientes 2, 3, 4, 6, 9 e 10, NGF nos ambientes 1 e 3, CGr nos ambientes 2, 3 e 8 e para P300 nos ambientes 2, 8, 10 e 11 (Anexos C-1 a C-11). Em geral, a geração de retrocruzamentos com a linhagem L-08-05F (G_{RC_1}) apresentou maior PG, comprimento espigas (CE) e diâmetro de espigas (DE), DS, NF e número de grãos por fileira (NGF), comparado com os retrocruzamentos realizados com o genitor

Tabela 3 - Quadrados médios e respectivas significâncias (teste *F*), médias e coeficientes de variação das análises de variâncias conjunta em 11 ambientes de avaliação segundo o delineamento *triple test cross* (TTC) para a produção de grãos (PG) e seus componentes

(continua)

Fonte de Variação	GL	Quadrados Médios (QM)								
		PG	Prol[1]	CE	DE[1]	DS[2]	NF	NGF	CGr[2]	P300
		(t ha^{-1})	(Nº)	(cm)	(cm)	(cm)	(Nº)	(Nº)	(cm)	(g)
Ambientes (E)	10	1142,83 **	53,84 **	262,96 **	168,62 **	87,52 **	21,60 **	1287,99 **	332,32 **	46410,58 **
Repetições/E (Rep/E)	11	12,82 **	3,02 **	21,80 **	17,23 **	137,49 **	2,60 **	284,97 **	46,93 **	840,88 **
Blocos(Rep/E)	418	3,39 **	0,25 **	0,96 **	0,45 **	0,84 **	0,54 **	9,25 **	0,73 **	84,43 **
Progênies (P)	99	42,08 **	1,43 **	16,76 **	6,44 **	35,81 **	14,62 **	135,48 **	4,19 **	1022,59 **
P x E	990	2,19 **	0,20 **	0,80 **	0,34 **	0,75 **	0,55 **	7,84 **	0,59 **	69,98 **
Gerações de RC (G_{RC})	2	82,00 *	0,86 ns	241,01 **	34,78 **	412,69 **	111,04 **	296,03 **	2,70 ns	290,46 ns
G_{RC_1} vs G_{RC_2} (C_1)	1	151,69 ns	1,17 ns	480,36 **	68,38 **	762,28 **	220,13 **	554,49 *	0,59 ns	348,12 ns
$G_{RC_1} + G_{RC_2} - 2G_{RC_3}$ (C_2) (*Epistasia*$_{aa}$)	1	12,32 ns	0,50 ns	1,62 ns	1,19 ns	62,75 **	1,91 ns	37,35 ns	4,82 *	232,88 ns
G_{RC} x E	20	6,16 **	0,89 **	1,32 **	0,75 **	1,27 **	0,57 ns	18,56 **	1,87 **	253,54 **
(C_1) x E	10	11,40 **	1,55 **	1,85 **	1,27 **	1,91 **	0,59 ns	28,15 **	3,10 **	424,39 **
(*Epistasia*$_{aa}$) x E	10	0,92 ns	0,24 ns	0,80 ns	0,24 ns	0,64 ns	0,55 ns	8,97 ns	0,64 ns	82,84 ns
P x G_{RC}	198	18,35 **	0,74 **	4,37 **	1,64 **	4,09 **	1,39 **	39,11 **	2,12 **	229,13 **
Px (C_1) (Dominância)	99	32,52 **	1,26 **	6,40 **	2,46 **	4,67 **	1,66 **	63,50 **	3,57 **	280,82 **
Px (C_2) (Epistasia $_{ad+dd}$)	99	4,18 **	0,22 **	2,33 **	0,83 **	3,52 **	1,12 **	14,72 **	0,67 **	177,22 **
Epistasia Total	100	4,26 **	0,22 **	2,32 **	0,83 **	4,11 **	1,13 **	14,94 **	0,71 **	177,77 **

Tabela 3 - Quadrados médios e respectivas significâncias (teste *F*), médias e coeficientes de variação das análises de variâncias conjunta em 11 ambientes de avaliação segundo o delineamento *triple test cross* (TTC) para a produção de grãos (PG) e seus componentes

(conclusão)

Fonte de Variação	GL	Quadrados Médios (QM)								
		PG	Prol[1]	CE	DE[1]	DS[2]	NF	NGF	CGr[2]	P300
		(t ha^{-1})	(Nº)	(cm)	(cm)	(cm)	(Nº)	(Nº)	(cm)	(g)
$PxG_{RC}xE$	1980	1,15 ns	0,15 ns	0,58 ns	0,24 ns	0,64 ns	0,45 ns	5,27 ns	0,42 ns	46,51 ns
$Px(C_1)xE$	990	1,22 ns	0,15 ns	0,58 ns	0,25 ns	0,65 ns	0,39 ns	5,19 ns	0,44 ns	47,14 ns
$Px(C_2)xE$	990	1,09 ns	0,14 ns	0,58 ns	0,22 ns	0,63 ns	0,52 **	5,35 ns	0,41 ns	45,89 ns
Epistasia Total xE	1000	1,08 ns	0,14 ns	0,59 ns	0,22 ns	0,63 ns	0,52 **	5,39 ns	0,41 ns	46,26 ns
Erro	2865	1,28	0,15	0,61	0,24	0,62	0,45	5,72	0,41	46,72
CV (%)		17,53	13,91	5,19	3,49	3,40	4,70	6,67	6,21	8,740
Média		6,44	0,89	15,08	4,39	2,32	14,23	35,86	1,03	78,18
IC $_{(0,05)}$		5,77; 7,11	0,88; 0,89	15,03; 15,13	4,38; 4,40	2,31; 2,33	14,19; 14,27	35,72; 36,00	1,02; 1,03	77,77; 78,59

ns *,** não significativo, significativo a 5% e 1% de probabilidade pelo teste *F*, respectivamente. Prol, CE, DE, DS, NF, NGF, CGr e P300 referem-se a prolificidade, comprimento de espiga, diâmetro de espiga, diâmetro de sabugo, Nº de fileiras espiga^{-1}, N° de grãos fileiras^{-1}, comprimento de grãos e o peso de 300 grãos, respectivamente. G_{RC_1}, G_{RC_2} e G_{RC_3} referem-se aos retrocruzamentos obtidos com o genitor 1, 2 e com a geração F_1, respectivamente; $_{aa}$ e $_{ad+dd}$, referem-se a aditiva x aditiva e aditiva x dominante + dominante x dominante, respectivamente; [1], [2], QM multiplicados por 10^{-1}, 10^{-2}, respectivamente. IC é o intervalo de confiança para a média geral.

L-38-05D (G_{RC_2}). Por outro lado, os retrocruzamentos com a linhagem L-38-05D mostraram uma tendência para serem mais prolíficas e com grãos mais compridos que a linhagem L-08-05F.

2.3.2 Estimativas de parâmetros genéticos

Todas as estimativas dos componentes da variância diferiram significativamente de zero (p<0,05), exceto as estimativas da variância da interação dominância x ambiente ($\hat{\sigma}^2_{DxE}$), para os caracteres PG, Prol, CE, NF e NGF (Tabela 4). Para todos os caracteres as estimativas da variância genética aditiva ($\hat{\sigma}^2_A$) foram significativamente superiores às estimativas da variância de dominância ($\hat{\sigma}^2_D$). Esses resultados diferem dos reportados por Wolf, Paternelli e Hallauer (2000) os quais encontraram que a magnitude da estimativa da variância de dominância foi maior que a estimativa da variância aditiva para a produção de grãos, porém, para outros caracteres, incluindo os componentes da produção, a variância genética aditiva foi significativamente superior à variância de dominância. Silva et al, (2004), verificaram que os efeitos aditivos para a produção de grãos foram tão importantes quanto os de dominância, enquanto que para outros caracteres da planta e de florescimento a estimativa dos efeitos aditivos foi superior aos de dominância. Duque-Vargas et al. (1994) e Borrero et al. (1995) reportaram que a variância de dominância foi similar ou de maior importância que a variância aditiva em condições de solos ácidos em populações de milho tropical. Narro et al. (2000), em condições de solos ácidos reportaram valores similares para as estimativas de $\hat{\sigma}^2_A$ e $\hat{\sigma}^2_D$ baseados em dados de um dialelo (100 entradas), enquanto que com um modelo mais complexo baseado em dados de dialelo mais dados de um trialelo (400 entradas), as estimativas de $\hat{\sigma}^2_A$ foram superiores às estimativas de $\hat{\sigma}^2_D$.

Tabela 4 - Estimativas de parâmetros genéticos e seus respectivos intervalos de confiança a 0,95 de probabilidade, para a produção de grãos (PG) e seus componentes

Caracteres	Parâmetros genéticos										
	$\hat{\sigma}^2_P$	$\hat{\sigma}^2_{F_{Pt}}$	$\hat{\sigma}^2_G$	$\hat{\sigma}^2_A$	$\hat{\sigma}^2_D$	$\hat{\sigma}^2_{AxE}$	$\hat{\sigma}^2_{DxE}$	$\hat{\bar{d}}$	$\hat{h}^2_{\bar{P}}$	$\hat{h}^2_{F_2a}$	$\hat{h}^2_{F_2r}$
PG (t ha^{-1})	0,81 (0,62;1,13)	6,55 (5,05;8,84)	4.66 (3,58; 6,47)	3,24 (2,49; 4,51)	1,42 (1,09;1,96)	0,61 (0,50;0,78)	ns	0,94 (0,72;1,09)	0,95 (0,92;0,97)	0,71 (0,67;0,75)	0,49 (0,46;0,53)
Prol[3] (N°)	2,50 (1,86;3,60)	33,77 (26,03;45,57)	15,04 (11,23;21,51)	9,98 (7,45; 14,38)	5,06 (3,78;7,13)	3,36 (2,37;5,23)	ns	1,01 (0,76;1,20)	0,86 (0,78;0,91)	0,45 (0,41;0,48)	0,30 (0,27;0,32)
CE[1] (cm)	3,24 (2,49;4,49)	22,99 (17,72;31,02)	15,62 (11,96;21,70)	12,97 (9,95;17,97)	2,64 (2,01;3,73)	1,25 (0,86;1,99)	ns	0,64 (0,49;0,75)	0,95 (0,93;0,97)	0,68 (0,64;0,72)	0,56 (0,53;0,60)
DE[2] (cm)	1,24 (0,95;1,72)	9,01 (6,94;12,15)	5,96 (4,56;8,29)	4,96 (3,80;6,89)	1,00 (0,75;1,41)	0,69 (0,52;0,97)	0,06 (0,02;94,25)	0,64 (0,49;0,75)	0,95 (0,92;0,96)	0,66 (0,62;0,70)	0,55 (0,51;0,59)
DS[3] (cm)	7,12 (5,51;9,79)	37,41 (28,84;50,48)	30,32 (23,39;41,76)	28,50 (22,03;39,15)	1,83 (1,36;2,61)	0,84 (0,52;1,73)	0,14 (0,04;199,47)	0,36 (0,27;0,42)	0,98 (0,97;0,99)	0,81 (0,77;0,85)	0,76 (0,72;0,80)
NF[1] (cm)	2,86 (2,20;3,94)	17,20 (13,26;23,20)	12,01 (9,20; 16,63)	11,43 (8,78;15,75)	0,58 (0,42;0,88)	0,71 (0,47;1,33)	ns	0,32 (0,24;0,38)	0,96 (0,94;0,97)	0,70 (0,66;0,74)	0,66 (0,62;0,71)
NGF (N°)	2,59 (1,99;3,61)	20,16 (15,54;27,20)	13,03 (9,95;18,15)	10,38 (7,95; 14,45)	2,65 (2,01;3,70)	1,41 (1,03;2,10)	ns	0,71 (0,55;0,84)	0,94 (0,91;0,96)	0,65 (0,61;0,69)	0,51 (0,48;0,55)
CGr[3] (cm)	0,73 (0,54;1,04)	9,64 (7,43;13,01)	4,35 (3,23;6,18)	2,93 (2,17;4,17)	1,42 (1,06;2,01)	1,16 (0,87;1,66)	0,13 (0,04;6,40)	0,99 (0,74;1,17)	0,86 (0,78;0,91)	0,45 (0,42;0,48)	0,30 (0,28;0,33)
P300 (g)	19,36 (14,79;27,08)	150,28 (115,85;202,80)	88,05 (67,00;123,74)	77,43 (59,16;108,32)	10,62 (7,83;15,42)	15,51 (11,98;21,28)	0,21 (0,04;214,16)	0,52 (0,40;0,62)	0,93 (0,90;0,95)	0,59 (0,55;0,62)	0,52 (0,48;0,55)

Prol; CE; DE; DS; NF; NGF; CGr e P300 referem-se a prolificidade (N° de espigas planta^{-1}); comprimento de espiga; diâmetro de espiga; diâmetro de sabugo; número de fileiras espiga^{-1}; número de grãos fileiras^{-1}; comprimento de grãos e o peso de 300 grãos, respectivamente. [1], [2 e 3], estimativas de variâncias multiplicadas por 10^{-1}, 10^{-2} e 10^{-3}, respectivamente. $\hat{\sigma}^2_P$, $\hat{\sigma}^2_F$, $\hat{\sigma}^2_G$, $\hat{\sigma}^2_A$, $\hat{\sigma}^2_D$, $\hat{\sigma}^2_{AxE}$, $\hat{\sigma}^2_{DxE}$, $\hat{\bar{d}}$, $\hat{h}^2_{\bar{P}}$, $\hat{h}^2_{F_2a}$, $\hat{h}^2_{F_2r}$, são as estimativas das variâncias de progênies, variância fenotípica ao nível de plantas, variância genética, variância aditiva, variância de dominância, variância da interação aditiva x ambiente, variância da interação dominância x ambiente, do grau médio de dominância, do coeficiente de herdabilidade em nível de médias de progênies de meios irmãos, do coeficiente de herdabilidade no sentido amplo em nível de plantas F_2 e do coeficiente de herdabilidade no sentido restrito em nível de plantas F_2, respectivamente.

As estimativas de $\hat{\sigma}^2_A$ e de $\hat{\sigma}^2_D$ foram superiores as suas respectivas estimativas da variância da interação aditiva x ambiente ($\hat{\sigma}^2_{AxE}$) e dominância x ambiente ($\hat{\sigma}^2_{DxE}$) para todos os caracteres estudados (Tabela 4), estando esses resultados em concordância com os reportados por Silva et al. (2004) para a produção de grãos. Wolf, Paternelli e Hallauer (2000) reportaram valores superiores da $\hat{\sigma}^2_D$ em relação às estimativas da $\hat{\sigma}^2_{DxE}$, para a produção de grãos, sendo a estimativa da $\hat{\sigma}^2_A$ estatisticamente igual à estimativa de $\hat{\sigma}^2_{AxE}$ para esse caráter. Os autores também reportaram estimativas superiores da $\hat{\sigma}^2_A$ em relação às estimativas de $\hat{\sigma}^2_{AxE}$ para todos os componentes da produção, exceto para comprimento da espiga e prolificidade e valores superiores para as estimativas da $\hat{\sigma}^2_D$ em relação às estimativas de $\hat{\sigma}^2_{DxE}$ para todos os componentes da produção de grãos, exceto para prolificidade.

As estimativas de $\hat{\sigma}^2_{AxE}$ foram superiores ($p<0,05$) às estimativas de $\hat{\sigma}^2_{DxE}$ para todos os caracteres (Tabela 4), indicando que as estimativas da $\hat{\sigma}^2_A$ foram mais afetadas pelas variações ambientais que as estimativas de $\hat{\sigma}^2_D$. Resultados similares foram reportados por Wolf, Paternelli e Hallauer (2000), os quais verificaram que a $\hat{\sigma}^2_{AxE}$ foi próximo de quatro vezes à estimativa da $\hat{\sigma}^2_{DxE}$ para produção de grãos, utilizando o delineamento III de Comstock e Robinson (1952). Silva et al. (2004) reportaram valores para a estimativa de $\hat{\sigma}^2_{AxE}$ que foram um pouco mais do dobro ao reportado para $\hat{\sigma}^2_{DxE}$.

As estimativas do grau médio de dominância variaram de dominância parcial (0,32) a completa (1,01), estando o valor desse parâmetro definindo dominância completa para o caráter PG ($\hat{\bar{d}} = 0,94$). Essas estimativas diferem das confirmadas em outros trabalhos, os quais reportaram sobredominância para PG (GARDNER; LONQUIST, 1959; COCKERHAM; ZEN, 1996; WOLF, PATERNELLI; HALLAUER, 2000; SILVA et al., 2004; BELICUAS, 2009), porém são similares às estimativas de grau médio de dominância reportadas para PG por Moll, Lindsey e Robinson (1964) em uma população F_2 de milho. As maiores estimativas foram para os caracteres PROL

($\hat{\bar{d}} = 1{,}01$) e CGr ($\hat{\bar{d}} = 0{,}99$), que igual a PG, caracterizaram dominância completa controlando estes caracteres. Os demais caracteres tiveram valores do grau médio de dominância caracterizando dominância parcial. Wolf, Paternelli e Hallauer (2000) reportaram dominância completa para os componentes da produção DE, CGr, CE e dominância parcial para DS, NF e PROL. Também Belicuas (2009) reportou dominância completa para CE e NGF e dominância parcial para DE, NF e peso de 500 grãos. Entretanto, como mostrado por Comstock e Robinson (1952), as populações F_2 estão em desequilíbrio de ligação, o que causa vieses nas estimativas de ($\hat{\sigma}^2_A$) e de ($\hat{\sigma}^2_D$). Dessa forma a variância aditiva da população F_2 ($\hat{\sigma}^2_{AF_2}$)=$\hat{\sigma}^2_A \pm [\sum_{ij}(1-2r_{ij})a_i a_j$ e a variância de dominância da F_2 ($\hat{\sigma}^2_{DF_2}$) = $\hat{\sigma}^2_D + (1/2)\sum_{ij}(1-2r_{ij})^2 d_i d_j$, em que r_{ij} é a fração de recombinação entre os locos *i* e *j*, $a_i(a_j)$ e $d_i(d_j)$ são os efeitos aditivos e de dominância dos locos *i* e *j*, respectivamente. Assim, em populações F_2 as estimativas de variância de dominância estarão superestimadas e as estimativas da variância aditiva estarão superestimadas ou subestimadas na presença de ligação nas fases de associação ou repulsão, respectivamente. Na presença de ligação em repulsão a estimativa do $\hat{\bar{d}} = (2\hat{\sigma}^2_D/\hat{\sigma}^2_A)^{1/2}$ está superestimada, o qual poderia gerar valores de pseudo-sobredominância. Com relação aos efeitos do desequilíbrio de ligação sob as estimativas da $\hat{\sigma}^2_A$, $\hat{\sigma}^2_D$ e $\hat{\bar{d}}$, tem sido demonstrado que após vários ciclos de recombinação nas populações F_2, a $\hat{\sigma}^2_D$ é reduzida significativamente, enquanto que a $\hat{\sigma}^2_A$ permanece inalterada, diminuindo assim as estimativas do $\hat{\bar{d}}$, com a produção de grãos apresentando dominância parcial a completa e os demais caracteres sendo caracterizados na faixa de aditividade a dominância parcial (GARDNER, 1963; HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988).

Todas as estimativas dos coeficientes de herdabilidade foram significativamente diferentes de zero, sendo consideradas de elevada magnitude para todos os caracteres avaliados (Tabela 4). A estimativa do coeficiente de herdabilidade baseada em média de progênies para o caráter PG (0,95) resultou o terceiro valor mais alto do parâmetro, variando de 0,86 para PROL e CGr a 0,98 para DS. Essas elevadas estimativas

indicam que a variação entre progênies foi em maior proporção devido às diferenças genéticas entre elas. Já as estimativas de herdabilidade para PG no sentido amplo (0,71) e restrito (0,49) em nível de plantas foram de menores magnitudes que a estimativa em nível de médias de progênies. No sentido amplo, as estimativas do coeficiente de herdabilidade variaram de 0,45 (PROL e CGr) até 0,81 (DS) e no sentido restrito a variação foi de 0,30 (PROL e CGr) a 0,76 (DS) (Tabela 4). Esses resultados sugerem que a seleção em nível de plantas poderia ser efetiva apenas para os caracteres DS e NF, os quais apresentaram as estimativas mais elevadas (0,76 e 0,66, respectivamente) para herdabilidade no sentido restrito. As estimativas de coeficientes de herdabilidade com base em médias de progênies são difíceis de comparar com os resultados reportados na literatura, visto que os valores são dependentes, dentre outros fatores, do tipo de progênies utilizadas nos estudos, número de repetições e de ambientes utilizados para a estimação do parâmetro (HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988). Contudo, é importante salientar que o elevado valor de $\hat{h}^2_P$ observado para o caráter PG difere do comumente reportado na literatura e decorrem, provavelmente, do número de ambientes (11 ambientes e 2 repetições/ambiente) utilizados nas avaliações. Isso minimizou de maneira considerável os componentes da variância da interação genótipo x ambiente e do erro experimental e, consequentemente, gerou estimativas mais elevadas do que as reportadas na literatura. Silva et al. (2004) reportaram estimativas de coeficientes de herdabilidade para o caráter PG de 0,71, baseada em médias de progênies de meios irmãos avaliadas em seis ambientes com duas repetições por ambientes. Câmara et al. (2007) reportaram valores de $\hat{h}^2$ de 0,87 e 0,95 em nível de médias de progênies em duas populações de milho avaliadas em nove e sete ambientes, respectivamente, enquanto que Belicuas (2009) reportou um valor de 0,70 para estimativa de herdabilidade em nível de média de progênies em uma população avaliada em seis ambientes.

2.3.3 Epistasia

Os efeitos de epistasia total (Ep_{Total}) e da epistasia do tipo não aditiva, ou seja, aditiva x dominante + dominante x dominante (Ep_{ad+dd}) foram altamente significativos ($p \leq 0,01$) para todos os caracteres, enquanto os efeitos da epistasia do tipo aditiva x aditiva (Ep_{aa}) não foram significativos para nenhum dos caracteres estudados, exceto para o diâmetro de sabugo, e comprimento de grãos (Tabela 3). Esses resultados diferem daqueles observados por Wolf e Hallauer (1997), que reportaram efeitos altamente significativos para a epistasia aditiva x aditiva para os caracteres comprimento de espiga e número de fileiras de grãos por espiga. Os autores também encontraram efeitos significativos ($p \leq 0,01$ ou $p \leq 0,05$) da epistasia não aditiva para a produção de grãos, comprimento de espigas, número de fileiras por espiga e diâmetro de sabugo. Também Sofi (2007), detectou efeitos significativos para a epistasia de tipo aditiva x aditiva e para a epistasia do tipo não aditiva para vários caracteres da espiga e do pendão. Sofi, Rather e Venkatesh (2006) estimaram os efeitos epistáticos em 15 linhagens de milho cruzadas com três testadores, utilizando os caracteres produção de grãos e alguns de seus componentes. Os autores detectaram epistasia total para todos os caracteres estudados, exceto para peso de 100 grãos. A epistasia do tipo aditiva x aditiva e do tipo aditiva x dominante e/ou dominante x dominante (epistasia não aditiva) foram detectadas para todos os caracteres, exceto para o comprimento de espiga e o índice de colheita, em que a epistasia do tipo aditiva x aditiva não foi significativa e para todos os caracteres as magnitudes dos efeitos da epistasia do tipo não aditiva foram maiores que do tipo aditiva x aditiva. No entanto, esse estudo foi conduzido em apenas um ambiente, limitando as conclusões acima. Na análise do TTC com testecrosses, Eta-Ndu e Openshaw (1999) reportaram efeitos significativos de epistasia para a produção de grãos em duas populações de milho e dois testadores. Silva (2011), utilizando o mesmo delineamento com testecrosses, detectou efeitos de epistasia para a produção de grãos e prolificidade. Vale mencionar que na análise de TTC para dados de testecrosses, apenas a variância aditiva é explorada e, portanto, a variância não aditiva só contém a epistasia do tipo aditiva x aditiva na ausência de desequilíbrio de ligação.

As interações da Ep_{Total} x ambientes, Ep_{aa} x ambientes e Ep_{ad+dd} x ambientes não diferiram significativamente de zero ($p \leq 0,05$) para todos os caracteres analisados, exceto para o caráter NF em que as interaçções Ep_{ad+dd} x ambientes e Ep_{Total} x ambientes foram altamente significativas (Tabela 3). Os resultados indicam que esses efeitos da variação epistática se mantiveram constantes através dos ambientes de avaliação. Resultados diferentes foram reportados por Wolf e Hallauer (1997), que detectaram efeitos altamente significativos para a interação da epistasia aditiva x aditiva x ambientes para os caracteres produção de grãos, comprimento de espiga e prolificidade, entre outros caracteres da planta e para a interação da epistasia do tipo não aditiva x ambientes, para diâmetro de espiga. Os autores também observaram que os efeitos epistáticos foram mais importantes nos ambientes extremos, ou seja, nos ambientes de maior e menor produção. Também Sofi (2007) detectou significância para as interações dos diferentes tipos de epistasia x ambientes na maioria dos caracteres estudados, entre eles o comprimento e diâmetro de espigas. Eta-Ndu e Openshaw (1999) e Silva (2011) não reportaram efeitos significativos para a interação epistasia x ambientes para a produção de grãos nas populações de milho avaliadas, utilizando o delineamento TTC com testescrosses.

Análises utilizando médias de gerações também revelaram a presença de efeitos epistáticos na expressão de vários caracteres em milho, incluindo a produção de grãos (LAMKEY; SCHNICKER; MELCHINGER, 1995; AZIZI; REZAI; SAEIDI, 2006; VELÁSQUEZ et al., 2008). Entretanto, nessa metodologia os efeitos genéticos aditivos, de dominância e epistáticos que compõem o modelo não são testados de forma independente, impedindo a interpretação individual de cada efeito (STUBER; MOLL, 1971). Porém, a principal limitação dessa abordagem é que como a análise é realizada com base em médias, os efeitos gênicos podem estar presentes, mas atuando em sentidos opostos nos vários locos, de forma que o efeito final é pequeno ou nulo, dando uma idéia errônea do que realmente ocorre em relação aos efeitos gênicos (RAMALHO; SANTOS; ZIMMERMANN, 1993).

Recentemente, metodologias empregando marcadores moleculares e mapeamento de QTL também têm sido utilizadas para o estudo dos efeitos das interações entre genes envolvidos no controle de caracteres complexos (KAO; ZENG;

TEASDALE, 1999; DUDLEY, 2008). Efeitos epistáticos importantes foram verificados por Ma et al. (2007), os quais utilizaram uma população de milho formada por 294 linhagens recombinantes (RIL), derivadas de um híbrido elite plantado amplamente na China. As 294 linhagens, as duas linhagens parentais e a F_1 dessas duas linhagens foram avaliadas em quatro ambientes e a população foi genotipada por marcadores microsatélites (SSR) para mapear QTL para a produção de grãos, comprimento de espiga, número de fileiras por espiga e o peso de 100 grãos. Os autores detectaram a presença de efeitos epistáticos importantes do tipo aditivo x aditivo para a produção de grãos e para os componentes da produção, comprimento da espiga, número de fileiras na espiga e peso de 100 grãos, porém a contribuição dos efeitos aditivo x aditivo x ambientes foi muito pequena. Contudo, essa abordagem também apresenta algumas limitações que decorrem de vários fatores que influenciam a precisão da metodologia, dentre os quais se destacam o delineamento experimental, incluindo o tipo e tamanho da população utilizada, a herdabilidade do caráter, o número e contribuição de cada QTL à variância genotípica total, sua distribuição sobre o genoma, o número e distâncias entre marcas consecutivas, entre outras (ASÍNS, 2002). Por exemplo, a maioria dos estudos tem utilizado menos de 250 indivíduos ou famílias para o mapeamento de populações e nessas circunstâncias apenas uma fração dos QTL são identificados, sendo esses efeitos superestimados (BERNARDO, 2002). Além disso, na maioria dos casos, os QTL mapeados explicam aproximadamente 50 ou 60% da variação fenotípica total (R^2 total) sugerindo que uma proporção considerável da variação do caráter estudado permanece sem ser explorada pelos QTL. Os resultados de diferentes estudos indicam que quanto menor é a herdabilidade do caráter, maiores populações de mapeamento são requeridas (BERNARDO, 2002). Por outro lado, ainda quando uma unidade de mapeamento representa uma baixa frequência de recombinação, ela também representa um longo segmento de DNA, o que sugere que entre dois marcadores genéticos consecutivos podem existir vários genes que estão sendo associados a um QTL específico (BERNARDO, 2002). Essa situação pode conduzir a uma superestimação ou subestimação do efeito de cada QTL e de suas interações com outros QTL, mascarando o verdadeiro efeito do QTL. Mesmo quando se

tem observado avanços significativos na solução desses problemas, ainda não se tem uma metodologia que supere todas as dificuldades dessa abordagem (ASÍNS, 2002).

2.3.4 Epistasia em nível de plantas F_2:

Para a produção de grãos, 26 plantas F_2 (26%) apresentaram efeitos epistáticos significativos, os quais variaram de -2,08 a 3,15 t ha^{-1}, sendo que das 26 plantas F_2 que tiveram efeitos epistáticos significativos para esse caráter, nove plantas tiveram efeitos epistáticos negativos e 17 positivos (Tabela 5, Anexo D), porém na população total foi observada uma proporção aproximadamente igual de plantas apresentando efeitos positivos e negativos. Esses resultados indicaram que os efeitos epistáticos estimados em nível de indivíduo para a produção de grãos não foram unidirecionais. Os resultados demonstram que o número de plantas com efeitos epistáticos significativos contribuindo para aumentar a expressão do caráter PG foi praticamente o dobro, em relação aquelas que apresentaram efeitos epistáticos atuando em forma negativa para esse caráter. A presença de efeitos epistáticos positivos poderiam estar contribuindo significativamente para a elevada heterose reportada por Aguiar et al. (2003) para o cruzamento entre as linhagens L08-05F x L38-05D.

Para os componentes da produção foram observados efeitos epistáticos significativos em 42, 35, 31, 28, 21, 20, 11 e 11 plantas F_2 para os caracteres DS, DE, CE, P300, NGF, NF, PROL e CGr, respectivamente, confirmando a importância desses efeitos para todos esses caracteres em nível de individuo (Tabela 5 e anexo D). Da mesma forma como o observado para a PG, os componentes da produção também apresentaram efeitos epistáticos positivos e negativos, indicando que esses efeitos não são unidirecionais. Entre os componentes da produção, os caracteres DE, DS e P300, foram os que apresentaram o maior número de plantas com efeitos epistáticos significativos, sendo a maior proporção desses efeitos positivos. Dessa maneira, os resultados sugerem que do total de plantas que apresentaram variância epistática significativa para os caracteres DE, DS e P300, respectivamente, 68,57%, 80,95% e 57,14% dessas estariam atuando no sentido de contribuir para aumentar a expressão do diâmetro de espiga, diâmetro de sabugo e do peso médio dos grãos na população. A elevada proporção de plantas F_2 com efeitos epistáticos positivos significativos para o

DS é, em geral, um aspecto indesejável na população, porque isso significaria um consumo de energia adicional pela planta, que poderia ser utilizado para a produção de grãos. Neste sentido DE e P300 seriam os caracteres dos componentes de produção de grãos que apresentaram a maior proporção de efeitos epistáticos positivos e que, por tanto, estariam contribuindo significativamente para aumentar a produção de grãos.

Tabela 5 - Número total de plantas F_2 (NT) com efeito epistático significativo, número de plantas (NP±) apresentando efeitos epistáticos positivos (+) ou negativos (-), efeito epistático médio (EEM), intervalo de variação (IV) do efeito epistático, médias das gerações de retrocruzamentos e mínima diferença significativa (MDS) entre gerações de retrocruzamentos para produção de grãos (PG), prolificidade (PROL), comprimento de espiga (CE), número de fileiras espigas^{-1} (NF), número de grãos fileiras^{-1} (NGF), diâmetro de espiga (DE), diâmetro de sabugo (DS), comprimento de grãos (CGr) e peso de 300 grãos (P300)

	Caracteres								
Parâmetro	PG	PROL	CE	NF	NGF	DE	DS	CGr	P300
NT	26	11	31	35	42	20	21	11	28
NP±	9(-); 17(+)	9(-); 2(+)	17(-);14(+)	11(-);24(+)	8(-);34(+)	12(-);8(+)	14(-);7(+)	9(-);3(+)	12(-);16(+)
EEM	0,18	-0,01 **	-0,07	0,02 **	0,04 **	-0,07	-0,32	-0,01	0,80
IV	-2,08;3,15	-0,25;0,19	-2,13;2,26	-0,34;0,37	-0,24;0,27	-1,38;1,38	-5,63;3,91	-0,12;0,10	-16,24;24,53
Média (G_{RC_1})	6,66	0,88	15,40	14,45	36,16	4,44	2,37	1,03	78,58
Média (G_{RC_2})	6,29	0,89	14,74	14,00	35,45	4,36	2,29	1,03	78,04
Média (G_{RC_3})	6,38	0,90	15,10	14,26	35,96	4,39	2,31	1,04	77,92
DMS $_{(0,05)}$	0,23	0,02	0,11	0,06	0,35	0,02	0,01	0,01	1,03

** efeito epistático médio significativo a 1% de probabilidade pelo teste de *t* bicaudal. Símbolos entre parêntesis indicam o sinal associado ao número de plantas com efeito epistático significativo, negativo (-) ou positivo (+). G_{RC_1}, G_{RC_2} e G_{RC_3} referem-se aos retrocruzamentos obtidos com o genitor 1, 2 e com a geração F_1, respectivamente.

Resultados semelhantes foram reportados por Wolf e Hallauer (1997) e Eta-Ndu e Openshaw (1999), os quais utilizaram o método TTC para avaliar os efeitos epistáticos na produção de milho e concluíram que os efeitos epistáticos estimados em nível de plantas F_2 para a produção de grãos não foram unidirecionais, sendo observados valores positivos e negativos que diferiram em magnitude entre as progênies avaliadas. Wolf e Hallauer (1997) reportaram efeitos epistáticos significativos em 13% das plantas

da população amostrada para o caráter PG. Eta-Ndu e Openshaw (1999), utilizando o TTC com o uso de testadores, identificaram em uma das populações efeitos epistáticos diferentes de zero em 11 e sete plantas F_2, para os testadores t_1 e t_2, respectivamente e para outra população encontraram 15 plantas F_2 com efeitos epistáticos significativos com o testador t_1 e apenas cinco plantas F_2 com o testador t_2, sendo maior a proporção de plantas F_2 com efeitos positivos em relação aos negativos em ambas populações. Silva (2011) também utilizou o método TTC para avaliar a presença da epistasia em vários caracteres de milho com o uso de testadores e reportou efeitos epistáticos significativos para a produção de grãos em 23% da população de plantas avaliadas considerando dois testadores, sendo que desse total, nove plantas foram detectadas no testador t_1, 11 no outro testador e três em ambos.

As estimativas do efeito epistático médio (EEM) determinaram que a soma dos retrocruzamentos com ambos os genitores (G_{RC_1} e G_{RC_2}) foi igual ($p \leq 0,05$) a duas vezes a média geral dos retrocruzamentos com a geração F_1 desses genitores (G_{RC_3}) para todos os caracteres, exceto para PROL, NF e NGF, indicando ausência de epistasia, nesses caracteres. A ausência de epistasia já era um resultado esperado nas análises baseadas nas médias gerais dos três retrocruzamentos, uma vez que os efeitos epistáticos estimados em nível de cada planta F_2 não foram unidirecionais, apresentando valores positivos e negativos para todos os caracteres. Consequentemente, esses efeitos tendem a se anularem e o efeito da epistasia passa a ser nulo ou tão pequeno que não pode ser detectado na população. Resultados semelhantes foram obtidos em trabalhos anteriores, que verificaram ausência de epistasia para a produção de grãos e outros caracteres agronômicos quando analisaram as médias das três gerações de retrocruzamentos do TTC (WOLF; HALLAUER, 1997; ETA-NDU; OPENSHAW, 1999; SILVA, 2011)

Das 11 plantas F_2 que apresentaram efeitos epistáticos significativos para PROL, sete plantas (23,33%) coincidiram com as plantas F_2 com epistasia significativa para a produção de grãos, sendo também coincidentes no sinal do efeito (Anexo D). Da mesma forma, os caracteres NGF, DS, P300 e DE apresentaram, respectivamente, 52,38%, 47,63%, 46,43% e 42,86% de suas respectivas plantas F_2 com efeitos epistáticos significativos que também apresentaram efeitos epistáticos significativos

para a produção de grãos. Esses resultados sugerem que genes com efeitos epistáticos que afetam os caracteres Prol, NGF, DS, P300 e DE também podem estar afetando a produção de grãos, sugerindo a presença de epistasia pleiotrópica (WOLF et al., 2005).

3 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados indicaram a presença de variabilidade genética na população originada do cruzamento entre as linhagens L-08-05F x L-38-05D para todos os caracteres estudados. Os efeitos epistáticos estimados nesta população, tanto com o teste baseado na análise de variância seguindo o delineamento TTC, quanto em nível de planta F_2, foram estatisticamente importantes para a produção de grãos e para todos os componentes da produção, indicando que o efeito epistático é um componente importante da arquitetura genética desses caracteres na população em estudo. Os efeitos epistáticos do tipo não aditivo (epistasia aditiva x dominante e/ou dominante x dominante) foram mais importantes que a epistasia do tipo aditiva x aditiva, para todos os caracteres. Entretanto, esses efeitos epistáticos foram consistentes nos diferentes ambientes, uma vez que não foram observados efeitos significativos para as interações dos diferentes tipos de epistasia com ambientes, exceto para o caráter NF em que os efeitos de epistasia ad e/ou dd x ambientes e de epistasia total x ambientes foram altamente significativos. Os resultados demonstraram que os efeitos epistáticos resultaram igualmente importantes tanto para a produção quanto para os componentes da produção e apesar das diferenças observadas entre os ambientes de avaliação, isso não interferiu para a detecção de efeitos epistáticos para produção de grãos, o que provavelmente foi devido à consistência dos efeitos epistáticos nos ambientes.

Os efeitos epistáticos estimados em nível de indivíduo para a produção de grãos e seus componentes não foram unidirecionais e o número de plantas com efeitos epistáticos significativos contribuindo para aumentar a expressão do caráter PG foi praticamente o dobro, em relação às plantas que apresentaram efeitos epistáticos atuando em forma negativa para esse caráter. Esses efeitos epistáticos desejáveis para a PG seguramente são capitalizados durante o processo de seleção, tanto no desenvolvimento de linhagens, quanto no melhoramento populacional. Porém atualmente não existe nenhuma metodologia que permita identificar os genótipos que apresentam esses efeitos epistáticos positivos nos processos seletivos nos programas de melhoramento. Além disso, as estimativas dos efeitos epistáticos em nível de plantas sugerem a presença de epistasia pleiotrópica, principalmente para PG e os

componentes da produção NGF, DS, P300 e DE, uma vez que uma alta proporção das plantas com efeitos epistáticos significativos para esses componentes da produção também apresentaram efeitos epistáticos significativos para a produção de grãos. Ainda quando a epistasia pleiotrópica é raramente considerada nos estudos genéticos, os resultados obtidos em alguns estudos com animais, realizados com o objetivo de estimar o papel da epistasia na determinação de padrões de variação simultânea entre caracteres, têm demonstrado que os efeitos epistáticos pleiotrópicos contribuem de maneira significativa à covariação entre caracteres (WOLF et al., 2005, 2006; PAVLICEV et al., 2007). Segundo Pavlicev et al. (2007), a presença de variação genética em pleiotropia é necessária para a seleção natural moldar padrões de covariação entre os caracteres.

Assumindo ausência de epistasia, a covariância entre progênies de meios irmãos pode ser interpretada apenas em termos da variância aditiva e a covariância entre progênies de irmãos germanos em termos da variância aditiva e de dominância. Dessa forma, na presença da variância epistática aditiva x aditiva, a estimativa da variância aditiva de progênies de meios irmãos $[V'_A = V_A + (1+F/4)V_{AA}]$ estaria superestimada (BERNARDO, 2002). Cheverud e Rouman (1995) e Cockerham e Zeng (1996), demonstraram que os efeitos epistáticos contribuem de forma direta com a variância genética aditiva e com a variância de dominância. Consequentemente, a presença de efeitos epistáticos na herança da produção de grãos e seus componentes indica que o modelo aditivo dominante não é suficiente para descrever a variação genética desses caracteres.

As interações epistáticas podem ter implicações nos programas de melhoramento genético do milho e de outras culturas e nos processos evolutivos das populações naturais. Segundo Holland (2006), a presença da epistasia pode ser um dos motivos pelo qual os ganhos realizados com a seleção são frequentemente menores que os ganhos preditos, uma vez que os efeitos epistáticos são desconsiderados nos estimadores da herdabilidade e resposta esperada com a seleção. A presença da epistasia também pode ser responsável pela manutenção da variabilidade genética em populações pequenas ou submetidas a sucessivos ciclos de seleção, garantindo assim a contínua resposta à seleção (RASMUSSON; PHILLIPS, 1997; DUDLEY, 2008).

Estudos com modelos teóricos sugerem que em populações pequenas a variância epistática pode ser convertida em variância genética aditiva e isso pode representar uma situação ótima para a evolução em populações naturais, uma vez que a deriva genética poderia estar promovendo continuamente nova variância genética aditiva para que atue a seleção natural (GOODNIGHT, 1988; WADE, 1992). A fixação de alelos em locos epistáticos conduz a uma redução da variância epistática, porém essa fixação poderia também conduzir à conversão da variância epistática em variância aditiva (GOODNIGHT, 1988; BERNARDO, 2002). Dessa maneira, Rasmusson e Phillips (1997) propuseram a epistasia como a razão para o sucesso contínuo em ciclos avançados de melhoramento. Além disso, em espécies que possuem uma base genética estreita, a epistasia tem sido considerada a razão pela contínua resposta à seleção, sendo o componente aditivo x aditivo da variância epistática um dos mecanismos pelo qual o progresso com a seleção é mantido (RASMUSSON; PHILLIPS, 1997; BERNARDO, 2002; DUDLEY, 2008). Cheverud e Rouman (1995) utilizaram um modelo de parametrização da epistasia fisiológica para estudar os efeitos da epistasia sobre a variância genética aditiva numa população com efeito de "gargalo". Os autores demonstraram que todos os tipos de epistasia incrementam a variância genética aditiva numa população finita derivada de uma população inicial com frequências alélicas intermediárias. A variância aditiva média continua aumentando durante muitas gerações, especialmente em populações grandes (N=32 a 64), porém a epistasia aditiva x aditiva é a fonte mais importante de variância genética aditiva nessa situação.

O envolvimento das interações epistáticas na herança de caracteres complexos, como a produção de grãos e seus componentes, pode ser uma das razões da baixa correlação encontrada entre a performance *per se* das linhagens e o desempenho observado em seus respectivos híbridos, o que traz como consequência a necessidade de selecionar as linhagens a partir da performance mostrada nos testecrosses (HALLAUER; MIRANDA FILHO, 1988). Atualmente, uma maior atenção tem sido dada ao desenvolvimento de híbridos simples e triplos modificados e segundo Sofi, Rather e Warsi (2007), complexos gênicos epistáticos podem ocupar papel fundamental no desempenho desses tipos de híbridos. Entretanto, a produção de híbridos triplos e duplos fornece uma oportunidade para haver recombinação gênica nos híbridos simples

parentais quebrando tais complexos gênicos, o que torna mais complicado o procedimento de avaliação e predição dos híbridos triplos e duplos a partir dos híbridos simples, devido à necessidade de realizar os testes em campo para verificar o desempenho destes tipos de híbridos (STUBER; MOLL, 1971). Essa desintegração dos complexos gênicos epistáticos presentes nos híbridos simples pode explicar por que os métodos de predição dos híbridos triplos e duplos a partir dos híbridos simples não são tão eficientes como o esperado. Hallauer, Carena e Miranda Filho (2010) comentaram que a comparação de diferentes permutações de cruzamentos realizadas com um mesmo grupo de linhagens fornece evidências quantitativas da presença de efeitos epistáticos para combinações específicas de linhagens endogâmicas e ainda quando tais evidências não permitem quantificar a importância relativa dos efeitos epistáticos em relação a outros tipos de efeitos gênicos, isso demonstra que eles são importantes para o desenvolvimento de híbridos. Dudley e Johnson (2009) demonstraram que quando a epistasia é considerada no modelo de predição da performance *per se* de linhagens e de testecrosses, aumentou significativamente o poder preditivo do modelo para os caracteres conteúdo de óleo, proteína, amido e para a produção de grãos em duas populações diferentes de milho. Também, Dudley e Johnson (2010) verificaram que acrescentando os efeitos epistáticos no modelo melhorou significativamente o poder preditivo para a performance de testecrosses entre anos de avaliação e para a performance dos testecrosses a partir dos dados das linhagens.

Além disso, a epistasia também pode ter importantes consequências no sucesso de detecção, introgressão e caracterização de genes ou regiões cromossômicas contendo genes (QTL) que controlam os caracteres complexos, uma vez que o efeito de um gene ou QTL na variação desses caracteres quantitativos pode ser alterado por suas interações epistáticas com outros genes ou QTL. Em vários estudos de mapeamento de QTL a epistasia entre QTL tem sido detectada para diversos caracteres de importância no melhoramento genético de plantas (ROERTSON-HOYTA et al., 2006; CAUSE et al., 2007; MOREIRA et al., 2009). Segundo Purcell e Sham (2004), como os efeitos epistáticos são parcialmente confundidos com os efeitos aditivos e de dominância, a análise considerando apenas os efeitos individuais dos locos, pode resultar na detecção de QTL que não tenham apenas efeito principal, mas

que interagem epistaticamente com outros QTL. Segundo Liu et al. (2003), isso poderia restringir a seleção assistida por marcadores moleculares e também dificultaria o isolamento dos QTL de interesse. Por outro lado, quando nos estudos de mapeamento são ignoradas as interações epistáticas, se geram vieses nas estimativas dos efeitos individuais dos QTL. Dudley e Johnson (2009, 2010) concluem que independentemente das limitações que possam ter os modelos epistáticos, os resultados desses trabalhos sugerem que a epistasia deveria ser considerada nos programas de melhoramento genético assistidos por marcadores moleculares.

Lamkey, Schnicker e Melchinger (1995), indicaram que a presença de epistasia em linhagens endogâmicas pode não afetar significativamente as estratégias de melhoramento genético do milho comercial, uma vez que desenvolvendo e avaliando as linhagens em testecrosses, simultaneamente, efeitos epistáticos favoráveis podem ser fixados nas linhagens e nos cruzamentos que manifestam excelente capacidade específica de combinação. Por outro lado, Wolf e Hallauer (1997) relatam que uma maneira para manter e acumular combinações gênicas epistáticas favoráveis nos programas de melhoramento genético de milho poderia ser desenvolvendo populações através do cruzamento de linhagens endogâmicas relacionadas, que serviriam como fonte de reciclagem de linhagens elites para formar novas populações bases. A reciclagem de linhagens dentro de grupos heteróticos representa outra forma de manter combinações epistáticas favoráveis nos programas de melhoramento. Segundo Melchinger, Schmidt e Geiger (1988) as perdas de combinações epistáticas favoráveis pode explicar a dificuldade dos melhoristas de plantas em desenvolver linhagens melhoradas por meio da metodologia de reciclagem de linhagens. Neste sentido, Wolf e Hallauer (1997) indicam que o retrocruzamento com o melhor genitor poderia aumentar a possibilidade de manter as combinações epistáticas favoráveis na população, porém Eta-Ndu e Openshaw (1999) não encontraram nenhuma tendência ao relacionar a epistasia com a performance de testcrosses originados de famílias F_3 com qualquer dos genitores da população, concluindo que é difícil determinar a melhor fonte de germoplasma para formar as populações quando a epistasia está presente.

Os resultados sugerem que os efeitos epistáticos não deveriam continuar sendo ignorados e sua consideração nos modelos de predição da performance dos genótipos

e na seleção assistida por marcadores moleculares poderia aumentar significativamente a eficiência da seleção nos programas de melhoramento genético de plantas. Entretanto, é importante salientar que existem dificuldades na estimação da variância epistática, sendo algumas delas decorrentes do aumento do grau de dificuldades tanto para o estabelecimento e desenvolvimento dos experimentos, devido ao tamanho relativamente grande dos ensaios requeridos para estes estudos, quanto pela complexidade das análises genético-estatísticos quando a epistasia é incluída nos modelos. Porém, a maior dificuldade para o estudo da epistasia nas populações decorre da natureza intrínseca do efeito genético, que não permite estimar a variância epistática de maneira isolada da variância aditiva e de dominância. Dessa forma, na covariância entre parentes, os coeficientes para a variância epistática são quadrados ou produtos dos coeficientes da variância aditiva e de dominância. Consequentemente, os coeficientes da variância aditiva e de dominância e os da variância epistática estão correlacionados e essa situação conduz a um problema clássico de multicolinearidade, trazendo como resultado erros que invalidam as estimativas. Isso significa que os efeitos da V_A, V_{AA}, etc. não são independentes, por conseguinte sendo difíceis de estudar isoladamente (BERNARDO, 2002). De qualquer forma, como o exposto por Hallauer (2007), as dificuldades de estimar os componentes da variância genética epistática não implica que os efeitos epistáticos estejam ausentes ou sejam pouco importantes na herança dos caracteres quantitativos.

REFERÊNCIAS

AGUIAR, A.M.; CARLINI-GARCIA, L.A.; SILVA, A.R.; SANTOS, M.F.; GARCIA, A.A.F.; SOUZA JÚNIOR, C.L. de. Combining ability of inbred lines of maize and stability of their respective single-crosses. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 60, p. 83-89, 2003.

ARAÚJO, P.A. **Detecção da epistasia para produção de grãos e caracteres agronômicos em soja.** 2006. 78 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2006.

ASÍNS, M.J. Present and future of quantitative trait locus analysis in plant breeding. **Plant Breeding**, Berlin, v. 121, p. 281-291, 2002.

AZIZI, F.; REZAI A.M.; SAEIDI G. Generation mean analysis to estimate genetic parameters for different traits in two crosses of corn inbred lines at three planting densities. **Journal of Agricultural Science and Technology,** Tehran, v. 8, p. 153-169, 2006.

BAKHEIT, B.R.; ISMAIL, A.A.; EL-SHIEMY, A.A.; SEDEK, F.S. Triple test cross analysis in four sesame crosses (*Sesamum indicum* L.). **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 137, p. 185–193, 2001.

BARONA, M.A.A. **Epistasia e interação epistasia por locais para a produção de grãos em soja.** 2007. 81 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2007.

BARONA, M.A.A.; COLOMBARI FILHO, J.M; GERALDI, I.O. Epistasia para a produção de grãos em soja. **Bragantia**, Campinas, v. 68, n. 2, p. 313-318, 2009.

BATESON, W. **Mendel's principles of heredity**. Cambridge: Cambridge University Press, 1909. 396 p.

BAUMAN, L.F. Evidence of non-allelic gene interaction in determining yield, ear height, and kernel row number in corn. **Agronomy Journal**, Madison, v. 51, p. 531–534, 1959.

BELICUAS, P.R. **Estudo da herança dos caracteres *stay green*, produção e seus componentes em milho utilizando o delineamento III e mapeamento de QTL**. 2009. 97 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2009.

BENTO, D.A.V. **Mapeamento de QTLs para produção de grãos e seus componentes em uma população de milho tropical.** 2006. 133 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2006.

BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants.** 2nd ed. Woodbury: Stemma Press, 2002. 369 p.

BHATTI, M.; AZHAR, F.M.; ALBI, A.W.; AYUB, M. Triple test cross analysis of seed cotton (*Gossypium hirsutum* L.) yield and its components grown in salinized conditions. **International Journal of Agriculture and Biology**, Faisalabad, v 8, n. 6, p. 820-823, 2006.

BORRERO J.C.; PANDEY, S.; CEBALLOS, H.; MAGNAVACA, R.; BAHIA FILHO, A.F.C. Genetic variances for tolerance to soil acidity in a tropical population. **Maydica**, Bergamo, v. 40, p. 283-288, 1995.

BURDICK; R.K.; GRAYBILL, F.A. **Confidence intervals on variance components**. New York: Marcel Dekker, 1992. 211 p.

CÂMARA, T. M.L M.; BENTO, D.A.V.; ALVES, G.F.; SANTOS M.F.; MOREIRA, J.U.V.; SOUZA JÚNIOR, C.L. de. Parâmetros genéticos de caracteres relacionados à tolerância à deficiência hídrica em milho tropical. **Bragantia**, Campinas, v.66, n. 4, p. 595-603, 2007.

CARLBORG, O.; HALEY, C.S. Epistasis: too often neglected in complex trait studies?. **Nature Reviews Genetics,** London, v. 5, p. 618–624, 2004.

CAUSSE, M.; CHAIB, J.; LECOMTE, L; BURET, M.; HOSPITAL, F. Both additivity and epistasis control the genetic variation for fruit quality traits in tomato. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 115, p. 429–442, 2007.

CEBALLOS, H.; PANDEY, S.; NARRO, L.; PÉREZ, J.C. Additive, dominant, and epistatic effects for maize grain yield in acid and non-acid soils. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 96, p. 662-668, 1998.

CHEVERUD, J.M.; ROUTMAN, E.J. Epistasis and its contribution to genetic variance components. **Genetics**, Austin, v. 139, p. 1455-1461, 1995.

_____. Epistasis as a source of increased additive genetic variance at population bottlenecks. **Evolution**, Cambridge, v. 50, p. 1042-1051, 1996.

CHI, K.R.; EBERHART, S.A.; PENNY, L.H. Covariance among relatives in a maize variety (*Zea mays* L.). **Genetics**, Austin, v. 63, p. 511-520, 1969.

COCKERHAM, C.C. An extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis of covariance among relatives when epistasis is present. **Genetics**, Austin v. 39, p. 859-882, 1954.

COCKERHAM, C.C.; ZENG, Z. Design III with marker loci. **Genetics**, Austin v. 143, p. 1437-1456, 1996.

COMSTOCK, R.E.; ROBINSON, H.F. The components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. **Biometrics**, Washington, v. 4, n. 4, p. 254-266, 1948.

_____. Estimation of average dominance of genes. In: GOWEN, J.W. (Ed.) **Heterosis.** Ames: Iowa State College, 1952. p. 494-512.

DOEBLEY, J.F.; STEC, A.; GUSTUC, C. *Teosinte branched1* and the origin of maize evidence for epistasis and the evolution of dominance. **Genetics**, Austin, v. 141, p. 333-346, 1995.

DUDLEY, J.W. Epistatic interactions in crosses of Illinois high oil x Illinois low oil and of illinois high protein x illinois low protein corn strains. **Crop Science**, Madison, v. 48, p. 59-68, 2008.

DUDLEY, J.W; JOHNSON G.R. Epistatic models improve prediction of performance in corn. **Crop Science**, Madison, v. 49, p. 763-770, 2009.

_____. Epistatic models improve between year prediction and prediction of testcross performance in corn. **Crop Science**, Madison, v. 50, p. 763-769, 2010.

DUQUE-VARGAS, J.; PANDEY, S.; GRANDADOS, G.; CEBALLOS, H.; KNAPP, E. Inheritance of tolerance to soil acidity in tropical maize. **Crop Science**, Madison, v. 34, p. 50-54, 1994.

EBERHART, S.A., MOLL, R.H.; ROBINSON, H.F.; COCKERHAM, C.C. Epistatic and other genetic variances in two varieties of maize. **Crop Science**, Madison, v. 6, p. 275-280, 1966.

ESMAIL, R.M. Detection of genetic components through triple test cross and line x tester analysis in bread wheat. **World Journal of Agriculture Sciences,** Deira - Dubai, v. 3, n. 2, p. 184-190, 2007.

ETA-NDU, J.T.; OPENSHAW, S.J. Epistasis for grain yield in two F_2 populations of maize. **Crop Science**, Madison, v. 39, p. 346–352, 1999.

FALCONER, D.S.; MACKAY, T.F. **Introduction to quantitative genetics.** London: Longman, 1996. 464 p.

FISHER, R.A. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. **Transactions of the Royal Society of Edinburgh**, Edinburgh, v. 52, p. 399–433, 1918.

GARCIA, A.A.F.; WANG, S.; MELCHINGER, A.E.; ZENG, Z.B. Quantitative trait loci mapping and the genetic basis of heterosis in maize and rice. **Genetics**, Austin, v. 180, p. 1707–1724, 2008.

GARDNER C.O. Estimates of genetic parameters in cross-fertilizing plants and their implications in plant breeding. In: HANSON, W.D.; ROBINSON, H.F. (Ed.). **Statistical genetics and plant breeding.** Washignton: National Academy of Sciences, 1963. p. 225-252.

GARDNER, C.O.; LONQUIST, J.H. Linkage and of the degree of dominance of genes controlling quantitative characters in maize. **Agronomy Journal**, Madison, v. 51, p. 524-528, 1959.

GOODNIGHT, C. Epistasis and the effect of founder events on the additive genetic variance. **Evolution**, Cambridge, v. 42, p. 441-454, 1988.

GUZMAN, P.S.; LAMKEY, K.R. Effective population size and genetic variability in the BSII Maize population. **Crop Science**, Madison, v. 40, p. 338-346, 2000.

HALLAUER, A.R. History, contribution, and future of quantitative genetics in plant breeding: lessons from maize. **Crop Science**, Madison, v.47, p. 4–19, 2007.

HALLAUER, A.R.; MIRANDA FILHO, J.B. **Quantitative genetics in maize breeding.** 2nd ed. Ames: Iowa State University Press, 1988. 468 p.

HALLAUER, A.R.; CARENA, M.J.; MIRANDA FILHO, J.B. **Quantitative genetics in maize breeding.** 3rd ed. London: Springer, 2010. 663 p.

HAYMAN, B.I. The separation of epistatic from additive and dominance variation in generation means II. **Genetica**, Dordrecht, v. 31, p. 133–146, 1960.

HINZE, L.L.; LAMKEY, K.R. Absence of epistasis for grain yield in elite maize hybrids. **Crop Science**, Madison, v 43, p. 46-56, 2003.

HOLLAND, J.B. Theoretical and biological foundations of plant breeding. In: LAMKEY, K.R.; LEE , M. (Ed.). **Plant breeding.** Ames: Blackwell, 2006. p. 127-140.

HUA, J.P.; XING, Y.; WU, W.; XU, C.; SUN, S.; YU, S.; ZHANG, Q. Single-locus heterotic effects and dominance by dominance interactions can adequately explain the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, Washington, v. 100, p. 2574–2579, 2003.

JINKS, J.L.; PERKINS, J.M.A. general method for the detection of additive, dominance and epistatic components of variation: III. F2 and backcross populations. **Heredity**, London, v. 25, p. 419-429, 1970.

JINKS, J.L.; PERKINS, J.M.; BREESE, E.L. A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits: II. Aplication to inbreed lines. **Heredity**, London, v. 24, p. 45-57, 1969.

JOHNSON, W.C.; GEPTS, P. The role of epistasis in controlling seed yield and other agronomic traits in an Andean x Mesoamerican cross of common bean (*Phaseolus vulgaris* L). **Euphytica**, Wageningen, v. 125, p. 69–79, 2002.

KAO, C.H.; ZENG, Z.B.; TEASDALE, R.D. Multiple interval mapping for quantitative trait loci. **Genetics**, Austin, v.152, p.1203-1216, 1999.

KEARSEY, M.J.; JINKS, J.L. A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. **Heredity**, London v. 23, p. 403- 409, 1968.

KEARSEY, M.J.; POONI, H.S. **The genetical analysis of quantitative traits**. London: Stanley Thones, 1998. 381 p.

KELLER, L.F.; WALLER, D.M. Inbreeding effects in wild populations. **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdam, v. 17, p. 230-241, 2002.

KEMPTHORNE, O. The correlation between relatives in a random mating population. **Proceedings of the Royal Society of London. Biological Sciences**, London, v. 143, p. 103-113, 1954.

KHAN, A.A.; MCNEILLY, T. Triple test cross analysis for salinity tolerance in maize. **Breeding Science**, Tokyo, v. 55, p. 321-325, 2005.

KHATTAK, G.S.S.; HAQ, M.A.; ASHRAF, M.; TAHIR, G.R. Triple test cross analysis for some morphological traits in mungbean (*Vigna radiata* (L.) Wilczek). **Euphytica**, Wageningen, v. 126, p. 413–420, 2002.

KNAPP, S.J.; STROUP, W.W.; ROSS, W.M. Exact confidence intervals for heritability on a progeny mean basis. **Crop Science**, Madison, v 25, n. 1, p. 192-194, 1985.

KUBO, K.; YOSHIMURA, A. Complex epistasis underlying hybrid female sterility in Japonica-Indica rice cross. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 115, p. 346-355, 2005.

KUSTERER B.; MUMINOVIC, J.; UTZ, H.F.; PIEPHO, H.P.; BARTH, S.; HECKENBERGER, M.; MEYER, R.C.; ALTMANN, T.; MELCHINGER, A.E. Analysis of a triple testcross design with recombinant inbred lines reveals a significant role of epistasis in heterosis for biomass-related traits in Arabidopsis. **Genetics**, Austin, v. 175, p. 2009–2017, 2007.

LAMKEY, K.R.; SCHNICKER, B.J.; MELCHINGER, A.E. Epistasis in an elite maize hybrid and choice of generation for inbred line development. **Crop Science**, Madison, v.35, n. 5, p.1272-1281, 1995.

LI, Z.K.; LUO, L.J.; MEI, H.W.; WANG, D.L.; SHU, Q.Y.; TABIEN, R.; ZHONG, D.B.; YING, C.S.; STANSEL, J.W.; KHUSH, G.S.; PATERSON, A.H. Overdominant epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice. I. Biomass and grain yield. **Genetics**, Austin, v. 158, p. 1737–1753, 2001.

LIU, P.Y.; ZHU, J.; LOU, X.Y.; LU, Y. A method for marker-assisted selection based on QTLs with epistatic effects. **Genetica,** Dordrecht, v. 119, p. 75– 86, 2003.

MA, X.Q.; TANG J.H.; TENG W.T.; YAN J.B.; MENG Y.J.; LI, J.S. Epistatic interaction is an important genetic basis of grain yield and its components in maize. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 20, p. 41–51, 2007.

MALHOTRA, R.S.; SINGH, K.B. Detection of epistasis in chickpea. **Euphytica**, Wageningen, v. 40, p. 169–172, 1989.

MATHER, K. **The study of continuous variation** : biometrical genetics. London: Dour Publications, 1949. 162 p.

MEFFERT, L.M. The evolutionary potential of morphology and mating behavior: the role of epistasis in bottlenecked populations. In: WOLF, B.; BRODIE, E.D.; WADE, M.J. (Ed.). **Epistasis and the evolutionary process**. New York: Oxford University Press, 2000. p. 177-193.

MEI, M.; LUO, L.J.; YING, C.S.; WANG, Y.P.; YU, X.Q. Gene actions of QTL affecting several agronomic traits resolved in a recombinant inbred rice population and two testcross populations. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 107, p. 89–101, 2003.

MELCHINGER, A.E.; SCHMIDT, W.; GEIGER, H.H. Comparison of testcrosses produced from F_2 and first backcross populations in maize. **Crop Science**, Madison, v. 28, p. 743-749, 1988.

MELCHINGER, A.E.; UTZ, H.F.; PIEPHO, H.P.; ZENG, Z.B.; SCHÖN, C.C. The role of epistasis in the manifestation of heterosis: a systems-oriented approach. **Genetics**, Austin, v. 177, p. 1815–1825, 2007.

MIHALJEVIC, R.; UTZ, H.F.; MELCHINGER, A.E. No evidence for epistasis in hybrid and per se performance of elite European flint maize inbreds from generation means and QTL analyses. **Crop Science**, Madison, v. 45, p. 2605–2613, 2005.

MOLL, R.H; LINDSEY, M.F.; ROBINSON, F. Estimates of genetic variances and level of dominance in maize. **Genetics**, Austin, v. 49, p. 411-423, 1964.

MOREIRA, J.U.V; BENTO, D.A.V; SOUZA, A.P. de; SOUZA JÚNIOR, C.L. de. QTL mapping for reaction to *Phaeosphaeria* leaf spot in a tropical maize population. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v.119, p. 1361-1369, 2009.

MORETO, A.L. **Epistasia em cruzamento de feijão andino x mesoamericano**. 2008. 67 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2008.

NACIRI-GRAVEN, Y.; GOUDET, J. The additive genetic variance after bottlenecks is affected by the number of loci involved in epistatic interactions. **Evolution**, Cambridge, v. 57, p. 706–716, 2003.

NAMAYANDEH, A.; CHOUKAN, R.; MOHAHHADI, S.A.; KAMELMANESH M.M.; GHASEMI, S.; HERVAN, E.M. Genetic analysis of resistance to common smut in maize (*Zea mays L*.) using triple test cross. **African Journal of Agricultural Research,** Nairobi, v. 6, n. 3, p. 630-635, 2011.

NANDA, G.S.; SINGH, G.; CHAND, K. Detection of components of genetic variation and prediction of the frequencies of transgressive in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). **Journal of Genetics & Breeding**, Rome, v. 44, p. 63-66, 1989.

NARRO, L.A.; PEREZ, J.C.; PANDEY, S.; CROSSA, J.; SALAZAR, F.; ARIAS M.P.; FRANCO, J. Diallel and triallel analysis in an acid soil tolerant maize population. **Maydica**, Bergamo, v. 45, p. 301-308, 2000.

OPSAHL B. The discrimination of interactions and linkage in continuous variation. **Biometrics**, Washington, v. 12, n. 4, p. 415-432, Dec., 1956.

PAVLICEV, M.; KENNEY-HUNT, JP; NORGARD, E.A.; ROSEMAN, C.C; WOLF, J.B.; CHEVERUD, J.M. Genetic variation in pleiotropy: differential epistasis as a source of variation in the allometric relationship between long bone lengths and body weight. **Evolution**, Cambridge, v. 62, n. 1, p. 199–213, 2007.

PERKINS, J.M.; JINKS, J.L. Detection and estimation of genotype-environmental, linkage and epistatic components of variation for a metrical trait. **Heredity**, London v. 25, p. 157-177, 1970.

PHILLIPS, P.C. Epistasis—the essential role of gene interactions in the structure and evolution of genetic systems. **Nature Reviews Genetics**, London, v. 9, n. 11, p.855–867, Nov. 2008.

POONI, H.S.; JINKS, J.L.; JAYASEKARA; N.E.M. An investigation of gene action and genotype x environment interaction in two crosses of *Nicotiana rustica* by triple test cross and inbred line analysis. **Heredity**, London, v. 41, n. 1, p. 83-92, 1978.

POONI, H.S.; KUMAR, I.; KHUSH, G.S. A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. V. Triple test cross analysis of disomically inherited traits expressed in triploid tissues. **Heredity**, London, v. 72, p. 563-569, 1994.

POONI, H.S.; KUMAR, I.; POONI, G.S. A general method for the detection and estimation of additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. IV. triple test cross analysis for normal families and their selfs. **Heredity**, London, v. 44, p. 177-192, 1980.

PURCELL, S.; SHAM, P.C. Epistasis in quantitative trait locus linkage analysis: interaction or main effect?. **Behavior Genetics**, New York, v. 34, p. 143–152, 2004.

RAMALHO, M.A.; SANTOS, J.; ZIMMERMANN, M. **Genética quantitativa em plantas autógamas:** aplicações ao melhoramento do feijoeiro. Goiânia: UFG, 1993. 271 p.

RAMSAY, L.D.; BRADSHAWI, J.E.; KEARSEY, M.J. The inheritance of quantitative traits in *Brassica napus ssp. rapifera* (Swedes): augmented triple test cross analysis of yield. **Heredity**, London, v. 73, p. 84-91, 1994.

RAO, P.V.R.; REDDY, A.V.; REDDY, D.L.; GANESH, M. Modified triple test cross in sunflower (*Helianthus annuus* L.). **Journal of Oilseeds Research**, New Delhi, v. 21, n. 1, p. 34-35, 2004.

RASMUSSON, D.C.; PHILLIPS R.L. Plant breeding progress and genetic diversity from de novo variation and elevated epistasis. **Crop Science**, Madison, v. 37, p. 303-310, 1997.

ROBERTSON-HOYTA, L.A.; JINESB, M.P.; BALINT-KURTIC, P.J.; KLEINSCHMIDTD, C.E.; WHITED, D.G.; PAYNEE, G.A.; MARAGOSF, C.M.; MOLNÁRG, T.L.; HOLLAND, J.B. QTL mapping for fusarium ear rot and fumonisin contamination resistance in two maize populations. **Crop Science**, Madison, v. 46, p. 1734-1743, 2006.

ROFF, D.A.; EMERSON, K. Epistasis and dominance: evidence for differential effects in life history versus morphological traits. **Evolution**, Cambridge, v. 60, n. 10, p. 1981–1990, 2006.

SALEEM, M.Y.; ATTA, B.M.; CHEEMA, A.A.; MUKHTAR, Z.; HAQ, M.A. Detection of epistasis and estimation of additive and dominance components of genetic variation using triple test cross analysis in rice (O*ryza sativa* l.). **Caderno de Pesquisa Serie Biologia**, Santa Cruz do Sul, v. 17, n. 1, p. 37-50. 2005.

SANTOS, M.F. **Mapeamento de QTLs em testecrosses de milho com diferentes testadores e níveis de acidez do solo.** 2008. 167 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2008.

SAS INSTITUTE. **SAS system for windows**. Version 8.2. Cary, 2001.

SATTERTHWAITE, R.E. An approximate distribution of estimates of variance components. **Biometrics**, Washington, v. 2, n. 6, p. 110-114, 1946.

SEARLE, R.S.; CASELLA, G.; McCULLOCH, C.E. **Variance components**. New York: John Wiley, 1992. 501 p.

SILVA, A.R.; SOUZA JÚNIOR, CL. de; AGUIAR, A.M.; SOUZA, A.P. de. Estimates of genetic variance and level of dominance in a tropical maize population. I. Grain yield and plant traits. **Maydica**, Bergamo, v. 49, p. 65-71, 2004.

SILVA, D.V.F. **Epistasia em testecrosses de milho.** 2011. 88 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2011.

SILVA, F.P. da; ALVES, J.F. Estimation of epistatic, additive and dominance variation in cotton (*Gossypium hirsutum* L. r. *latifolium* Hutch). **Revista Brasileira de Genética**, Brasília, v. 6, n. 3, p. 491-504, 1983.

SILVA, J.C.; HALLAUER, A.R. Estimation of epistatic variance in Iowa stiff synthetic maize. **Journal of Heredity**, Washington, v. 66, p. 290-296, 1975.

SINGH, S. Triple test cross analysis in two wheat crosses. **Heredity**, London, v. 37, n. 2, p. 173-177, 1976.

SNAPE, J.W.; LAW, C.N.; WORLAND, A.J. A method for the detection of epistasis in chromosome substitution lines of hexaploid wheat. **Heredity**, London, v. 34, p. 297-303, 1975.

SNEDECOR, G.W.; COCHRAN, W.G. **Statistical methods**. Ames: Iowa State University Press, 1989. 503 p.

SOFI, P.A. Genetic analysis of tassel and ear characters in maize (*Zea mays* L.) using triple test cross. **Asian Journal of Plant Science**, Assiut, v. 6, p. 881-883, 2007.

SOFI, P.A.; RATHER, A.G.; VENKATESH, S. Triple test cross analysis in maize (Zea *mays* L.). **Indian Journal Crop Science**, Meerut, v. 1, p. 191-193, 2006.

SOFI, P.A.; RATHER, A.G.; WARSI, M.Z.K. Implications of epistasis in maize breeding. **International Journal of Plant Breeding and Genetics**, New York, v. 1, p. 1-11, 2007.

STUBER, C.W.; MOLL, R.H. Epistasis in maize (*Zea mays* L.). II: Comparison of selected with unselected populations. **Genetics**, Austin, v. 67, p. 137–149, 1971.

SUBBSARAMAN, N.; RANAGASAMY, S.R. Triple test cross analysis in rice. **Euphytica**, Wageningen, v. 42, p. 35-40, 1989.

SYED, N.H.; CHEN, Z.J. Molecular marker genotypes, hetrozygosity and genetic interactions explain heterosis in *Arabidopsis thaliana*. **Heredity**, London, v. 94, p. 295–304, 2005.

TABANAO, A.D.; BERNARDO, R. Genetic variation in maize breeding populations with different numbers of parents. **Crop Science**, Madison, v. 45, p. 2301-2306, 2005.

TEFERA, H.; PEAT, W.E. Genetics of grain yield and other agronomic characters in t'ef (*Eragrostis tef* Zucc Trotter). II. The triple test cross. **Euphytica**, Wageningen, v. 96, p. 193–202, 1997.

TEMPLETON, A.R. Epistasis and complex traits. In: WOLF, J.B.; BRODIE, E.D.; WADE, M.J. (Ed.). **Epistasis and the evolutionary process**. New York: Oxford University Press. 2000. p. 41–57.

VELÁSQUEZ, P.J.C.; SOUZA JÚNIOR, .C. L. de, NARRO, L.A.; PANDEY; S.; LEÓN, C. de. Genetic effects for maize traits in acid and non-acid soils. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 31, n. 1, p. 89-97, 2008.

WADE, M.J.; WRIGHT, S: Gene interaction and the shifting balance theory. **Oxford Surveys in Evolutionary Biology**, New York, v. 8, p. 33-62, 1992.

WOLF, D.P.; PETERNELLI, L.A.; HALLAUER, A.R. Estimates of genetic variance in an F_2 maize population. **Journal of Heredity***,* Washington, v. 91, p. 384-391, 2000.

WOLF, J.B.; LEAMYE, L.J. ROUTMAN, E.J; CHEVERUD, J.M. Epistatic pleiotropy and the genetic architecture of covariation within early and late-developing skull trait complexes in mice. **Genetics**, Austin, v. 171, p. 683–694, 2005.

WOLF, J.B.; POMP, D.; EISEN, E.J.; CHEVERUD, J.M.; LEAMYE, L.J. The contribution of epistatic pleiotropy to the genetic architecture of covariation among polygenic traits in mice. **Evolution & Development**, Malden, Mass., US, v. 8, n. 5, p. 468–476, 2006.

WOLF, P.; HALLAUER, A.R. Triple testcross analysis to detect epistasis in maize. **Crop Science**, Madison, v.37, p.763-770, 1997.

WRIGHT, S. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. In: INTERNATIONAL CONGRESS OF GENETICS, 6., 1932, Chicago. **Proceedings…** Chicago, 1932. v. 1, p. 356-366. Disponível em: <http://www.esp.org/books/6th-congress/facsimile/contents/6th-cong-p356-wright.pdf>. Acesso em: 09 jul. 2011.

YU, S.B.; LI, J.X.; XU, C.G.; TAN, Y.F.; GAO, Y.J.; LI, X.H.; ZHANG, Q.; MAROOF, M.A. Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, Washington, v. 94, p. 9226–9231, 1997.

ZAFAR, M.; KHAN, S.A.; CHOWDHRY, A.M.; BHATTI, A.M. Triple test cross analysis for salinity tolerance in wheat. **Pakistan Journal of Agricultural Sciences**, Faisalabad, v. 45, n. 3, p. 40-43. 2008

ANEXOS

Anexo A - Ambientes, nome dos locais, data de plantio e breve descrição dos ambientes utilizados para a avaliação dos experimentos

Ambientes	Local e data ` de plantio	Época de semeadura	Irrigação	Características mais ressaltantes do solo e tipo de adubação
Ambiente 1	Estação Experimental Anhembi-I (EEA-I). 17/12/2008	2ª. época	Presente	Textura arenosa, fertilidade natural moderada e adubação básica baseada em N-P_2O_5-K_2O
Ambiente 2	Estação Experimental Anhembi-II (EEA-II). 17/12/2008	2ª. época	Presente	Textura arenosa, fertilidade natural moderada e adubação básica com fórmula baseada em N e K_2O.
Ambiente 3	Estação Experimental Caterpilar (EEC), 28/11/2008	1ª. época	Ausente	Textura média, baixa fertilidade natural e adubação básica baseada em N-P_2O_5-K_2O.
Ambiente 4	Estação Experimental Caterpilar (EEC), 14/01/2009	2ª. época	Ausente	Textura média, baixa fertilidade natural e adubação básica baseada em N-P_2O_5-K_2O.
Ambiente 5	Estação Experimental Anhembi-I. 17/11/2008	1ª. época	Presente	Textura arenosa, fertilidade natural moderada e adubação básica com fórmula baseada em N-P_2O_5-K_2O.
Ambiente 6	Estação Experimental Anhembi-II, 17/11/2008	1ª. época	Presente	Textura arenosa, fertilidade natural moderada e adubação básica com fórmula baseada em N e K_2O.
Ambiente 7	Estação Experimental Anhembi-I. 03/11/2009	1ª. época	Presente	Textura arenosa, fertilidade natural moderada e adubação básica baseada em N-P_2O_5-K_2O
Ambiente 8	Estação Experimental Anhembi-II. 03/11/2009	1ª. época	Presente	Textura arenosa, fertilidade natural moderada e adubação básica com fórmula baseada em N e K_2O
Ambiente 9	Estação Experimental Caterpilar (EEC). 09/11/2009	1ª. época	Ausente	Textura média, baixa fertilidade natural e adubação básica baseada em N-P_2O_5-K_2O.
Ambiente 10	Estação Experimental Anhembi-I. 11/12/2009	2ª. época	Presente	Textura arenosa, fertilidade natural moderada e adubação básica com fórmula baseada em N-P_2O_5-K_2O.
Ambiente 11	Estação Experimental Caterpilar (EEC), 08/01/2010	2ª. época	Ausente	Textura média, baixa fertilidade natural e adubação básica baseada em N-P_2O_5-K_2O.

Anexo B - Equações propostas por Kersey e Pooni (1998) para a estimativa das somas de quadrados da epistasia na análise do TTC

A eq. (35) estima a soma de quadrados necessária para testar o efeito da epistasia aditiva x aditiva [$SQ(Ep_{aa})$] e é equivalente ao contraste ortogonal $C_2 = (G_{RC1} + G_{RC1} vs 2G_{RC3})$ obtido na análise da variância do TTC.

$$SQ(Ep_{aa}) = r\left[\sum_{i=1}^{n}(\overline{RC}_{L1i}) + (\overline{RC}_{L2i}) - (2\overline{RC}_{F1i})\right]^2 \Big/ \sum_{i=1}^{3}(\lambda_i^2)\, x\, n \qquad (35)$$

em que $\overline{RC}_{L1i}), (\overline{RC}_{L2i})$ e $(\overline{RC}_{F1i})$ referem-se a média da *i–ésima* planta F_2 retrocruzada para o genitor 1, 2 e para a F_1, respectivamente; *n* é o número de plantas F_2 amostradas na população, *r* o número de observações envolvida na obtenção da média de cada grupo de progênie e $\sum \lambda_i^2$ é a somatória dos coeficientes quadráticos ($\sum \lambda_i^2 = 1^2 + 1^2 + 2^2 = 6$) dos três grupos de progênies.

A soma de quadrados para testar o efeito da epistasia total [$SQ(Ep_{Total})$] é estimada segundo a eq. (36).

$$SQ(Ep_{Total}) = r\sum_{i=1}^{n}(\overline{RC}_{L1i} + \overline{RC}_{L2i} - 2\overline{RC}_{F1i})^2 \Big/ \sum \lambda_i^2 \qquad (36)$$

A subtração da epistasia aditiva x aditiva da epistasia total (eq. 37), fornece a soma de quadrados para a estimação do resto da epistasia (epistasia aditiva x dominante e/ou dominante x dominante) [$SQ(Ep_{ad+dd})$], do mesmo modo como o obtido com o contraste ortogonal $Px(G_{RC1} + G_{RC1} vs 2G_{RC3})$ da análise de variância do TTC.

$$SQ(Ep_{ad+dd}) = SQ(Ep_{Total}) - SQ(Ep_{aa}) \qquad (37)$$

Os testes *F* para a epistasia aditiva x aditiva, para a epistasia total e para a epistasia não aditiva são realizados pelas eq. (38), (39) e (40), respectivamente, (ETA-NDU; OPENSHAW, 1999), sendo essas iguais às utilizadas nas análises de variâncias do delineamento TTC.

$$F_{(Ep\ aa)(0,05\ GL1,GL2)} = r\left[\sum_{i=1}^{n}(\overline{RC}_{L1i}) + (\overline{RC}_{L2i}) - (2\overline{RC}_{F1i})\right]^2 \Big/ 6nQM_S \qquad (38)$$

sendo $F_{(Ep\ aa)}$ o teste *F* usual a 5% de probabilidade para a epistasia do tipo aditiva x aditiva, com $_{GL1}$ e $_{GL2}$ graus de libertadade, onde $_{GL1}$ é igual a um (1) e $_{GL2}$ refere-se aos graus de liberdade associados ao resíduo apropriado para testar o efeito da epistasia aditiva x aditiva, estimados segundo a expressão de Satterwaite (1946) e QM_S é o quadrado médio composto, que representa resíduo obtido segundo as esperanças matemáticas da análises de variância conjunta.

$$F_{(Ep_{Total})(GL1,GL2))} = r\sum_{i=1}^{n}(R\overline{C}_{L1_i} + R\overline{C}_{L2_i} - 2R\overline{C}_{F1_i})^2 \Big/ 6nQM_R \qquad (39)$$

sendo $F_{(Ep_{Total})(GL1,GL2))}$ o teste *F* para a epistasia total ao 5% de probabilidade, com $_{GL1}$ e $_{GL2}$ graus de liberdade, onde $_{GL1}$ é igual a 100, enquanto que $_{GL2}$ refere-se aos graus de liberdade do resíduo e QM_R é o quadrado médio do resíduo apropriado para testar a epistasia total (Ep_{Total}x *E*) segundo a análise de variância conjunta, que neste estudo correspondeu ao quadrado médio do erro, uma vez que a fonte de variação Ep_{Total}x *E* não foi significativa.

$$F_{(Ep_{ad+dd})(GL1,GL2))} = \left\lfloor SQ(Ep_{Total}) - SQ(Ep_{aa})\right\rfloor \Big/ (n-1)xQM_{Ep_{ad+dd}xE} \qquad (40)$$

sendo $F_{(Ep_{ad+dd})(GL1,GL2))}$ o teste *F* para a epistasia não aditiva a 5% de probabilidade, $_{GL1}$ é igual a (n-1), $_{GL2}$ os graus de liberdade da interação epistasia não aditiva x ambientes, que é o resíduo apropriado para testar a fonte de variação da epistasia não aditiva e $QM_{Ep_{ad+dd}xE}$ é o quadrado médio da interação dos efeitos epistáticos não aditivos x ambientes.

Anexo C-1 - Valores e significâncias dos quadrados médios das análises de variâncias no ambiente 1, coeficientes de variação experimental (CV), médias dos retrocruzamentos com os genitores L-08-05F, L-38-05D e com a F_1, média geral e diferença mínima significativa (DMS) para a produção de grãos (PG, t ha^{-1}) e seus componentes

		Quadrados médios (QM)								
Fonte de Variação	GL	PG	$Prol^{-1}$	CE^{-1}	DE^{-2}	DS^{-2}	NF	NGF	CGr^{-2}	P300
Repetição (Rep)	1	0,10 ns	3,98 **	0,11 ns	58,78 **	0,34 ns	0,26 ns	43,63 *	12,56 **	567,07 *
Bloco/(Rep)	38	4,45 **	0,25 *	8,36 ns	4,39 *	0,91 ns	0,41 ns	8,43 ns	0,74 *	59,75 *
Progênies (P)	99	7,43 **	0,39 **	19,09 **	8,80 **	3,06 **	1,52 **	17,67 **	0,97 **	150,70 **
Gerações de RC (G_{RC})	2	5,95 ns	0,78 *	249,37 **	64,55 **	25,55 **	12,30 **	9,30 ns	3,50 **	369,70 **
G_{RC1}vsG_{RC2} (C_1)	1	11,72 ns	1,36 *	484,83 **	128,14 **	47,47 **	21,72 **	1,46 ns	4,91 *	600,60 **
$G_{RC1}+G_{RC2}-2G_{RC3}$ (C_2) (Ep_{aa})	1	0,17 ns	0,21 ns	13,91 ns	0,96 ns	3,63 *	2,88 *	17,14 ns	2,09 *	136,88 ns
P x G_{RC}	198	2,63 **	0,21 *	10,66 *	4,38 **	0,83 *	0,42 ns	7,92 *	0,68 **	71,04 **
Px $C_{1\,(Dominância)}$	99	3,75 **	0,24 **	10,77 *	5,06 **	0,78 ns	0,37 ns	8,65 **	0,88 **	76,72 **
P x C_2 (Ep_{ad+dd})	99	1,50 ns	0,18 ns	10,55 *	3,70 *	0,89 *	0,48 ns	7,18 ns	0,48 ns	65,43 **
Epistasia Total	100	1,49 ns	0,18 ns	10,58 *	3,67 ns	0,91 *	0,50 ns	7,28 ns	0,50 ns	66,15 **
Erro	261$	1,57	0,16	7,89	2,83	0,67	0,44	5,83	0,46	40,21
CV (%)		17,62	14,15	5,91	3,72	3,47	4,70	6,86	6,29	7,60
Média G_{RC1}		7,27	0,86	15,35	4,57	2,39	14,34	35,14	1,09	84,99
Média G_{RC2}		6,93	0,90	14,65	4,46	2,32	13,87	35,02	1,07	82,59
Média G_{RC3}		7,14	0,89	15,10	4,52	2,34	14,25	35,44	1,09	82,75
Média geral		7,11	0,89	15,03	4,52	2,35	14,15	35,20	1,08	83,45
DMS		0,17	0,03	0,18	0,03	0,02	0,13	-	0,01	1,25

ns *e** não significativo, significativo a 5 e 1% de probabilidade pelo teste de F, respectivamente. Prol; CE; DE; DS; NF; NGF; CGr e P300 prolificidade (N° de espigas $planta^{-1}$); comprimento de espiga (cm); diâmetro de espiga (cm); diâmetro de sabugo (cm); número. de fileiras $espiga^{-1}$; número. de grãos $fileiras^{-1}$; comprimento de grãos (cm) e peso de 300 grãos (g), respectivamente. Ep_{aa} e Ep_{ad+dd} referem-se a epistasia aditiva x aditiva e epistasia de tipo não aditivo, respectivamente. $ Graus de liberdade do resíduo foi 260, para P300. [1], [2], quadrados médios multiplicados por 10^{-1} e 10^{-2}, respectivamente, RC é retrocruzamento. G_{RC1}, G_{RC2} e G_{RC3} são as gerações de retrocruzamentos com os genitores L-08-05F, L-38-05D e com a F_1, respectivamente.

Anexo C-2 - Valores e significâncias dos quadrados médios das análises de variâncias no ambiente 2, coeficientes de variação experimental (CV), médias dos retrocruzamentos com os genitores L-08-05F, L-38-05D e com a F_1, média geral e diferença mínima significativa (DMS) para a produção de grãos (PG, t ha^{-1}) e seus componentes

		Quadrados médios (QM)								
Fonte de Variação	GL	PG	$Prol^{-1}$	CE	DE^{-1}	DS^{-1}	NF	NGF	CGr^{-2}	P300
Repetição (Rep)	1	23,81 ns	46,17 **	60,22 **	23,62 ns	110,05 **	1,33 ns	1463,49 **	5884,69 **	1687,36 **
Bloco/(Rep)	38	6,51 **	3,46 **	1,73 **	12,66 **	1,10 ns	0,91 *	22,82 **	185,29 **	161,30 **
Progênies (P)	99	5,47 **	2,94 **	3,10 **	11,02 **	4,25 **	1,88 **	28,03 **	111,90 **	154,97 **
Gerações de RC (G_{RC})	2	23,80 **	1,34 ns	24,61 **	36,89 **	40,35 **	12,83 **	29,36 ns	53,01 ns	95,31 ns
G_{RC1}vsG_{RC2} (C_1)	1	46,47 **	2,61 ns	48,83 **	73,60 **	74,52 **	23,94 **	35,30 ns	0,07 ns	16,06 ns
$G_{RC1}+G_{RC2}-2G_{RC3}$ (C_2) (Ep_{aa})	1	1,15 ns	0,06 ns	0,38 ns	0,19 ns	6,24 *	1,70 ns	23,32 ns	105,95 ns	174,73 ns
P x G_{RC}	198	3,64 **	1,83 ns	1,13 ns	4,31 *	1,11 **	0,61 ns	9,92 ns	64,11 *	72,63 *
Px $C_{1\,(Dominância)}$	99	5,36 **	2,01 ns	1,48 **	5,12 **	1,24 **	0,47 ns	11,59 ns	80,32 **	77,70 *
P x C_2 (Ep_{ad+dd})	99	1,93 ns	1,65 ns	0,77 ns	3,49 ns	0,98 ns	0,75 *	8,33 ns	47,67 ns	67,37 ns
Epistasia Total	100	1,92 ns	1,63 ns	0,77 ns	3,46 ns	1,04 ns	0,76 *	8,47 ns	48,25 ns	68,44 ns
Erro	255	1,98	1,83	0,94	3,24	0,82	0,56	9,92	47,77	54,19
CV (%)		20,04	14,62	6,38	4,04	3,84	5,29	8,66	6,57	8,72
Média G_{RC1}		7,40	0,93	15,54	4,50	2,41	14,35	36,49	1,05	84,99
Média G_{RC2}		6,71	0,92	14,83	4,41	2,32	13,85	35,90	1,05	84,53
Média G_{RC3}		6,96	0,93	15,25	4,46	2,34	14,18	36,66	1,06	83,84
Média geral		7,02	0,93	15,21	4,46	2,36	14,13	36,35	1,05	84,45
DMS		0,20		0,19	0,04	0,02	0,15	0,62	-	-

ns *e** não significativo, significativo a 5 e 1% de probabilidade pelo teste de F, respectivamente. Prol; CE; DE; DS; NF; NGF; CGr e P300 prolificidade (N° de espigas $planta^{-1}$); comprimento de espiga (cm); diâmetro de espiga (cm); diâmetro de sabugo (cm); número. de fileiras $espiga^{-1}$; número. de grãos $fileiras^{-1}$; comprimento de grãos (cm) e peso de 300 grãos (g), respectivamente. Ep_{aa} e Ep_{ad+dd} referem-se a epistasia aditiva x aditiva e epistasia de tipo não aditivo, respectivamente. $ Graus de liberdade do resíduo foi 260, para P300. [1], [2], quadrados médios multiplicados por 10^{-1} e 10^{-2}, respectivamente, RC é retrocruzamento. G_{RC1}, G_{RC2} e G_{RC3} são as gerações de retrocruzamentos com os genitores L-08-05F, L-38-05D e com a F_1, respectivamente.

Anexo C-3 - Valores e significâncias dos quadrados médios das análises de variâncias no ambiente 3, coeficientes de variação experimental (CV), médias dos retrocruzamentos com os genitores L-08-05F, L-38-05D e com a F_1, média geral e diferença mínima significativa (DMS) para a produção de grãos (PG, t ha^{-1}) e seus componentes

		Quadrados médios (QM)								
Fonte de Variação	GL	PG^{-2}	$Prol^{-1}$	CE	DE^{-2}	DS^{-1}	NF	NGF	CGr^{-1}	P300
Repetição (Rep)	1	170,71 ns	0,17 ns	1,04 ns	33,00 ns	10,74 **	0,69 ns	3,32 ns	6,64 **	792,74 **
Bloco/(Rep)	38	240,89 ns	2,03 ns	0,63 *	30,69 *	0,31 ns	0,40 ns	5,02 ns	0,70 **	67,02 ns
Progênies (P)	99	568,67 **	3,31 *	1,42 **	67,74 **	3,85 **	1,71 **	12,41 **	0,72 *	197,62 **
Gerações de RC (G_{RC})	2	2188,02 **	2,01 ns	19,24 **	335,22 **	48,06 **	14,48 **	0,12 ns	0,58 ns	240,33 *
G_{RC1}vsG_{RC2} (C_1)	1	4376,02 **	0,78 ns	37,97 **	669,94 **	92,77 **	28,36 **	0,20 ns	0,49 ns	479,37 *
$G_{RC1}+G_{RC2}-2G_{RC3}$ (C_2) (Ep_{aa})	1	0,01 ns	3,23 ns	0,50 ns	0,49 ns	3,24 ns	0,61 ns	0,03 ns	0,66 ns	1,29 ns
P x G_{RC}	198	335,02 **	2,71 ns	0,71 **	31,96 **	0,96 **	0,53 *	6,84 **	0,54 **	66,97 ns
Px $C_{1\,(Dominância)}$	99	509,71 **	3,66 **	0,97 **	41,66 **	0,94 **	0,55 *	9,16 **	0,68 **	75,90 ns
P x C_2 (Ep_{ad+dd})	99	160,33 ns	1,76 ns	0,45 ns	22,25 ns	0,98 **	0,52 ns	4,51 ns	0,41 ns	58,03 ns
Epistasia Total	100	158,73 ns	1,77 ns	0,45 ns	22,03 ns	1,00 **	0,52 ns	4,46	0,41 ns	57,47 ns
Erro	261	169,18	2,33	0,43	18,56	0,51	0,42	3,85	0,35	65,90
CV (%)		18,28	14,750	4,27	3,13	3,05	4,55	5,29	5,90	10,13
Média G_{RC1}		7,45	1,02	15,60	4,40	2,40	14,45	37,10	1,00	81,27
Média G_{RC2}		6,79	1,03	14,99	4,32	2,30	13,92	37,06	1,01	79,09
Média G_{RC3}		7,12	1,04	15,23	4,36	2,33	14,25	37,09	1,01	80,08
Média geral		7,12	1,03	15,28	4,36	2,34	14,21	37,08	1,01	80,15
DMS		0,18	-	0,13	0,03	0,01	0,13	-	-	1,60

ns *e** não significativo, significativo a 5 e 1% de probabilidade pelo teste de F, respectivamente. Prol; CE; DE; DS; NF; NGF; CGr e P300 prolificidade (N° de espigas $planta^{-1}$); comprimento de espiga (cm); diâmetro de espiga (cm); diâmetro de sabugo (cm); número. de fileiras $espiga^{-1}$; número. de grãos $fileiras^{-1}$; comprimento de grãos (cm) e peso de 300 grãos (g), respectivamente. Ep_{aa} e Ep_{ad+dd} referem-se a epistasia aditiva x aditiva e epistasia de tipo não aditivo, respectivamente. $ Graus de liberdade do resíduo foi 260, para P300. [1], [2], quadrados médios multiplicados por 10^{-1} e 10^{-2}, respectivamente. RC é retrocruzamento. G_{RC1}, G_{RC2} e G_{RC3} são as gerações de retrocruzamentos com os genitores L-08-05F, L-38-05D e com a F_1, respectivamente.

Anexo C-4 - Valores e significâncias dos quadrados médios das análises de variâncias no ambiente 4, coeficientes de variação experimental (CV), médias dos retrocruzamentos com os genitores L-08-05F, L-38-05D e com a F_1, média geral e diferença mínima significativa (DMS) para a produção de grãos (PG, t ha^{-1}) e seus componentes

		Quadrados médios (QM)								
Fonte de Variação	GL	PG	$Prol^{-2}$	CE	DE^{-1}	DS^{-2}	NF	NGF	CGr^{-2}	P300
Repetição (Rep)	1	34,33 **	96,64 **	22,61 **	13,95 **	232,13 **	16,98 **	401,29 **	2,95 *	1104,58 **
Bloco/(Rep)	38	2,13 *	2,65 *	0,80 ns	0,35 ns	0,82 ns	0,57 ns	7,63 ns	0,67 ns	82,01 *
Progênies (P)	99	4,85 **	2,60 **	2,10 **	0,89 **	3,64 **	2,01 **	22,43 **	0,97 **	189,54 **
Gerações de RC (G_{RC})	2	34,79 **	2,07 ns	26,74 **	11,97 **	38,36 **	5,03 **	50,76 **	5,79 **	752,09 **
G_{RC1}vsG_{RC2} (C_1)	1	67,01 **	3,44 ns	53,16 **	22,53 **	68,05 **	10,04 **	99,64 **	11,42 **	1285,49 **
$G_{RC1}+G_{RC2}-2G_{RC3}$ (C_2) (Ep_{aa})	1	2,57 ns	0,70 ns	0,36 ns	1,44 *	8,83 **	0,02 ns	1,98 ns	0,17 ns	222,06 ns
P x G_{RC}	198	2,68 **	2,18 *	1,10 **	0,42 **	0,82 ns	0,57 ns	9,13 *	0,64 *	89,89 **
Px $C_{1\,(Dominância)}$	99	3,99 **	2,70 **	1,22 **	0,51 **	0,82 ns	0,56 ns	10,92 **	0,78 **	89,40 **
P x C_2 (Ep_{ad+dd})	99	1,37 ns	1,66 ns	0,97 *	0,34 ns	0,81 ns	0,59 ns	7,27 ns	0,50 ns	90,32 **
Epistasia Total	100	1,38 ns	1,65 ns	0,96 *	0,35 ns	0,89 ns	0,58 ns	7,22 ns	0,49 ns	91,64 **
Erro	261$	1,42	1,61	0,74	0,31	0,69	0,50	6,72	0,48	56,05
CV (%)		20,75	14,77	5,94	4,08	3,56	4,98	7,67	7,02	9,87
Média G_{RC1}		6,21	0,87	14,82	4,39	2,39	14,32	34,34	1,00	78,11
Média G_{RC2}		5,39	0,85	14,09	4,24	2,30	14,00	33,33	0,97	74,49
Média G_{RC3}		5,66	0,86	14,40	4,28	2,32	14,14	33,72	0,98	74,89
Média geral		5,75	0,86	14,44	4,31	2,34	14,15	33,80	0,99	75,83
DMS		0,17	-	0,17	0,04	0,02	0,14	0,51	0,01	1,48

ns *e** não significativo, significativo a 5 e 1% de probabilidade pelo teste de F, respectivamente. Prol; CE; DE; DS; NF; NGF; CGr e P300 prolificidade (N° de espigas $planta^{-1}$); comprimento de espiga (cm); diâmetro de espiga (cm); diâmetro de sabugo (cm); número. de fileiras $espiga^{-1}$; número. de grãos $fileiras^{-1}$; comprimento de grãos (cm) e peso de 300 grãos (g), respectivamente. Ep_{aa} e Ep_{ad+dd} referem-se a epistasia aditiva x aditiva e epistasia de tipo não aditivo, respectivamente. $ Graus de liberdade do resíduo foi 260, para P300. [1], [2], quadrados médios multiplicados por 10^{-1} e 10^{-2}, respectivamente. RC é retrocruzamento. G_{RC1}, G_{RC2} e G_{RC3} são as gerações de retrocruzamentos com os genitores L-08-05F, L-38-05D e com a F_1, respectivamente.

Anexo C-5 - Valores e significâncias dos quadrados médios das análises de variâncias no ambiente 5, coeficientes de variação experimental (CV), médias dos retrocruzamentos com os genitores L-08-05F, L-38-05D e com a F_1, média geral e diferença mínima significativa (DMS) para a produção de grãos (PG, t ha^{-1}) e seus componentes

		Quadrados médios (QM)								
Fonte de Variação	GL	PG	$Prol^{-2}$	CE^{-1}	DE^{-1}	DS^{-2}	NF	NGF	CGr^{-2}	P300
Repetição (Rep)	1	6,29 ns	6,02 ns	591,00 **	3,41 **	35,90 **	6,82 **	518,32 **	35,03 **	1059,07 **
Bloco/(Rep)	38	2,63 *	1,47 ns	5,49 ns	0,24 ns	0,90 **	0,53 ns	3,84 ns	0,52 ns	54,56 ns
Progênies (P)	99	8,56 **	4,15 **	20,08 **	0,99 **	3,28 **	2,04 **	19,72 **	1,12 **	145,77 **
Gerações de RC (G_{RC})	2	0,12 ns	12,26 **	184,74 **	0,95 ns	33,53 **	8,25 **	89,86 **	2,96 *	323,32 **
G_{RC1}vsG_{RC2} (C_1)	1	0,02 ns	22,18 **	369,42 **	0,82 ns	59,29 **	16,32 **	162,56 **	5,86 *	336,14 *
$G_{RC1}+G_{RC2}-2G_{RC3}$ (C_2) (Ep_{aa})	1	0,22 ns	2,34 ns	0,07 ns	1,08 ns	7,76 **	0,17 ns	17,15 ns	0,07 ns	310,50 *
P x G_{RC}	198	3,29 **	2,07 ns	7,66 **	0,41 *	0,87 **	0,61 *	7,67 **	0,84 *	51,15 ns
Px $C_{1\,(Dominância)}$	99	5,26 **	2,86 **	9,25 **	0,47 **	0,81 **	0,56 ns	9,68 **	1,00 **	54,54 ns
P x C_2 (Ep_{ad+dd})	99	1,31 ns	1,28 ns	6,08 *	0,35 ns	0,94 **	0,65 *	5,66 ns	0,68 ns	47,75 ns
Epistasia Total	100	1,30 ns	1,29 ns	6,02 *	0,36 ns	1,01 **	0,65 *	5,77 ns	0,68 ns	50,38 ns
Erro	260	1,57	1,67	4,57	0,31	0,48	0,45	4,93	0,64	41,97
CV (%)		16,91	13,830	4,40	3,85	2,93	6,04	6,04	7,18	7,45
Média G_{RC1}		7,44	0,91	15,67	4,62	2,42	14,75	37,29	1,10	86,55
Média G_{RC2}		7,43	0,95	15,06	4,59	2,34	14,34	36,01	1,13	88,39
Média G_{RC3}		7,39	0,94	15,37	4,58	2,35	14,59	37,00	1,11	85,95
Média geral		7,42	0,94	15,37	4,60	2,37	36,76	36,76	1,11	86,96
DMS		-	0,03	0,13	0,04	0,01	0,13	0,44	0,02	1,28

ns *e** não significativo, significativo a 5 e 1% de probabilidade pelo teste de F, respectivamente. Prol; CE; DE; DS; NF; NGF; CGr e P300 prolificidade (N° de espigas $planta^{-1}$); comprimento de espiga (cm); diâmetro de espiga (cm); diâmetro de sabugo (cm); número. de fileiras $espiga^{-1}$; número. de grãos $fileiras^{-1}$; comprimento de grãos (cm) e peso de 300 grãos (g), respectivamente. Ep_{aa} e Ep_{ad+dd} referem-se a epistasia aditiva x aditiva e epistasia de tipo não aditivo, respectivamente. $ Graus de liberdade do resíduo foi 260, para P300. [1], [2], quadrados médios multiplicados por 10^{-1} e 10^{-2}, respectivamente. RC é retrocruzamento. G_{RC1}, G_{RC2} e G_{RC3} são as gerações de retrocruzamentos com os genitores L-08-05F, L-38-05D e com a F_1, respectivamente.

Anexo C-6 - Valores e significâncias dos quadrados médios das análises de variâncias no ambiente 6, coeficientes de variação experimental (CV), médias dos retrocruzamentos com os genitores L-08-05F, L-38-05D e com a F_1, média geral e diferença mínima significativa (DMS) para a produção de grãos (PG, t ha^{-1}) e seus componentes

		Quadrados médios (QM)								
Fonte de Variação	GL	PG	$Prol^{-2}$	CE	DE^{-1}	DS^{-1}	NF	NGF	CGr^{-1}	P300
Repetição (Rep)	1	0,34 ns	7,56 ns	1,92 ns	13,34 **	0,35 ns	1,19 ns	0,29 ns	2,34 *	52,45 ns
Bloco/(Rep)	38	2,21 **	19,11 ns	0,49 ns	1,31 ns	0,46 ns	0,46 ns	5,61 ns	0,28 ns	60,72 ns
Progênies (P)	99	7,46 **	37,91 **	1,76 **	6,28 **	3,18 **	1,94 **	17,45 **	0,63 **	144,46 **
Gerações de RC (G_{RC})	2	2,23 ns	11,96 ns	23,75 **	7,75 ns	22,24 **	16,12 **	63,23 **	1,47 *	519,07 **
G_{RC1}vsG_{RC2} (C_1)	1	2,29 ns	23,26 ns	47,41 **	10,12 ns	42,28 **	32,17 **	123,68 **	2,76 *	1018,68 **
$G_{RC1}+G_{RC2}-2G_{RC3}$ (C_2) (Ep_{aa})	1	2,17 ns	0,66 ns	0,07 ns	5,34 ns	2,15 ns	0,09 ns	2,65 ns	0,19 ns	20,37 ns
P x G_{RC}	198	3,78 **	25,96 **	0,69 **	2,55 **	0,59 ns	0,58 **	7,04 *	0,43 **	57,84 *
Px $C_{1\,(Dominância)}$	99	5,63 **	31,89 **	0,72 **	3,10 **	0,56 ns	0,49 ns	8,24 **	0,54 **	53,37 ns
P x C_2 (Ep_{ad+dd})	99	1,92 **	20,03 *	0,66 **	2,01 *	0,62 ns	0,67 **	5,75 ns	0,32 *	62,38 **
Epistasia Total	100	1,92 **	19,84 *	0,65 **	2,04 **	0,64 ns	0,67 **	5,72 ns	0,31 *	61,96 *
Erro	261$	1,29	14,27	0,43	1,39	0,49	0,42	5,52	0,23	42,84
CV (%)		15,10	14,250	4,26	2,58	2,98	4,47	6,52	4,27	7,63
Média G_{RC1}		7,63	0,83	15,69	4,60	2,39	14,79	36,66	1,11	84,35
Média G_{RC2}		7,48	0,85	15,00	4,57	2,32	14,22	35,55	1,12	87,62
Média G_{RC3}		7,42	0,84	15,32	4,56	2,34	14,53	35,96	1,11	85,55
Média geral		7,51	0,84	15,34	4,58	2,35	14,51	36,06	1,11	85,84
DMS		0,16	-	0,13	0,02	0,01	0,13	0,46	0,01	1,29

ns *e** não significativo, significativo a 5 e 1% de probabilidade pelo teste de F, respectivamente. Prol; CE; DE; DS; NF; NGF; CGr e P300 prolificidade (N° de espigas $planta^{-1}$); comprimento de espiga (cm); diâmetro de espiga (cm); diâmetro de sabugo (cm); número. de fileiras $espiga^{-1}$; número. de grãos $fileiras^{-1}$; comprimento de grãos (cm) e peso de 300 grãos (g), respectivamente. Ep_{aa} e Ep_{ad+dd} referem-se a epistasia aditiva x aditiva e epistasia de tipo não aditivo, respectivamente. $ Graus de liberdade do resíduo foi 260, para P300. [1], [2], quadrados médios multiplicados por 10^{-1} e 10^{-2}, respectivamente. RC é retrocruzamento. G_{RC1}, G_{RC2} e G_{RC3} são as gerações de retrocruzamentos com os genitores L-08-05F, L-38-05D e com a F_1, respectivamente.

Anexo C-7 - Valores e significâncias dos quadrados médios das análises de variâncias no ambiente 7, coeficientes de variação experimental (CV), médias dos retrocruzamentos com os genitores L-08-05F, L-38-05D e com a F_1, média geral e diferença mínima significativa (DMS) para a produção de grãos (PG, t ha^{-1}) e seus componentes

		Quadrados médios (QM)								
Fonte de Variação	GL	PG	$Prol^{-3}$	CE	DE^{-1}	DS^{-2}	NF	NGF	CGr^{-2}	P300
Repetição (Rep)	1	42,32 *	0,03 ns	85,79 **	104,44 **	344,74 **	1,00 ns	552,38 **	47,26 **	2344,72 **
Bloco/(Rep)	38	4,01 **	24,68 **	1,11 **	0,40 **	1,10 **	0,30 ns	9,86 **	0,56 **	81,94 **
Progênies (P)	99	6,50 **	21,12 **	2,22 **	0,98 **	4,76 **	2,38 **	18,36 **	1,01 **	180,17 **
Gerações de RC (G_{RC})	2	3,66 ns	393,07 **	7,81 **	0,95 ns	36,26 **	11,01 **	24,62 ns	2,26 **	103,68 ns
G_{RC1}vsG_{RC2} (C_1)	1	7,24 ns	701,16 **	9,51 **	1,90 *	68,64 **	22,00 **	6,01 ns	3,86 *	205,58 ns
$G_{RC1}+G_{RC2}-2G_{RC3}$ (C_2) (Ep_{aa})	1	0,09 ns	84,99 **	6,10 **	0,01 ns	3,89 ns	0,02 ns	43,23 **	0,66 ns	1,78 ns
P x G_{RC}	198	2,97 **	15,26 *	0,88 **	0,36 **	1,00 **	0,43 ns	8,74 **	0,46 **	64,42 **
Px $C_{1\,(Dominância)}$	99	4,81 **	19,59 **	1,10 **	0,46 **	0,96 **	0,45 ns	12,67 **	0,62 **	70,35 **
P x C_2 (Ep_{ad+dd})	99	1,13 ns	10,94 ns	0,65 *	0,27 **	1,03 **	0,42 ns	4,81 ns	0,30 ns	58,48 ns
Epistasia Total	100	1,12 ns	11,68 ns	0,71 **	0,26 *	1,06 **	0,42 ns	5,19 ns	0,30 ns	57,92 ns
Erro	261$	0,92	11,28	0,46	0,18	0,61	0,48	4,01	0,31	45,57
CV (%)		13,41	11,43	4,37	3,13	3,33	4,81	5,40	5,63	8,71
Média G_{RC1}		7,02	0,88	15,70	4,35	2,40	14,64	36,77	0,97	76,84
Média G_{RC2}		7,29	0,96	15,39	4,31	2,32	14,17	37,01	0,99	78,28
Média G_{RC3}		7,13	0,95	15,76	4,33	2,34	14,39	37,46	0,99	77,45
Média geral		7,15	0,93	15,62	4,33	2,36	14,40	37,078	0,99	77,53
DMS		0,13	0,02	0,13	0,03	0,02	0,14	0,394	0,01	1,33

ns *e** não significativo, significativo a 5 e 1% de probabilidade pelo teste de F, respectivamente. Prol; CE; DE; DS; NF; NGF; CGr e P300 prolificidade (N° de espigas $planta^{-1}$); comprimento de espiga (cm); diâmetro de espiga (cm); diâmetro de sabugo (cm); número. de fileiras $espiga^{-1}$; número. de grãos $fileiras^{-1}$; comprimento de grãos (cm) e peso de 300 grãos (g), respectivamente. Ep_{aa} e Ep_{ad+dd} referem-se a epistasia aditiva x aditiva e epistasia de tipo não aditivo, respectivamente. $ Graus de liberdade do resíduo foi 260, para P300. [1], [2], quadrados médios multiplicados por 10^{-1} e 10^{-2}, respectivamente. RC é retrocruzamento. G_{RC1}, G_{RC2} e G_{RC3} são as gerações de retrocruzamentos com os genitores L-08-05F, L-38-05D e com a F_1, respectivamente.

Anexo C-8 - Valores e significâncias dos quadrados médios das análises de variâncias no ambiente 8, coeficientes de variação experimental (CV), médias dos retrocruzamentos com os genitores L-08-05F, L-38-05D e com a F_1, média geral e diferença mínima significativa (DMS) para a produção de grãos (PG, t ha^{-1}) e seus componentes

		Quadrados médios (QM)								
Fonte de Variação	GL	PG	$Prol^{-1}$	CE	DE^{-1}	DS^{-2}	NF	NGF	CGr^{-2}	P300
Repetição (Rep)	1	5,45 ns	13,95 **	1,94 ns	5,42 *	490,90 **	0,08 ns	43,52 ns	214,73 **	1164,29 *
Bloco/(Rep)	38	8,44 **	0,63 **	2,10 **	1,05 **	1,32 **	1,00 **	23,05 **	1,44 **	159,77 **
Progênies (P)	99	5,24 **	0,32 **	2,32 **	1,17 **	4,56 **	2,33 **	21,72 **	1,07 **	174,51 **
Gerações de RC (G_{RC})	2	5,46 *	0,48 *	24,06 **	3,28 **	47,65 **	7,40 **	43,26 *	0,45 ns	58,45 ns
G_{RC1}vsG_{RC2} (C_1)	1	1,72 ns	0,28 ns	47,63 **	6,22 **	82,75 **	14,50 **	86,29 **	0,26 ns	106,91 ns
$G_{RC1}+G_{RC2}-2G_{RC3}$ (C_2) (Ep_{aa})	1	9,20 **	0,68 *	0,48 ns	0,34 ns	12,76 **	0,29 ns	0,22 ns	0,65 ns	10,21 ns
P x G_{RC}	198	1,82 *	0,13 ns	0,94 ns	0,33 ns	1,06 **	0,53 *	9,26 ns	0,50 ns	49,20 *
Px $C_{1\,(Dominância)}$	99	2,54 **	0,14 ns	1,14 *	0,44 **	1,22 **	0,52 ns	10,62 *	0,62 *	60,63 **
P x C_2 (Ep_{ad+dd})	99	1,09 ns	0,12 ns	0,73 ns	0,23 ns	0,91 *	0,53 ns	7,90 ns	0,37 ns	36,06 ns
Epistasia Total	100	1,18 ns	0,13 ns	0,73 ns	0,23 ns	1,02 **	0,53 ns	7,82 ns	0,37 ns	35,80 ns
Erro	261$	1,35	0,15	0,79	0,29	0,69	0,42	7,97	0,47	38,78
CV (%)		20,08	14,56	5,75	3,97	3,62	4,60	7,75	6,93	8,41
Média G_{RC1}		5,94	0,83	15,79	4,32	2,35	14,31	36,87	0,98	74,36
Média G_{RC2}		5,81	0,84	15,10	4,24	2,26	13,93	35,94	0,99	73,44
Média G_{RC3}		5,61	0,81	15,51	4,26	2,28	14,07	36,45	0,99	74,21
Média geral		5,79	0,83	15,47	4,27	2,30	14,11	36,42	0,99	74,00
DMS		0,16	0,02	0,18	0,03	0,02	0,13	0,56	-	-

ns *e** não significativo, significativo a 5 e 1% de probabilidade pelo teste de F, respectivamente. Prol; CE; DE; DS; NF; NGF; CGr e P300 prolificidade (N° de espigas $planta^{-1}$); comprimento de espiga (cm); diâmetro de espiga (cm); diâmetro de sabugo (cm); número. de fileiras $espiga^{-1}$; número. de grãos $fileiras^{-1}$; comprimento de grãos (cm) e peso de 300 grãos (g), respectivamente. Ep_{aa} e Ep_{ad+dd} referem-se a epistasia aditiva x aditiva e epistasia de tipo não aditivo, respectivamente. $ Graus de liberdade do resíduo foi 260, para P300. [1], [2], quadrados médios multiplicados por 10^{-1} e 10^{-2}, respectivamente. RC é retrocruzamento. G_{RC1}, G_{RC2} e G_{RC3} são as gerações de retrocruzamentos com os genitores L-08-05F, L-38-05D e com a F_1, respectivamente.

Anexo C-9 - Valores e significâncias dos quadrados médios das análises de variâncias no ambiente 9, coeficientes de variação experimental (CV), médias dos retrocruzamentos com os genitores L-08-05F, L-38-05D e com a F_1, média geral e diferença mínima significativa (DMS) para a produção de grãos (PG, t ha^{-1}) e seus componentes

		Quadrados médios (QM)								
Fonte de Variação	GL	PG^{-2}	$Prol^{-3}$	CE	DE^{-1}	DS^{-2}	NF	NGF	CGr^{-2}	P300
Repetição (Rep)	1	0,10 ns	21,10 ns	4,07 **	763,66 **	282,91 **	0,08 ns	67,02 **	15,63 **	28,59 ns
Bloco/(Rep)	38	212,05 **	16,18 ns	0,54 ns	14,46 ns	1,07 *	0,40 ns	4,25 ns	0,37 ns	38,16 ns
Progênies (P)	99	818,28 **	45,54 **	2,95 **	80,42 **	5,17 **	1,95 **	24,90 **	0,78 **	149,18 **
Gerações de RC (G_{RC})	2	2181,52 **	23,00 ns	29,06 **	262,39 **	26,27 **	6,94 **	24,50 ns	1,65 ns	257,32 *
G_{RC1}vsG_{RC2} (C_1)	1	4059,41 **	0,11 ns	57,85 **	524,62 **	41,09 **	13,22 **	35,65 ns	0,16 ns	481,78 **
$G_{RC1}+G_{RC2}-2G_{RC3}$ (C_2) (Ep_{aa})	1	303,62 ns	45,89 ns	0,21 ns	0,03 ns	11,45 **	0,61 ns	13,06 ns	3,12 **	34,51 ns
P x G_{RC}	198	329,79 **	23,43 **	1,03 **	30,05 **	1,04 **	0,53 *	8,66 **	0,59 *	57,75 *
Px $C_{1\,(Dominância)}$	99	521,61 **	30,28 **	1,31 **	39,02 **	1,27 **	0,46 ns	11,89 **	0,74 **	61,14 *
P x C_2 (Ep_{ad+dd})	99	137,98 ns	16,58 ns	0,75 **	21,05 ns	0,82 ns	0,60 **	5,46 ns	0,44 ns	54,11 ns
Epistasia Total	100	139,63 ns	16,87 ns	0,75 **	20,84 ns	0,93 *	0,60 **	5,53 *	0,47 ns	53,91 ns
Erro	261$	110,89	14,15	0,51	16,70	0,68	0,41	4,19	0,46	44,42
CV (%)		13,70	11,94	4,47	2,83	3,61	4,46	5,40	5,94	7,84
Média G_{RC1}		8,05	0,99	16,37	4,61	2,32	14,47	38,13	1,14	86,26
Média G_{RC2}		7,42	0,99	15,60	4,53	2,25	14,09	37,49	1,14	84,13
Média G_{RC3}		7,59	1,01	16,02	4,57	2,26	14,35	38,09	1,15	84,72
Média geral		7,69	1,10	15,99	4,57	2,28	14,30	37,90	1,15	85,04
DMS		0,15	-	0,14	0,03	0,02	0,13	0,40	0,01	1,32

ns *e** não significativo, significativo a 5 e 1% de probabilidade pelo teste de F, respectivamente. Prol; CE; DE; DS; NF; NGF; CGr e P300 prolificidade (N° de espigas $planta^{-1}$); comprimento de espiga (cm); diâmetro de espiga (cm); diâmetro de sabugo (cm); número. de fileiras $espiga^{-1}$; número. de grãos $fileiras^{-1}$; comprimento de grãos (cm) e peso de 300 grãos (g), respectivamente. Ep_{aa} e Ep_{ad+dd} referem-se a epistasia aditiva x aditiva e epistasia de tipo não aditivo, respectivamente. $ Graus de liberdade do resíduo foi 260, para P300. [1], [2], quadrados médios multiplicados por 10^{-1} e 10^{-2}, respectivamente. RC é retrocruzamento. G_{RC1}, G_{RC2} e G_{RC3} são as gerações de retrocruzamentos com os genitores L-08-05F, L-38-05D e com a F_1, respectivamente.

Anexo C-10 - Valores e significâncias dos quadrados médios das análises de variâncias no ambiente 10, coeficientes de variação experimental (CV), médias dos retrocruzamentos com os genitores L-08-05F, L-38-05D e com a F_1, média geral e diferença mínima significativa (DMS) para a produção de grãos (PG, t ha^{-1}) e seus componentes

		Quadrados médios (QM)								
Fonte de Variação	GL	PG	$Prol^{-2}$	CE^{-1}	DE^{-1}	DS^{-1}	NF	NGF	CGr^{-2}	P300
Repetição (Rep)	1	26,59 **	8,12 ns	303,03 ns	7,00 ns	3,84 **	0,11 ns	4,56 ns	0,72 ns	448,74 *
Bloco/(Rep)	38	2,06 **	15,99 ns	75,15 ns	2,68 ns	0,48 ns	0,44 ns	3,95 ns	4,70 **	98,09 **
Progênies (P)	99	5,23 **	26,12 **	296,14 **	10,07 **	4,88 **	1,76 **	22,19 **	8,84 **	198,82 **
Gerações de RC (G_{RC})	2	6,34 *	7,25 ns	1963,33 **	46,54 **	48,94 **	9,14 **	65,11 **	12,78 ns	21,47 ns
G_{RC1}vsG_{RC2} (C_1)	1	11,63 *	11,56 ns	3926,28 **	92,93 **	89,61 **	17,72 **	124,88 **	0,14 ns	0,03 ns
$G_{RC1}+G_{RC2}-2G_{RC3}$ (C_2) (Ep_{aa})	1	1,05 ns	2,95 ns	0,37 ns	0,15 ns	8,09 **	0,55 ns	5,35 ns	25,43 **	42,91 ns
P x G_{RC}	198	1,35 **	10,96 ns	81,84 ns	3,15 **	0,92 **	0,56 **	6,75 *	4,71 **	56,53 **
Px $C_{1\,(Dominância)}$	99	1,99 **	12,98 ns	96,49 **	4,12 **	1,01 **	0,59 **	8,19 **	5,86 **	73,15 **
P x C_2 (Ep_{ad+dd})	99	0,71 ns	8,94 ns	67,19 ns	2,17 ns	0,83 *	0,53 *	5,30 ns	3,55 ns	39,92 ns
Epistasia Total	100	0,71 ns	8,88 ns	66,53 ns	2,15 ns	0,90 **	0,53 *	5,30 ns	3,77 *	39,95 ns
Erro	261$	0,75	11,48	66,12	1,85	0,62	0,38	5,25	2,76	40,07
CV (%)		16,42	11,97	5,60	3,14	3,44	4,38	6,65	5,13	9,14
Média G_{RC1}		5,48	0,89	14,84	4,38	2,34	14,31	35,07	1,02	69,05
Média G_{RC2}		5,14	0,90	14,21	4,28	2,25	13,89	33,95	1,02	69,03
Média G_{RC3}		5,22	0,89	14,52	4,33	2,27	14,16	34,31	1,03	69,61
Média geral		5,28	0,90	14,52	4,33	2,29	14,12	34,44	1,02	69,23
DMS		0,12	-	0,16	0,03	0,02	0,12	0,45	0,01	-

ns *e** não significativo, significativo a 5 e 1% de probabilidade pelo teste de F, respectivamente. Prol; CE; DE; DS; NF; NGF; CGr e P300 prolificidade (N° de espigas $planta^{-1}$); comprimento de espiga (cm); diâmetro de espiga (cm); diâmetro de sabugo (cm); número. de fileiras $espiga^{-1}$; número. de grãos $fileiras^{-1}$; comprimento de grãos (cm) e peso de 300 grãos (g), respectivamente. Ep_{aa} e Ep_{ad+dd} referem-se a epistasia aditiva x aditiva e epistasia de tipo não aditivo, respectivamente. $ Graus de liberdade do resíduo foi 260, para P300. [1], [2], quadrados médios multiplicados por 10^{-1} e 10^{-2}, respectivamente. RC é retrocruzamento. G_{RC1}, G_{RC2} e G_{RC3} são as gerações de retrocruzamentos com os genitores L-08-05F, L-38-05D e com a F_1, respectivamente.

Anexo C-11 - Valores e significâncias dos quadrados médios das análises de variâncias no ambiente 11, coeficientes de variação experimental (CV), médias dos retrocruzamentos com os genitores L-08-05F, L-38-05D e com a F_1, média geral e diferença mínima significativa (DMS) para a produção de grãos (PG, t ha^{-1}) e seus componentes

		Quadrados médios (QM)								
Fonte de Variação	GL	PG^{-1}	$Prol^{-2}$	CE^{-1}	DE^{-2}	DS^{-2}	NF^{-2}	NGF	CGr^{-3}	P300
Repetição (Rep)	1	0,65 ns	0,49 ns	0,50 ns	440,84 **	0,49 ns	0,94 ns	36,82 ns	1201,36 **	0,05 ns
Bloco/(Rep)	38	3,73 ns	1,20 ns	10,17 **	3,40 *	0,74 ns	48,54 ns	7,31 *	4,95 ns	65,45 *
Progênies (P)	99	25,92 **	2,95 **	29,64 **	12,06 **	5,35 **	215,60 **	19,80 **	11,55 **	159,86 **
Gerações de RC (G_{RC})	2	173,61 **	23,69 **	357,94 **	36,03 **	57,76 **	1325,68 **	81,44 **	9,70 ns	79,95 ns
G_{RC1}vsG_{RC2} (C_1)	1	328,84 **	47,24 **	714,70 **	71,66 **	114,20 **	2609,17 **	160,25 **	19,23 ns	57,27 ns
$G_{RC1}+G_{RC2}-2G_{RC3}$ (C_2) (Ep_{aa})	1	18,38 ns	0,14 ns	1,18 ns	0,41 ns	1,16 ns	42,19 ns	2,63 ns	0,14 ns	102,62 ns
P x G_{RC}	198	11,15 **	2,17 **	10,50 **	4,09 **	1,29 **	55,07 ns	9,90 **	5,79 **	57,17 *
Px $C_{1\,(Dominância)}$	99	16,75 **	2,85 **	13,28 **	5,35 **	1,47 **	53,52 ns	13,70 **	6,84 **	61,30 *
P x C_2 (Ep_{ad+dd})	99	5,55 *	1,49 ns	7,72 *	2,83 *	1,09 **	56,61 ns	6,11 ns	4,67 ns	53,05 ns
Epistasia Total	100	5,68 *	1,47 ns	7,65 *	2,80 ns	1,09 **	56,47 ns	6,07 ns	4,62 ns	53,54 ns
Erro	261$	3,97	1,32	5,40	2,16	0,61	44,43	4,78	3,84	43,90
CV (%)		20,59	17,01	5,40	3,64	3,45	4,79	6,56	6,97	11,50
Média G_{RC1}		3,39	0,71	14,01	4,08	2,32	14,20	33,93	0,88	57,69
Média G_{RC2}		2,81	0,64	13,17	4,00	2,21	13,69	32,66	0,90	56,94
Média G_{RC3}		2,98	0,67	13,62	4,03	2,25	13,89	33,43	0,89	58,19
Média geral		3,06	0,68	13,60	4,04	2,26	13,92	33,34	0,89	57,61
DMS		0,10	0,02	0,15	0,03	0,02	0,13	0,43	0,01	-

ns *e** não significativo, significativo a 5 e 1% de probabilidade pelo teste de F, respectivamente. Prol; CE; DE; DS; NF; NGF; CGr e P300 prolificidade (N° de espigas $planta^{-1}$); comprimento de espiga (cm); diâmetro de espiga (cm); diâmetro de sabugo (cm); número. de fileiras $espiga^{-1}$; número. de grãos $fileiras^{-1}$; comprimento de grãos (cm) e peso de 300 grãos (g), respectivamente. Ep_{aa} e Ep_{ad+dd} referem-se a epistasia aditiva x aditiva e epistasia de tipo não aditivo, respectivamente. $ Graus de liberdade do resíduo foi 260, para P300. [1], [2], quadrados médios multiplicados por 10^{-1} e 10^{-2}, respectivamente. RC é retrocruzamento. G_{RC1}, G_{RC2} e G_{RC3} são as gerações de retrocruzamentos com os genitores L-08-05F, L-38-05D e com a F_1, respectivamente.

Anexo D - Plantas F_2 apresentando efeitos epistáticos significativos, número total de plantas F_2 (NT) com efeito epistático significativo, número de plantas (NP±) apresentando efeitos epistáticos positivos (+) ou negativos (-), efeito epistático médio (EEM) e intervalo de variação (IV) do efeito epistático para produção de grãos (PG), prolificidade (Prol), comprimento de espiga (CE), diâmetro de espiga (DE), diâmetro de sabugo (DS), número de fileiras espigas^{-1}(NF), número de grãos fileiras^{-1}(NGF) comprimento de grãos (CGr) e peso de 300 grãos (P300)

(continua)

Planta F_2	PG	Prol[1]	CE	DE[1]	DS[1]	NF	NGF	CGr[1]	P300
1	-0,37	0,04	-0,53	-2,90 **	-0,49	-0,55	-2,98 *	-1,20 **	-4,71
3	1,62 **	0,37	1,22 **	0,62	0,99 *	-0,51	3,64 **	-0,18	6,07
4	1,60 **	0,72	1,16 **	2,34 **	2,25 **	-0,04	1,32	0,05	11,28 **
5	-2,05 **	-2,45 **	-1,09 **	-0,65	0,13	0,47	-2,87 *	-0,39	0,14
6	0,48	0,52	-0,48	-0,02	-0,07	0,75 *	-1,27	0,02	-3,60
8	-0,38	1,12	0,23	-2,48 **	-0,24	-1,17 **	2,34	-1,12 **	-3,89
9	-0,28	-0,56	-0,67	0,40	-0,37	0,26	-3,16 *	0,38	-5,00
10	0,90	-0,14	-0,25	-1,00	-1,26 **	-0,84 *	-1,90	0,13	0,08
11	-0,40	-0,06	-0,97 *	0,41	1,02 *	0,57	-2,45 *	-0,30	-6,72
12	0,36	-1,17	0,46	-0,04	0,56	-1,24 **	-0,42	-0,30	9,81 **
13	-0,70	0,11	-0,15	2,34 **	1,54 **	0,15	-0,50	0,40	13,68 **
15	-0,28	-0,59	0,45	0,52	0,75	-0,73 *	2,22	-0,11	8,26 *
16	-0,11	-0,67	-0,62	-0,99	-0,11	0,24	1,24	-0,44	-9,48 **
17	-1,22	-0,99	-0,74	-0,06	0,29	-0,35	-3,60 **	-0,17	1,91
18	-0,11	-0,11	0,67	-0,95	0,48	-0,35	0,91	-0,71 *	-2,04
19	-1,22 *	-1,47 *	0,30	0,75	0,18	-0,49	-1,52	0,29	1,49
20	1,87 **	0,88	-0,72	1,41	1,24 **	-0,05	1,06	0,09	3,43
21	0,25	-0,99	-0,25	-1,36	0,34	-0,24	-3,46 **	-0,85 *	-3,03
22	2,34 **	0,47	0,72	1,55 *	1,03 *	0,16	2,48 *	0,73 *	6,96
24	3,02 **	0,01	1,94 **	3,12 **	1,96 **	-0,31	1,33	0,58	24,53 **
25	0,22	-0,41	0,29	2,42 **	2,69 **	0,45	-1,62	-0,14	12,67 **
26	1,17 *	-0,78	1,09 **	2,61 **	1,37 **	0,38	1,74	0,62	8,44 *
27	0,97	0,03	0,18	1,85 *	1,15 **	0,20	0,61	0,35	6,40
28	1,24 *	-0,10	0,98 *	1,99 *	1,68 **	0,27	2,49 *	0,15	4,36
29	-2,03 **	-0,19	-1,57 **	-2,98 **	-1,95 **	-0,40	-5,56 **	-0,51	-11,38 **
30	0,68	0,89	0,14	-0,49	0,10	-0,93 **	0,92	-0,30	3,43
31	2,44 **	0,90	0,45	2,42 **	0,95 *	0,65	1,89	0,73 *	11,37 **
32	-1,04	-1,49 *	-0,48	0,91	1,31 **	-0,26	-2,94 *	-0,20	5,01
33	-1,67 **	-1,68 **	-0,09	-0,46	0,65	-0,60	-0,01	-0,55	0,61
34	0,48	0,61	0,79	0,58	1,30 **	0,47	0,45	-0,43	0,37
35	0,54	-0,70	0,64	1,51 *	0,50	0,16	2,37	0,50	1,43

Anexo D - Plantas F_2 apresentando efeitos epistáticos significativos, número total de plantas F_2 (NT) com efeito epistático significativo, número de plantas (NP±) apresentando efeitos epistáticos positivos (+) ou negativos (-), efeito epistático médio (EEM) e intervalo de variação (IV) do efeito epistático para produção de grãos (PG), prolificidade (Prol), comprimento de espiga (CE), diâmetro de espiga (DE), diâmetro de sabugo (DS), número de fileiras espigas^{-1}(NF), número de grãos fileiras^{-1}(NGF) comprimento de grãos (CGr) e peso de 300 grãos (P300)

(continuação)

Planta F_2	PG	Prol[1]	CE	DE[1]	DS[1]	NF	NGF	CGr[1]	P300
36	0,10	0,02	0,13	2,69 **	0,67	0,25	-0,09	1,01 **	6,07
37	-1,19 *	-0,56	-1,10 **	-1,95 *	-0,22	0,16	-2,06	-0,87 **	-10,88 **
38	1,13	0,67	0,94 *	0,49	0,10	0,05	2,01	0,20	4,62
39	-0,85	-1,28 *	0,04	-1,36	-0,47	-0,39	-0,81	-0,45	-6,31
40	0,58	-0,23	1,08 **	0,61	0,67	0,27	2,11	-0,03	-0,06
42	-0,57	0,39	-0,92 *	-1,73 *	-0,45	-0,98 **	-0,41	-0,64	-5,25
43	-0,81	-1,00	-0,92 *	-0,99	-0,05	-0,07	-0,44	-0,52	-7,42 *
44	0,10	0,45	-0,74	0,12	1,05 *	0,93 **	-1,38	-0,47	-2,14
45	0,10	0,04	-0,30	-1,26	-0,15	-1,38 **	-1,77	-0,56	3,95
46	1,44 *	0,49	0,25	1,58 *	0,52	-0,18	0,51	0,53	8,90 *
47	-0,29	-0,63	-0,57	1,52 *	1,31 **	0,28	-0,18	0,11	0,37
48	1,18 *	0,51	0,05	0,69	0,89 *	-0,27	0,39	-0,10	3,25
49	-0,48	0,02	-0,26	-0,70	-0,90 *	0,13	0,54	0,09	-6,85
51	0,15	0,95	-0,80	-1,82 *	-1,89 **	-0,05	0,06	0,00	-7,91 *
52	1,25 *	0,73	0,55	1,37	1,35 **	0,20	1,50	0,01	9,09 *
53	0,81	0,55	-0,09	1,54 *	1,17 **	0,57	1,00	0,18	-5,56
55	-0,12	-0,28	0,80 *	1,31	2,03 **	0,78 *	0,65	-0,40	4,10
56	0,90	-0,34	-0,05	1,60 *	1,03 *	0,38	0,10	0,29	2,05
58	0,16	-0,93	0,91 *	1,11	0,64	-0,63	1,96	0,27	8,55 *
59	-0,92	-1,02	-2,13 **	-1,40	-0,52	1,30 **	-5,30 **	-0,44	-16,24 **
60	-0,79	-0,39	-1,20 **	-0,34	-0,43	0,36	-1,16	0,06	-7,40 *
61	0,04	0,44	-0,18	1,81 *	1,95 **	0,63	-1,86	-0,07	-1,71
62	1,00	0,41	-0,97 *	2,62 **	1,45 **	0,41	-3,05 *	0,59	-0,24
63	1,97 **	1,85 **	0,74	1,35	1,05 *	0,18	3,91 **	0,15	0,41
64	0,85	-0,30	0,37	2,19 **	1,40 **	1,11 **	-0,83	0,40	5,03
65	-0,13	0,30	-0,02	0,02	0,43	0,51	0,01	-0,20	-7,53 *
66	-0,63	-0,73	-0,50	0,23	1,41 **	-0,14	-1,54	-0,59	6,05
68	1,18 *	0,24	-0,12	0,15	0,71	0,07	1,97	-0,28	-2,37
69	1,33 *	-0,33	1,04 *	2,49 **	2,55 **	-0,42	0,65	-0,03	17,72 **
70	3,15 **	1,48 *	1,16 **	3,69 **	2,62 **	0,29	1,35	0,54	13,83 **
72	0,58	-1,27 *	2,26 **	1,77 *	1,82 **	-0,09	2,45 *	-0,02	14,19 **

Anexo D - Plantas F_2 apresentando efeitos epistáticos significativos, número total de plantas F_2 (NT) com efeito epistático significativo, número de plantas (NP±) apresentando efeitos epistáticos positivos (+) ou negativos (-), efeito epistático médio (EEM) e intervalo de variação (IV) do efeito epistático para produção de grãos (PG), prolificidade (Prol), comprimento de espiga (CE), diâmetro de espiga (DE), diâmetro de sabugo (DS), número de fileiras espigas^{-1}(NF), número de grãos fileiras^{-1}(NGF) comprimento de grãos (CGr) e peso de 300 grãos (P300)

(conclusão)

Planta F_2	PG	Prol[1]	CE	DE[1]	DS[1]	NF	NGF	CGr[1]	P300
74	-0,22	-1,07	0,34	0,98	1,52 **	-0,89 *	-1,12	-0,27	12,67 **
75	-0,52	-0,08	0,04	-2,74 **	-1,29 **	-0,42	-1,56	-0,72 *	-5,23
76	-1,84 **	-0,90	-1,38 **	-2,52 **	-1,46 **	0,16	-3,62 **	-0,53	-5,06
77	-1,99 **	-0,42	-2,09 **	-3,37 **	-2,37 **	-1,08 **	-5,63 **	-0,34	-1,11
78	1,74 **	0,85	0,45	1,50 *	0,98 *	-0,52	2,60 *	0,26	6,70
79	0,21	-0,23	0,74	0,22	0,87 *	-0,47	0,46	-0,33	-2,94
80	1,72 **	0,01	-0,39	1,03	0,83 *	-0,35	-1,56	0,05	9,30 **
83	0,50	0,84	0,82 *	-0,56	-0,01	-0,58	2,21	-0,28	-0,74
84	1,08	0,17	0,28	2,10 **	0,76	0,75 *	1,35	0,67 *	3,59
85	-0,28	1,19	-1,10 **	-1,00	-0,72	-0,91 *	-1,94	-0,14	-1,01
86	-1,62 **	-1,50 *	-1,58 **	-0,91	0,81 *	1,38 **	-4,47 **	-0,79 *	-10,20 **
87	-0,79	-0,68	0,02	-0,90	0,28	0,20	0,47	-0,59	-8,15 *
89	0,44	0,19	-0,92 *	-0,15	0,47	-0,62	-1,09	-0,31	-3,06
90	-0,42	-1,14	-1,03 *	0,53	0,13	-0,13	-1,50	0,20	-1,40
91	-0,22	-1,48 *	0,05	0,30	0,46	-0,16	-2,00	-0,09	5,50
92	0,93	-0,04	0,99 *	1,62 *	0,80	0,20	3,52 **	0,41	1,89
93	-0,13	-1,40 *	-0,87 *	-2,24 **	-0,41	-1,13 **	-2,28	-0,91 **	-1,11
96	0,24	0,74	-0,18	-0,97	0,45	1,05 **	0,06	-0,71 *	-11,16 **
98	-2,08 **	-1,48	-1,50 **	-2,53 **	-1,60 **	-0,76 *	-2,94 *	-0,46	-11,90 **
NT	26	11	31	35	42	20	21	11	28
NP±	9(-); 17(+)	9(-); 2(+)	17(-);14(+)	11(-);24(+)	8(-);34(+)	12(-);8(+)	14(-);7(+)	9(-);3(+)	12(-);16(+)
EEM	0,18	-0,01 **	-0,07	0,02 **	0,04 **	-0,07	-0,32	-0,01	0,80
IV	-2,08;3,15	-0,25;0,19	-2,13;2,26	-0,34;0,37	-0,24;0,27	-1,38;1,38	-5,63;3,91	-0,12;0,10	-16,24;24,53

** efeito epistático significativo a 1% de probabilidade pelo teste de *t* bicaudal. [1] Efeitos epistáticos em nível de plantas F_2 multiplicados por 10^{-1}. Números entre parêntesis indicam o sinal do efeito epistático, negativos (-) e positivos (+).