

MELHORAMENTO DO MILHO-PIPOCA PARA AMBIENTES COM  
LIMITAÇÃO HÍDRICA: SELEÇÃO DE GENÓTIPOS SUPERIORES,  
ESTUDOS DE CARACTERES RELACIONADOS E ANÁLISE  
GENÉTICA

**SAMUEL HENRIQUE KAMPHORST**

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE  
DARCY RIBEIRO – UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ  
FEVEREIRO – 2019

MELHORAMENTO DO MILHO-PIPOCA PARA AMBIENTES COM  
LIMITAÇÃO HÍDRICA: SELEÇÃO DE GENÓTIPOS SUPERIORES,  
ESTUDOS DE CARACTERES RELACIONADOS E ANÁLISE  
GENÉTICA

**SAMUEL HENRIQUE KAMPHORST**

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

Orientador: Prof. Antônio Teixeira do Amaral Junior

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ  
FEVEREIRO – 2019

## FICHA CATALOGRÁFICA

UENF - Bibliotecas

Elaborada com os dados fornecidos pelo autor.

K15

Kamphorst, Samuel Henrique.

Melhoramento do milho-pipoca para ambientes com limitação hídrica : seleção de genótipos superiores, estudos de caracteres relacionados e análise genética / Samuel Henrique Kamphorst. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2019.

126 f. : il.

Bibliografia: 97 - 112.

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

Orientador: Antonio Teixeira do Amaral Junior.

1. Tolerância a seca; . 2. eficiência agronômica no uso da água; . 3. análise de trilha; . 4. SPAD; . 5. heterose.. I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD - 631.5233

MELHORAMENTO DO MILHO-PIPOCA PARA AMBIENTES COM  
LIMITAÇÃO HÍDRICA: SELEÇÃO DE GENÓTIPOS SUPERIORES,  
ESTUDOS DE CARACTERES RELACIONADOS E ANÁLISE  
GENÉTICA

**SAMUEL HENRIQUE KAMPHORST**

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

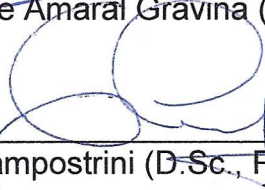
Aprovada em 19 de fevereiro de 2019.

Comissão Examinadora:



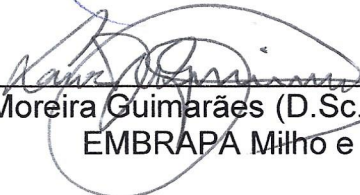
---

Prof. Geraldo de Amaral Gravina (D.Sc., Fitotecnia) - UENF



---

Prof. Eliemar Campostrini (D.Sc., Produção Vegetal) - UENF



---

Dr. Lauro José Moreira Guimarães (D.Sc., Genética e Melhoramento)  
EMBRAPA Milho e Sorgo



---

Prof. Antônio Teixeira do Amaral Júnior (D.Sc., Genética e Melhoramento) - UENF  
(Orientador)

Aos meus pais, Edemar (*em memória*) e Rosane, e  
ao meu irmão Daniel

DEDICO E OFEREÇO

## **AGRADECIMENTOS**

À Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro e ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, por possibilitar a formação acadêmica em nível de Doutor em Genética e Melhoramento de Plantas;

Ao meu orientador, Prof. Dr. Antônio Teixeira do Amaral Júnior, pela orientação e ensinamentos concedidos durante a execução do projeto, por acreditar em mim e muito contribuir para meu crescimento profissional e oportunidade de realizar este trabalho. Agradeço imensamente pela amizade e valiosos conselhos no âmbito pessoal;

Ao meu supervisor no Exterior, Prof. Dr. José Luis Araus Ortega, por abrir as portas de seu laboratório “Integrative Crop Ecophysiology Group” e me receber da melhor maneira possível. Agradeço também pela amizade, orientação e ensinamentos concedidos durante a execução do experimento na Universitat de Barcelona. Estendo meu cumprimento à Profa. Dra. Maria Dolores Serret Molins.

Ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas pelo convívio e aprendizado.

Agradeço aos Professores que contribuíram com a formação acadêmica, sobretudo a Antônio Teixeira do Amaral Júnior, Eliemar Campostrini, Gonçalo Apolinário de Souza Filho, Messias Gonzaga Pereira, Rosana Rodrigues, Telma Nair Santana Pereira, Vanildo Silveira e Valdirene Moreira Gomes;

À Equipe “*Déficit hídrico*” que participaram intensivamente dos experimentos de campos conduzidos na UENF, em especial, ao Valter Jário de Lima, Kátia Fabiane Medeiros Schmitt, Jhean Torres Leite e Valdinei Cruz Azeredo;

Aos colegas da Universitat de Barcelona que colaboram diretamente da pesquisa conduzida no exterior, em especial ao Ludovico Caracciolo, Andrea Terradillos, Adrian Gracia-Romero, Omar Vergara, Fatima Zahra Rezzouk, Melissa Chang, Maria Luisa Buchailot, Jose Armando Fernández Gallego e Fadia Chairi;

Aos colegas do Grupo de Melhoramento de Milho-Pipoca que participaram deste trabalho e pelos momentos de convívio. Especialmente para Janeo Eustáquio de Almeida, Pedro Henrique de Araújo Diniz, Railan Nascimento Ferreira Kurosawa, Gabrielle Sousa Mafra, Juliana Saltires Santos, Ismael Albino Schwantes, Valter Jário de Lima, Jhean Torres Leite, Divino Rosa dos Santos Junior, Rosimeire Barbosa Bispo, Talles de Oliveira Santos, Rachel Martins da Rocha Silva, Carolina Macedo Carvalho e Kevelin Barbosa Xavier;

Aos meus amigos que fizeram parte desses quatro anos de doutoramento, pela amizade e momentos de lazer. De maneira especial para Larissa Souza Viana, Thabata Nágime, Paola Alvares Bianchi, Thâmara Figueiredo Menezes Cavalcanti, Ravena Ferreira Vidal, Gabriel Moreno Bernardo Gonçalves, Luana Burg Mayer, Tâmara Rebecca Albuquerque de Oliveira, David Pessanha Siqueira, Tamires Cruz dos Santos e Mariana Ramos;

Ao Núcleo de Estudos em Genética e Melhoramento de Plantas Ganho Genético, pelo aprendizado, que permitiu grandes experiências profissionais. A todos os colegas que fizeram parte da gestão 2016/2017, 2017/2018 e 2018/2019;

Ao secretário do PPG em Genética e Melhoramento de Plantas, José Daniel Valle de Almeida, pelos auxílios e conselhos;

Aos técnicos de campos da UENF, Geraldo Francisco de Carvalho, Valdinei Cruz de Azevedo e Luzimara Lima Pereira por toda a colaboração e conselhos na condução dos experimentos. De igual forma, ao técnico Josep Mattas, da Universitat de Barcelona;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior pela concessão das bolsas – CAPES (Brasil) – Código de Financiamento 001;

À Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro, pelo apoio financeiro para realização do Doutorado Sanduíche.

Muito obrigado!

## SUMÁRIO

RESUMO .....	xi
ABSTRACT .....	xiii
1. INTRODUÇÃO .....	1
2. OBJETIVOS .....	5
3. CAPÍTULOS .....	6
3.1. MELHORAMENTO DE MILHO-PIPOCA PARA TOLERÂNCIA AO ESTRESSE HÍDRICO OU PARA EFICIÊNCIA AGRONÔMICA NO USO DA ÁGUA?.....	6
3.1.1. INTRODUÇÃO .....	6
3.1.2. REVISÃO .....	8
3.1.3. MATERIAL E MÉTODOS .....	13
3.1.4. RESULTADOS .....	19
3.1.5. DISCUSSÃO .....	27
3.1.6. CONCLUSÕES .....	33
3.2. PROGRESSOS GENÉTICOS PARA TOLERÂNCIA À SECA EM MILHO-PIPOCA PODEM SER ALCANÇADOS POR SELEÇÃO INDIRETA? .....	34
3.2.1. INTRODUÇÃO .....	34
3.2.2. REVISÃO .....	36
3.2.3. MATERIAL E MÉTODOS .....	42
3.2.4. RESULTADOS .....	47
3.2.5. DISCUSSÃO .....	62
3.2.6. CONCLUSÕES .....	68



3.3. O <i>STATUS</i> HÍDRICO E O DESENVOLVIMENTO RADICULAR DE PLANTAS DE MILHO-PIPOCA PROPORCIONAM EXPRESSÃO DA HETEROSE E EFEITOS RECÍPROCOS EM CRUZAMENTOS? .....	70
3.3.1. INTRODUÇÃO .....	70
3.3.2. REVISÃO .....	73
3.3.3. MATERIAL E MÉTODOS .....	75
3.3.4. RESULTADOS .....	81
3.3.5. DISCUSSÃO .....	91
3.3.6. CONCLUSÕES .....	96
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	97
APÊNDICES .....	113

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1</b> – Potencial agronômico de linhagens de milho-pipoca em condições WS e WW. ....	21
<b>Figura 2</b> – Índices de tolerância ao estresse hídrico e de eficiência agronômica do uso da água em linhagens de milho-pipoca. ....	23
<b>Figura 3</b> – Agrupamento linhagens de milho-pipoca, com base na análise de componentes principais, por meio de índices de tolerância ao estresse hídrico e de eficiência agronômica no uso da água para o caractere GY (A) e PE (B) em linhagens de milho-pipoca. ....	24
<b>Figura 4</b> – Heatmap das distâncias genéticas entre 20 linhagens de milho-pipoca estimadas por meio de 15 marcadores SSR-ESTs. ....	27
<b>Figura 5</b> – Diagrama causal em cadeia demonstrando a inter-relação da variável principal volume de pipoca expandida por hectare (VP) e das variáveis primárias – massa de cem grãos (MCG), comprimento de espiga (CME), diâmetro de espiga (DME), número de grãos por fileira (NFG) e prolificidade (PRO) – e secundárias – intervalo entre os florescimentos masculino e feminino (ASI), comprimento de pendão (CP), número de ramificação de pendão (NRP), altura de planta (AP), matéria seca (SDM), índice de verde (SPAD), depressão da temperatura do dossel (CTD), ângulo de raízes (AR), volume de raízes de suporte (VRC) e volume de raízes de suporte (VRS). ....	46
<b>Figura 6</b> – Porcentagens relativas das médias avaliadas no ambiente com estresse por seca (WS) sobre as médias obtidas no ambiente sem restrição hídrica (WW),	

para a variável principal VP e para os caracteres agronômicos, morfoagronômicos, fisiológicos e radiculares avaliados em linhagens de milho-pipoca.....50

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** – Precipitação e irrigação (mm) aplicada nos genótipos precoces e tardios na condição bem irrigada (WW) e sob estresse hídrico (WS), em dias após a semeadura (DAS). ..... 15
- Tabela 2** – Resumo da análise da variância, dissimilaridade dos ambientes e médias gerais e de caracteres agronômicos de linhagens de milho-pipoca sob condições de estresse hídrico (WS) e bem irrigadas (WW). ..... 20
- Tabela 3** – Resumo das análises de variâncias, das médias gerais, dos desvios-padrões, das interações genótipos por ambientes (GxA), dos coeficientes de variação ambiental ( $CV_e$  - %), dos coeficientes de variação genética ( $CV_g$  - %) e dos coeficientes de determinação genotípica ( $H^2$ ), para os caracteres agronômicos, morfológicos, fisiológicos e de arquitetura de raízes, em linhagens de milho-pipoca sob condições bem irrigadas (WW) e de estresse hídrico (WS). ..... 49
- Tabela 4** – Análise de trilha do desdobramento das correlações genotípicas em componentes de efeitos diretos e indiretos, teste de colinearidade, coeficiente de determinação, bem como do efeito residual obtido entre o caractere VP e caracteres agronômicos de primeira cadeia avaliados em linhagens de milho-pipoca sob condições WW e WS. .... 52
- Tabela 5** – Análise de trilha do desdobramento das correlações genotípicas em componentes de efeitos diretos e indiretos obtidos entre os caracteres agronômicos de primeira cadeia e caracteres morfoagronômicos, fisiológicos e radiculares de

segunda cadeia avaliados em linhagens de milho-pipoca sob condições de WW e WS. ....	54
<b>Tabela 6</b> – Análise de trilha do desdobramento das correlações genotípicas em componentes de efeitos diretos e indiretos obtidos entre o caractere principal e caracteres agronômicos de primeira cadeia e caracteres morfoagronômicos, fisiológicos e radiculares de segunda cadeia avaliados em linhagens de milho-pipoca sob condições de WW e WS. ....	59
<b>Tabela 7</b> – Valores de médias e de desvio padrão de seis características morfológicas e fisiológicas de linhagens e híbridos de milho-pipoca expostas a diferentes regimes hídricos (WS, estresse hídrico; WW, irrigação à capacidade de campo) e estimativas de heterose relativa (H %). ....	83
<b>Tabela 8</b> – Valores de médias e de desvio padrão de nove características fisiológicas em linhagens e híbridos de milho-pipoca expostos a diferentes regimes hídricos (WS, estresse hídrico; WW, irrigação a capacidade de campo) e estimativas de heterose relativa (H). ....	86
<b>Tabela 9</b> – Valores de médias e de desvio padrão de seis características radiculares em linhagens e híbridos de milho-pipoca expostos a diferentes regimes hídricos (WS, estresse hídrico; WW, irrigação a capacidade de campo) e estimativas de heterose percentual (H %). ....	88
<b>Tabela 10</b> – Análise de variância e componentes quadráticos para 21 características de milho-pipoca, expostas a diferentes regimes hídricos (WS, estresse hídrico; WW, irrigação a capacidade de campo), segundo modelo proposto por Griffing (1956) para um dialelo envolvendo quatro genitores, seus híbridos F <sub>1</sub> 's e recíprocos. ....	90

## RESUMO

KAMPHORST, Samuel Henrique; D.Sc.; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Fevereiro, 2019. Melhoramento do milho-pipoca para ambientes com limitação hídrica: seleção de genótipos superiores, estudos de caracteres relacionados e análise genética. Orientador: Antônio Teixeira do Amaral Júnior. Conselheiros: Alexandre Pio Viana, Eliemar Campostrini e Lauro José Moreira Guimarães.

A limitação hídrica do solo ocasiona elevadas perdas na produtividade do milho. Nesse sentido, a heterose é um fator importante para mitigar os efeitos nocivos desse estresse na cultura, inclusive para o milho pipoca. Os objetivos do capítulo 01 foram: avaliar o rendimento de grãos (GY), e a capacidade de expansão (PE) de 20 linhagens de milho-pipoca, em condições de estresse hídrico (WS) e bem-irrigada (WW), para propor uma discriminação quanto ao mérito de tolerância (T) e a eficiência agrônômica do uso da água (WUE), bem como, propor cruzamentos buscando combinações híbridas superiores e para estudos de herança. A redução em GY foi de 55,29 % e PE de 29,19 %. O *Stress tolerance index* (STI) e WUE foram semelhantes para a identificação de genótipos com maiores médias fenotípicas, enquanto que, o *Stress susceptibility index* (SSI) identifica genótipos de menores taxas de redução em ambientes. Para ambos os caracteres GY e PE, observou-se falta de relação entre WUE (mais produtivos) e de T (mais estáveis). Para explorar a complementariedade alélica para WUE, para T e conjunta entre ambas as características, sugerem-se as seguintes combinações P6 x P7, L55 x P9 e L54 x P7, respectivamente. L61, L63, L65 foram fenotipicamente contrastantes

para com as linhagens de maior WUE e T, podendo ser utilizadas para estudos de herança. Consideram-se os genótipos de maior WUE como opção mais apropriada em programas de melhoramento para condições WS. O objetivo do capítulo 02 foi estimar os efeitos diretos e indiretos de caracteres agronômicos, morfológicos, fisiológicos e radiculares no mesmo conjunto de genótipos e condições hídricas descritas anteriormente. Os caracteres volume de pipoca expandido por hectare (VP), prolificidade (PRO), depressão da temperatura do dossel (CTD), ângulo radicular (AR) e volume de raízes de suporte (VRS) e da coroa (VRC) revelaram significância para a interação genótipo x ambiente. A limitação hídrica provocou efeitos expressivos em VP (-67,15 %), massa de cem grãos (MCG) (-23,52 %), índice de verde (SPAD) (-29,31 %), CTD (87,15 %), AR (24,54 %) e VRC (44,89 %). Verificou-se que o número de grãos por fileira (NGF) e SPAD foram determinantes na expressão de VP, portanto a utilização destes caracteres para seleção indireta promoverá incrementos em VP em ambientes WS e WW. O capítulo 03 objetivou avaliar diferenças no crescimento, *status* hídrico e de características radiculares para investigar se expressam significativa heterose em milho-pipoca em ambiente WS e WW, bem como, investigar o mecanismo genético que controla essas características. Na condição WS e WW, a altura, biomassa aérea e características radiculares foram mais expressivas nos híbridos em comparação aos seus genitores. Efeitos de heterose foram observados para as medidas de biomassa aérea, altura média de plantas, transpiração cumulativa e densidade de peso radicular, independente do regimento hídrico; todavia, mais expressivas em ambiente WS. Os híbridos não se diferenciaram de seus genitores para os caracteres: taxa de fotossíntese líquida (A), condutância estomática (gs) e transpiração (E) em ambos os ambientes estudados. Efeitos gênicos não-aditivos são responsáveis pelo controle de maior parte de caracteres de crescimento e radiculares. A heterose nas características radiculares contribui para a expressão de maiores taxas de crescimento dos híbridos, particularmente sob condições de estresse hídrico.

## ABSTRACT

KAMPHORST, Samuel Henrique; D.Sc.; Darcy Ribeiro Northern Fluminense State University. February, 2019. Popcorn breeding for drought-stress: selection of superior genotypes, associated traits studies and genetic analysis. Advisor: Antônio Teixeira do Amaral Júnior. Co-advisors: Alexandre Pio Viana, Eliemar Campostrini and Lauro José Moreira Guimarães.

Soil water limitations cause high losses in agricultural yields. In this sense, heterosis is an important factor to mitigate the harmful effects of this stress in the crop, including for popcorn. The objectives of Chapter 1 were: to evaluate grain yield (GY) and popping expansion (PE) of 20 popcorn lines under water with stress (WS) and well-watered (WW) conditions, to propose a discrimination with regard to the level of water-stress tolerance (T) and agronomic water-use efficiency (WUE), as well as to identify crosses for the breeding of superior hybrid combinations and for inheritance studies. The reduction in GY was 55.29% and PE of 29.19%. The stress tolerance index (STI) and WUE were similar in identifying genotypes with higher phenotypic means, whereas stress susceptibility index (SSI) identifies genotypes with lower rates of reduction in the environments. For GY and PE traits, there was a lack of relationship between WUE (more productive) and T (more stable). To explore the allelic complementarity for WUE, for T and between the both, the following combinations are suggested P6 x P7, L55 x P9 e L54 x P7, respectively. The lines L61, L63 and L65 were phenotypically contrasting to those with higher WUE and T, and could be used for inheritance studies. Genotypes with higher WUE are considered the most appropriate option for breeding programs under WS. The



objective of Chapter 2 was to estimate the direct and indirect effects of agronomic, morphological, physiological, and root traits of popcorn lines in the same set of genotypes and water conditions previously described. The traits expanded popcorn volume per hectare (EPV), prolificacy (PRO), canopy temperature depression (CTD), root angle (RA), tap roots volume (TRV) and crown roots volume (CRV) revealed significance for interaction genotype x environment. Water-stress had significant effects on EPV (-67.15%), 100-grain weight (100GW) (-23.52%), green index (SPAD) (-29.31%), CTD (87.15%), RA (24.54%), and CRV (44.89%). It was verified that the traits number of grains per row (NGR) and SPAD were determinant in the expression of EPV, therefore the use of these traits by indirect selection will promote increments in EPV in WS and WW environments. The objective of Chapter 3 was to evaluate differences in plant growth, water status and root characteristics to investigate whether they express significant heterosis in popcorn in WS and WW environments, as well as to investigate the genetic mechanism that controls these characteristics. In the WS and WW condition, the height, aerial biomass, and root characteristics were more expressive in the hybrids compared to their parents. Effects of heterosis were observed for aerial biomass measurements, mean plant height, cumulative transpiration, and root weight density regardless the water regiment; however, more expressive in WS environment. The hybrids did not differ from their parents for the trait of net photosynthesis rate ( $A$ ), stomatal conductance ( $g_s$ ) and transpiration ( $E$ ) in both environments studied. Non-additive gene effects are responsible for controlling most growth and root traits. Heterosis in root trait contributes to the expression of higher growth rates of hybrids, particularly under WS conditions.

## 1. INTRODUÇÃO

O mercado atual de sementes tem oferecido cultivares de milho com elevado potencial de rendimento para cultivos em condições ótimas de água no solo. Todavia, nos cultivos intensivos e familiares, os estresses abióticos são dificuldades para o desenvolvimento pleno da cultura do milho (Soares et al., 2011; Simpson et al., 2011; Mendes et al., 2014, 2017; Adebayo et al., 2014). Estas condições são relatadas, principalmente com relação ao *déficit* hídrico; e, em nível global, em muitas regiões tropicais e subtropicais (Romano et al., 2011; Cairns et al., 2012; Zia et al., 2013; Adebayo et al., 2014; Araus et al., 2018), incluindo o Brasil (Durães et al., 2004; Mendes et al., 2017), limitando, sobremaneira, o rendimento de grãos.

No cenário presente de mudanças climáticas, a seca pode ser considerada uma grave restrição ambiental no desenvolvimento das culturas agrícolas (Soares et al., 2011; Simpson et al., 2011; Mendes et al., 2014, 2017; Adebayo et al., 2014), ocasionando perdas na produção de alimentos. Nas últimas décadas vêm-se registrando maiores frequências de má distribuição de chuvas e, assim, condições de *déficit* hídrico. Apesar disso, as instituições públicas e privadas ainda trabalham timidamente para o desenvolvimento de pesquisas científicas, que revelem possíveis genótipos adaptados à condição de *déficit* hídrico, e que possam atender a essa demanda por germoplasma, cada vez mais iminente (Adebayo et al., 2014). Citam-se como exemplos, com a cultura do milho comum, em nível nacional, a pesquisas realizadas pela Embrapa – Sete Lagoas (Teixeira et al., 2010; Dias et al., 2018), pela Universidade Federal de Viçosa (Silva et al., 2008; Souza et al.,

2009), Universidade de São Paulo (Câmara et al., 2007) e a Universidade Federal do Piauí (Mendes et al., 2017).

Nesse sentido, explorar a variabilidade entre acessos de milho-pipoca presentes em Bancos de Germoplasma quanto à tolerância ao *déficit* hídrico e/ou eficiência agronômica no uso da água é uma excelente alternativa para localizar fontes de tolerância ainda não utilizadas nos programas de melhoramento (Teixeira et al., 2010), por se tratar de uma cultura altamente rentável (Amaral Junior et al., 2013) e com elevado consumo de água. Em nível conceitual, a tolerância (T) pode ser definida como a razão entre o rendimento da cultura obtido em ambiente com condição de estresse sob o rendimento alcançado da condição ideal de cultivo (Miti et al., 2010; Mitra, 2001) e a eficiência agronômica no uso da água (WUE) pode ser obtida pela razão entre a produção de grãos (kg) produzida por unidade de recurso que foi disponibilizado (L de água aplicado/ou transpirado ou evapotranspirado (Tambussi et al., 2007; Jákli et al., 2018). Nesse aspecto, o uso de recursos fitogenéticos para o melhoramento de plantas, visando minimizar efeitos das adversidades provocadas pela seca, exige que as respostas morfoagronômicas e fisiológicas das plantas de milho sejam bem entendidas (Araus et al., 2018).

A tolerância das plantas ao *déficit* hídrico é uma característica genética complexa (Araus et al., 2018). Para avaliação de germoplasma de milho, visando a tolerância ao *déficit* hídrico, consideram-se os principais caracteres agronômicos secundários associados ao estresse, quais sejam: menor intervalo entre florescimentos masculino e feminino (Câmara et al., 2007; Teixeira et al., 2010), senescência retardada das folhas e colmo (*stay-green*) (Câmara et al., 2007; Costa et al., 2008), maior prolificidade (número de espigas por planta) (Câmara et al., 2007; Li et al., 2003) e menor número de ramificações do pendão (Câmara et al., 2007; Durães et al., 2004). No entanto, devido à complexidade do mecanismo de tolerância, têm recebido destaque nos últimos anos, características de ordem fisiológica (Araus et al., 2018). Nesse sentido, podem-se destacar os seguintes caracteres fisiológicos associados ao *déficit* hídrico: i) temperatura do dossel (Cairns et al., 2012; Zia et al., 2013; Lima et al., 2015); ii) senescência foliar, estimada por meio de assinatura espectral (Araus et al., 2010; Cairns et al., 2012; Adebayo et al., 2014); e, iii) desenvolvimento e profundidade de raízes (Kaman et al., 2011; Vaughan et al., 2015).

O estudo da base genética da tolerância à seca é de extrema relevância para programas de melhoramento. Por isso, a base genética da tolerância ao estresse hídrico, utilizando milho comum, tem sido alvo de estudos por diversos autores (Edmeades et al., 1999; Araus et al., 2010; Wattoo et al., 2014; Ali et al., 2016; Dias et al., 2018). A compreensão dos mecanismos fisiológicos associados à heterose pode abrir oportunidades para aumentar o potencial de rendimento de grãos e, também, para a adaptação das plantas ao estresse hídrico. Essas informações, associadas ao conhecimento do controle genético dos caracteres, auxilia na seleção genitores e na condução de populações segregantes superiores. O comportamento entre genitores e de suas combinações híbridas, obtidos por meio de cruzamentos dialélicos, fornecem ao melhorista valiosas informações. Por meio de tais cruzamentos, é possível estimar a capacidade geral de combinação (CGC), que está associada aos efeitos aditivos e à capacidade específica de combinação (CEC), que está associada a efeitos não aditivo (Cruz et al., 2014). Os cruzamentos dialélicos, que incluem os genitores em sentido recíproco, utilizado ora como fêmea, ora como macho, permitem inferências sobre efeitos recíprocos, os quais sugerem interação dos genes nucleares com aqueles extracromossômicos (mitocôndrias e cloroplastos) (Cruz et al., 2014).

No entanto, para o milho-pipoca ainda não foi efetuado qualquer estudo agrônomo-fisiológico que permita a eficiente utilização no melhoramento de plantas e, mesmo que vise compreender a tolerância ao estresse hídrico e suas implicações para o melhoramento genético vegetal nesta importante cultura.

A Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro vem desenvolvendo um programa de melhoramento de milho-pipoca com diferentes vertentes – seleção recorrente fenotípica, seleção genômica ampla, identificação de fontes de resistência a estresses bióticos, estudo de reservatório gênico para identificação de grupos heteróticos, seleção de genótipos com adaptação a baixos níveis de P e N nos solos (Amaral Júnior et al., 2013; de Lima et al., 2016; Freitas Júnior et al., 2009; Kurosawa, et al., 2017; Schwantes et al., 2017) – e, mais recentemente, está incorporando por meio desta pesquisa, o estudo envolvendo o estresse hídrico.

Isto posto, julgou-se oportuno o desenvolvimento desta pesquisa, que visa utilizar acessos da Coleção de Germoplasma da UENF e identificar genótipos de milho-pipoca com elevados níveis de tolerância ao estresse hídrico e/ou eficiência

agronômica no uso da água, como passo inicial para o desenvolvimento de um programa de melhoramento de interesse para colaborar com a minoração de efeitos das mudanças climáticas na cultura do milho-pipoca.

## 2. OBJETIVOS

- ✓ Avaliar uma amostra de linhagens de milho-pipoca da UENF, quanto ao potencial produtivo (GY) e à capacidade de expansão (PE) em condições de estresse hídrico (WS) e bem irrigadas (WW), para propor uma discriminação quanto ao mérito genético de tolerância ao WS e WUE, utilizando os caracteres GY e PE, no intento de disponibilizar genótipos de interesse para o melhoramento genético;
- ✓ Propor cruzamentos entre linhagens com elevado mérito genético buscando combinações híbridas superiores, bem como, selecionar genótipos para estudos de herança;
- ✓ Estimar os efeitos da influência direta e indireta de caracteres agrônômicos, morfológicos, fisiológicos e de arquitetura radicular de genótipos de milho-pipoca sob duas condições hídricas, sobre a variável principal: volume de pipoca expandido por hectare (VP), considerado um super-caractere constituído pelo produto das duas principais características de importância econômica da cultura: capacidade de expansão e rendimento de grãos;
- ✓ Avaliar diferenças no crescimento, *status* hídrico e de características radiculares que possam estar envolvidas na expressão da heterose em milho-pipoca, bem como, investigar o mecanismo genético que controla essas características, sob distintos regimes hídricos.

### **3. CAPÍTULOS**

#### **3.1. MELHORAMENTO DE MILHO-PIPOCA PARA TOLERÂNCIA AO ESTRESSE HÍDRICO OU PARA EFICIÊNCIA AGRONÔMICA NO USO DA ÁGUA?**

##### **3.1.1. INTRODUÇÃO**

Quando a água é limitante no solo (condição de seca), a produção de milho associada ao rendimento de grãos é extremamente reduzida (Cairns et al., 2012; Zia et al., 2013; Adebayo et al., 2014; Mageto et al., 2017; Dias et al., 2018). Este evento meteorológico ocorre em nível mundial, sobretudo em áreas tropicais (Maazou et al., 2016; Mageto et al., 2017), incluindo o Brasil (Mendes et al., 2017; Dias et al., 2018). A má distribuição temporal e espacial de chuvas deverá se intensificar e, associadas ao aumento da temperatura, ocasionará elevadas perdas na produtividade agrícola de diversas culturas (Suzuki et al., 2014; Zandalinas et al., 2018). Em um futuro próximo, será inevitável a necessidade de cultivos em locais com constantes restrições ambientais e alijados do zoneamento agrícola (marginais) (Giaveno et al., 2007; Peters et al., 2011).

O melhoramento de plantas com foco na deficiência de água no solo pode atuar em diferentes estratégias: pesquisas que busquem tolerância à limitação

hídrica ou para elevar eficiência agronômica no uso da água (WUE). O conceito de tolerância está relacionado à capacidade da planta em suportar condições limitadas, sobreviver e reproduzir-se (Maia et al., 2011). Sob o aspecto agronômico, a tolerância (T) pode ser definida como a razão entre o rendimento da cultura obtido em ambiente com condição de estresse e o rendimento alcançado da condição ideal de cultivo (Mittra, 2001; Miti et al., 2010). Por sua vez, a eficiência agronômica está relacionada com a maior capacidade do genótipo em produzir (matéria seca, produtividade de grãos, etc.) com menor disponibilidade de água. A WUE pode ser obtida pela razão entre a produção de grãos (kg) produzida por unidade de recurso que foi disponibilizado (L de água aplicado, ou transpirado, ou evapotranspirado) (Tambussi et al., 2007; Jákli et al., 2018).

Considerando que as lavouras estão sujeitas a eventos de estresse hídrico (WS), os agricultores desejam cultivares com produtividade satisfatória nessa condição. No entanto, sob condições ideais de cultivo, estes agricultores desejam elevada produtividade. De tal sorte, na cultura do milho, existe uma tendência para a *performance* no rendimento de grãos, em que se observa que os genótipos que apresentaram melhores produtividades, tenderam a apresentar melhor desempenho, tanto nas condições adequadas de cultivo, quanto nas condições de WS (Kamara et al., 2003; Zia et al., 2013). Todavia, os genótipos mais produtivos nas duas condições ambientais (maior eficiência agronômica no uso dos recursos) não são os mais tolerantes, pois normalmente apresentam as maiores perdas proporcionais entre os ambientes (Maia et al., 2011; Naghavi et al., 2013).

Diversos índices vêm sendo utilizados para eleger genótipos que apresentam tolerância ao estresse hídrico e/ou eficiência agronômica no uso da água (aqueles de maior rendimento), os quais consideram a média do valor da característica na condição ideal de cultivo e sob estresse. Os índices podem dimensionar a quantidade de água necessária para produzir determinada característica agronômica avaliada (WUE), a percentagem de perdas do genótipo *per se*, quando comparada a condição ideal; ou em relação à média do conjunto de genótipos avaliados; ou estes fatores concomitantes.

Em se tratando do milho-pipoca, cultura bastante apreciada, que detém alta rentabilidade econômica, e movimenta cerca de 2 bilhões de dólares, anualmente nos EUA, não há qualquer pesquisa relacionada com a seleção de genótipos adaptados ao WS, quer seja de maior tolerância ou eficiência agronômica no uso



da água. Nesse contexto, considerando que a Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF) possui um Banco Ativo de Germoplasma (BAG) de milho-pipoca, incluindo linhagens obtidas de acessos de clima temperado e tropical, duas questões podem ser formuladas: i) há variabilidade genética para tolerância ao estresse hídrico e/ou eficiência agrônômica no uso da água a fim de estabelecer linhas de pesquisa do programa de melhoramento com propósitos de obtenção de cultivares? ii) qual a relação da tolerância (T) e WUE em genótipos de milho-pipoca, para os dois caracteres principais, isto é, rendimento de grão (GY) e capacidade de expansão (PE)?

Nesse contexto, os objetivos desse trabalho foram avaliar uma amostra de linhagens de milho-pipoca da UENF, quanto ao potencial produtivo (GY) e à capacidade de expansão (CE) em condições de deficiência hídrica (WS) e com adequado suprimento de água (WW), para propor uma discriminação quanto ao mérito genético de tolerância a este estresse e quanto à eficiência no uso de água, utilizando os caracteres GY e PE, no intento de disponibilizar genótipos de interesse para o melhoramento genético. Ainda, objetiva-se propor cruzamentos entre linhagens com elevado mérito genético buscando combinações híbridas superiores, bem como, selecionar genótipos para estudos de herança.

### **3.1.2. REVISÃO**

#### **3.1.2.1. Aspectos gerais da cultura do milho-pipoca**

O milho-pipoca é um alimento bastante popular, muito apreciado e consumido no Brasil (Freitas Júnior et al., 2009; Amaral Júnior et al., 2013; Cabral et al., 2016; Schwantes et al., 2018), entretanto, ainda existe um vasto mercado a ser desenvolvido para a cultura do milho-pipoca no país. Devido ao aumento do consumo do milho-pipoca pela população, bem como de alguns segmentos da indústria, será necessário expandir a área de cultivo da cultura e agregar valores genéticos nas cultivares de milho-pipoca para atender à crescente demanda pelo produto (Cabral et al., 2016; do Amaral Júnior et al., 2016; Schwantes et al., 2018).

Existem 95 cultivares e 10 parentais (linhagens ou híbridos simples) de milho-pipoca registradas no Ministério de Agricultura, Pecuária e Abastecimento (MAPA), com denominação de espécie *Zea mays* L. var. *everta* (Sturtev.) L. H. Bailey, sendo que as empresas privadas detêm majoritariamente o mercado de sementes (Brasil, 2019). Destas, apenas 26 foram desenvolvidas por instituições públicas – Instituto Agrônomo de Campinas (IAC) (12) e Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF) (14) (Brasil, 2019). Em âmbito nacional, existem poucos trabalhos que avaliam o potencial genético da cultura, o que se contrapõe com uma demanda crescente de germoplasma melhorado, para prover as necessidades de opções de cultivos rentáveis pelos produtores (Silva, 2015). Com o intento de reverter esse cenário, é alternativa viável a avaliação de germoplasma para o desenvolvimento de cultivares adaptadas às condições ambientais particulares (Arnhold et al., 2009).

Sob o aspecto etno-botânico, o milho-pipoca pertence à família *Poaceae*, subfamília *Panicoideae*, tribo *Maydeae* e a espécie *Zea mays* L. *everta* ( $2n = 20$ ) (Koo e Jiang, 2008). A origem genética do milho-pipoca, tal como a do milho comum, é objeto de hipóteses. No entanto, a teoria mais aceita é que o teosinto seja o ancestral do milho moderno, incluindo o milho-pipoca (Bennetzen et al., 2001). Especificamente, o milho e o teosinto são considerados parentes próximos, devido à existência de evidências genéticas e citológicas, caracterizando-os com o mesmo número e homologia dos cromossomos. Além disso, a partir de cruzamentos entre o milho e um tipo de teosinto, são obtidos híbridos férteis (Silva et al., 2015).

O milho-pipoca, segundo alguns autores, originou-se do milho comum do tipo *flint* (Kantety et al., 1995), haja vista que ele possui capacidade de estourar, mesmo que baixa. Porém, outros autores defendem que esta hipótese é pouco provável, pois o mais antigo exemplar de milho encontrado é de milho-pipoca (Takahashi et al., 1999; Fu et al., 2010). Reforçando esse argumento, concordando com os autores anteriores, o milho-pipoca deve ser o mais antigo, visto que, em certas tumbas pré-históricas, havia utensílios de barro supostamente utilizados para o preparo de pipoca, junto com sementes de milho-pipoca (Koo e Jiang, 2008).

O milho-pipoca é utilizado, sobretudo, para consumo humano, na forma de pipoca. A cultura apresenta sementes duras e pequenas, de formato pontiagudo ou arredondado (Paes, 2006). O milho-pipoca é considerado um tipo de milho especial,

devido à sua capacidade de expandir, em função da rigidez do pericarpo, sendo a capacidade de expansão a principal característica que difere do milho comum (da Silva et al., 1993). O processo de expansão está associado à presença de óleo e umidade no grão, que quando aquecidos, em torno de 180°C, exercem forte pressão sobre o pericarpo, cujo rompimento expõe o endosperma, formando a pipoca (da Silva et al., 1993). O grão de milho-pipoca estoura devido à fina cápsula que envolve o endosperma. A película do milho-pipoca funciona como uma parede rígida, que se rompe quando a pressão interna aumenta, por causa do calor que é transferido para o interior do grão (Silva et al., 1993). A capacidade de expansão das sementes de pipoca pode multiplicar por até mais de 40 vezes o volume inicial utilizado (Matta e Viana, 2010). Segundo Nobre et al. (2000), a avaliação da qualidade do milho-pipoca é feita pela análise da capacidade de expansão, de forma que, quanto maior for esta capacidade, maior também será o valor comercial do produto, pelo fato de estar associado à maciez da pipoca.

O milho-pipoca, em comparação ao milho comum, apresenta similaridade absoluta no que se refere aos estádios fenológicos de crescimento e desenvolvimento da cultura. Por isso, em estudo de caracterização e avaliação de germoplasma de milho-pipoca utilizam-se dos mesmos descritores mínimos de *Zea mays* L. Todavia, analisando cuidadosamente algumas características da arquitetura de plantas, características fisiológicas e ecofisiológicas, observam-se algumas particularidades para essa cultura em foco. As plantas de milho-pipoca tendem a apresentar menor porte de plantas, menor número de folhas, colmo mais fino e fraco, a posição relativa das espigas costuma ser mais alta, produzem perfilhos com maior frequência, além de tenderem a uma maior prolificidade, ou seja, várias espigas por planta. Todavia, de maneira geral, apresentam menor produtividade média de grãos (Ziegler, 2001).

Ainda em comparação com o milho comum, quanto aos aspectos fisiológicos, há que se destacar que a cultura do milho-pipoca tende a ser super precoce na maturação dos grãos (Ziegler, 2001). Com relação à ecofisiologia das plantas dessa cultura, os genótipos de milho-pipoca tendem a ser mais sensíveis em resposta aos estresses bióticos e abióticos. Nesse sentido, destaca-se, em maior intensidade, a ocorrência de danos com o ataque de larvas de insetos e doenças fúngicas, além de essas plantas apresentarem um sistema radicular

menos desenvolvido, tornando-as mais suscetíveis ao acamamento e ao *déficit* hídrico (Sawazaki, 2001).

O milho, de uma forma geral, é considerado uma das culturas que consome água em abundância. A cultura pode ser cultivada em regiões cuja precipitação varia de 300 a 5.000 mm anuais. Todavia, a quantidade de água média consumida por uma lavoura de milho está em torno de 600 mm, durante o seu ciclo completo da cultura (Durães et al., 2004). No cenário atual de mudanças climáticas, a seca é considerada uma grave restrição ambiental no desenvolvimento das culturas agrícolas (Hao et al., 2011; Mir et al., 2012; Cairns et al., 2012; Araus et al., 2018), o que tornam ainda mais invocativas as pesquisas com iniciativas de desenvolver genótipos tolerantes ao estresse hídrico e/ou eficientes agronomicamente no uso da água e, mesmo, de compreender a herança de características relacionadas com a adaptação a ambientes com carência e irregularidade na distribuição de chuvas.

### **3.1.2.2. Deficiência hídrica na cultura do milho**

O *déficit* hídrico pode ser considerado uma condição de estresse abiótico grave e de ocorrência frequente, que restringe em grande escala a produção da agricultura mundial. Essa condição deverá agravar-se em um futuro muito próximo, com as mudanças climáticas globais previstas (Romano et al., 2011; Mir et al., 2012; Zia et al., 2013; Adebayo et al., 2014; Vaughan et al., 2015). Nesse sentido, os períodos de escassez de chuvas e má distribuição dos recursos hídricos, adicionalmente ao aquecimento global iminente, deverão se intensificar, desfavorecendo ainda mais o cenário de desenvolvimento das culturas agrícolas (Hao et al., 2011; Adebayo et al., 2014; Araus et al., 2018).

Na cultura do milho, o estresse hídrico pode reduzir drasticamente o rendimento de grãos, conforme informações obtidas na literatura (Edmeades et al., 1992), podendo até mesmo inviabilizar a produção em lavouras atingidas em fases iniciais por secas de forte intensidade e duração. Em estudo dirigido por Cairns et al. (2012), a deficiência hídrica diminuiu significativamente o rendimento de grãos em linhagens (80 %) e híbridos (76 %) de milho comum. A perda de rendimento e seus componentes para ambos os tipos de genótipos avaliados foi associada, em grande parte, à diminuição no número de grãos produzidos, por unidade de área (Cairns et al., 2012). Existe uma tendência para a performance no rendimento de

grãos, onde se observa que os genótipos que apresentarem melhores índices, tenderão a apresentar melhor desempenho, tanto nas condições adequadas de cultivo, quanto nas condições de estresse hídrico (Kamara et al., 2003; Zia et al., 2013).

A condição de deficiência hídrica acontece quando a disponibilidade de água no solo diminui ou quando ocorre a distribuição irregular ao longo do ciclo de desenvolvimento das culturas agrícolas (Mir et al., 2012). Para os casos mais graves, a ocorrência do estresse hídrico coincide com os estádios fenológicos de florescimento e de enchimentos de grãos, ocasionando grande efeito de redução no rendimento de grãos (Teixeira et al., 2010; Dias et al., 2018).

Com os avanços da genômica e do sequenciamento de DNA, associados a preços mais acessíveis destes procedimentos biotecnológicos (Hao et al., 2011), espera-se que possam ser alcançados progressos genéticos mais rápidos nos programas de melhoramento de culturas agrícolas, inclusive em condições de estresses abióticos. Entretanto, para o momento, as técnicas de fenotipagem em grande escala e em condições de campo, são o grande "gargalo" para a investigação de características desejáveis nas plantas, frente às condições de estresse hídrico (Cairns et al., 2012; Araus et al., 2018). Assim, a fenotipagem eficiente em grande escala, em condições de campo, torna-se o principal entrave atual para a obtenção de segregantes superiores (Araus et al., 2012) e associação com técnicas de seleção assistida em larga escala, como a seleção genômica ampla.

O rendimento de grãos é uma característica agronômica complexa, dependente de diversos fatores, incluindo o crescimento vigoroso, a disponibilidade de nutrientes e de água adequada, a radiação solar, constituindo-se, pois, em característica quantitativa, de difícil mensuração (Bruce et al., 2002; Hallauer et al., 2010). Para Cairns et al. (2012) a aplicação eficaz das metodologias de fenotipagem reside, em parte, na capacidade de aplicá-las nos estádios críticos, associados com a produção de grãos. Nesse sentido, para os autores, elucidar os processos-chave do desenvolvimento nas etapas cruciais para a produção de grãos, em condições de *déficit* hídrico, fornecerá orientações importantes sobre as características mais adequadas para a investigação, assim como, na determinação dos estádios fenológicos apropriados para quantificação dessas características.

Em nível nacional, as pesquisas com a temática tolerância ao *déficit* hídrico e/ou eficiência agronômica no uso da água, utilizando milho comum, ainda não são numerosas. São encontrados relatos de pesquisas realizadas pela Embrapa – Sete Lagoas (Teixeira et al., 2010; Dias et al., 2018), pela Universidade Federal de Viçosa (Silva et al., 2008; Souza et al., 2009), Universidade de São Paulo (Câmara et al., 2007) e a Universidade Federal do Piauí (Mendes et al., 2017). Para o milho-pipoca, o panorama é ainda pior, pois não são encontrados relatos na literatura relacionados ao melhoramento para tolerância ao *déficit* hídrico e/ou eficiência agronômica do uso da água desta importante cultura agrícola.

### 3.1.3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1.3.1. Material vegetal, desenho experimental e tratos culturais

Pertencentes ao Banco Ativo de Germoplasma da UENF, avaliaram-se 20 linhagens ( $S_7$ ) de milho-pipoca, cuja genealogia deriva de germoplasma com adaptação climática tropical (L61, L63, L65, L69, L70 e L71 – originadas da população ‘BRS-Angela’) e temperada/tropical (P1, P5, e P7 – originadas do híbrido comercial ‘Zélia’; P2 e P3 – originadas do composto ‘CMS-42’; P4 – originadas de raças sul-americanas; P6, P8 e P9 – originadas do híbrido comercial ‘IAC-112’; L54, L55 e L59 – originadas da população de ‘Beija-Flor’; e L75 e L76 – extraídas da população ‘Viçosa’).

As linhagens foram separadas em dois grupos de maturação, com base na data da antese masculina, em que cada grupo conteve 10 genótipos, a saber: i) precoces (L54, L59, P2, P3, P4, P5, P6, P7, P8 e P9) e; tardias (L55, L61, L63, L65, L69, L70, L71, L75, L76 e P1). Os genótipos foram classificados em cada grupo fenológico com base nos ensaios de anos anteriores. Dessa forma, para sincronizar o estágio fenológico de florescimento masculino, a semeadura foi realizada de forma escalonada, sendo que a primeira etapa ocorreu no dia 19 de abril (genótipos tardios) e a segunda etapa no dia 25 de abril (genótipos precoces), no ano de 2016.

Os experimentos foram realizados na Estação Experimental do Colégio Estadual Agrícola Antônio Sarlo, em Campos dos Goytacazes, Rio de Janeiro,

Brasil (Latitude 21° 42' 48" S, Longitude 41° 20' 38" O, 14 m de altitude), durante as estações secas (meses de abril a agosto). O delineamento experimental foi blocos completos casualizados com três repetições em cada regime hídrico: em condições de irrigação à capacidade de campo (WW – regime hídrico 1) e sob condições de estresse hídrico (WS – regime hídrico 2).

Cada parcela constituiu-se de quatro linhas de 4.4 m, espaçadas em 0.20 m entre plantas e 0.80 m entre linhas (23 plantas por linha). A área útil de cada parcela foi definida por 8.00 m<sup>2</sup> das fileiras centrais. A adubação de base dos experimentos foi realizada com 30 kg ha<sup>-1</sup> de N (na forma de ureia), 60 kg ha<sup>-1</sup> de P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> (superfosfato triplo) e 60 kg ha<sup>-1</sup> de K<sub>2</sub>O (cloreto de potássio). A adubação de cobertura ocorreu 30 dias após sementeira, respeitando o escalonamento de plantio citado anteriormente, e disponibilizaram-se 100 kg ha<sup>-1</sup> de N (na forma de ureia).

A irrigação foi aplicada nos diferentes regimes hídricos, utilizando um sistema de gotejamento (vazão 2,3 mm h<sup>-1</sup>). Um gotejador Katif por planta foi instalado, com espaçamento de 0,20 m entre plantas e 0,80 m entre linhas. A Tabela 1 mostra as especificações da irrigação aplicada (mm) durante todo o período de cultivo, tanto no regime irrigado (WW) como na área com estresse hídrico (WS), apresentadas em dias após a sementeira (DAS). Na área considerada WS, a irrigação foi suspensa a partir dos 49 DAS até a colheita. Contudo, aos 56, 70, 77, 105, 112 e 119 DAS houve precipitação pluviométrica, totalizando 133 mm (Tabela 1). Os eventos de chuva foram registrados numa estação climatológica próximo ao experimento. A quantidade total de água aplicada nos genótipos de maturação precoce e tardia foi de 60 mm para o ambiente WS, enquanto as plantas do ambiente WW receberam uma quantidade total de 138 mm.

Para garantir a imposição do estresse hídrico, a irrigação foi interrompida em estágio fenológico de pré-florescimento, precisamente 15 dias antes do florescimento masculino (dia 10 de junho de 2016). O florescimento médio masculino ocorreu no dia 25 ( $\cong$  68 DAS) e 24 ( $\cong$  67 DAS) de junho de 2016, no ambiente WS e WW, respectivamente (dados não mostrados). Durante todo o ciclo de crescimento e desenvolvimento da cultura, a temperatura e umidade relativa variaram entre 12 a 37 °C e 23 a 97 %, respectivamente, com radiação solar média de 20,35 MJ m<sup>-2</sup> dia<sup>-1</sup> (radiação máxima no local do experimento foi de  $\cong$  1300  $\mu$ mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (apêndice 1).

**Tabela 1** – Precipitação e irrigação (mm) aplicada nos genótipos precoces e tardios na condição bem irrigada (WW) e sob estresse hídrico (WS), em dias após a semeadura (DAS).

DAS	Precipitação	WS – tardio	WS – precoce	WW – tardio	WW – precoce
7	-	13	13	11	12
14	26	9	8	9	8
21	7	8	9	10	11
28	7	12	10	11	6
35	-	4	6	4	6
42	1	13	13	14	13
49	18	2	1	3	3
56	20	-	-	4	4
63	-	-	-	10	10
70	15	-	-	9	8
77	4	-	-	7	7
84	-	-	-	14	14
91	-	-	-	13	12
98	-	-	-	13	13
105	24	-	-	8	10
112	4	-	-	-	-
119	7	-	-	-	-
Total	133	60	60	138	138

O solo da Estação Experimental é classificado como Argissolo Amarelo Distrófico Fragipânico Latossólico e, quanto aos atributos físicos (textura), apresenta teores elevados de argila e silte. Os pontos de capacidade de campo e de murcha permanente são 38,21 % e 28,41 %, respectivamente. Durante o período de condução dos experimentos, o potencial hídrico do solo foi monitorado com tensiômetros Decagon MPS-6. O ambiente WS possuía três pontos de coleta de dados, enquanto o ambiente WW, um ponto de coleta. Os tensiômetros foram instalados entre plantas, em profundidade de 0,20 m. O solo do ambiente WW foi mantido em capacidade de campo (-0,01 MPa) durante todo ciclo da cultura,



enquanto que no ambiente WS, o solo atingiu o ponto de murcha permanente (-1,5 MPa) doze dias após o florescimento masculino (apêndice 2).

### 3.1.3.2. Caracteres avaliados

A produtividade de grãos (GY) foi corrigida para 13% de umidade e expressa em Kg.ha<sup>-1</sup>. A capacidade de expansão (PE) foi aferida para a massa de 30 g de grãos, irradiada em micro-ondas, em saco de papel especial para pipocamento, na potência de 1.000 W, por tempo determinado de dois minutos e quinze segundos. O volume de pipoca foi quantificado em proveta (2.000 mL). A capacidade de expansão (PE) foi determinada pelo quociente do volume obtido de pipoca e massa do grão, expressa em mL.g<sup>-1</sup>. Tais caracteres citados foram mensurados com base em todas as plantas da área útil da parcela.

### 3.1.3.3. Análises estatísticas

As análises de variância individual foram realizadas, ou seja, para cada ambiente (WW e WS) e conjunta dos experimentos para estudo da interação genótipo x ambiente. A análise de variância foi realizada de acordo com o seguinte modelo estatístico:  $Y_{ij} = \mu + G_i + B_j + \varepsilon_{ij}$ , em que  $Y_{ij}$  é a observação do i-ésimo genótipo, do j-ésimo bloco;  $\mu$  é a constante geral;  $G_i$  é o efeito de tratamento;  $B_j$  é o efeito de bloco; e  $\varepsilon_{ij}$  é o erro experimental. A análise de variância conjunta foi realizada de acordo com o seguinte modelo estatístico:  $Y_{ijk} = \mu + G_i + B/A_{jk} + A_j + GA_{ij} + \varepsilon_{ijk}$ , em que:  $Y_{ijk}$ : observação do i-ésimo genótipo no j-ésimo ambiente no k-ésimo bloco;  $\mu$ : constante geral;  $G_i$ : efeito aleatório do i-ésimo genótipo;  $B/A_{jk}$ : efeito do k-ésimo bloco dentro do ambiente j;  $A_j$ : efeito fixo do j-ésimo ambiente com NID;  $GA_{ij}$ : efeito aleatório da interação entre o i-ésimo genótipo com o j-ésimo ambiente e  $\varepsilon_{ijk}$ : erro aleatório experimental médio associado à observação  $Y_{ijk}$ , com NID (0,  $\sigma^2$ ).

Quando detectado efeito significativo de interação genótipo x ambiente, verificou-se o tipo de interação (simples ou complexa), considerando o método de dissimilaridade em ambientes proposto por Cruz e Castoldi (1991).

As médias de tratamentos foram agrupadas pelo teste de Scott e Knott em 5% de probabilidade.

### 3.1.3.4. Equações matemáticas para o cálculo dos índices

Considerou-se a média dos caracteres para i-ésima linhagem ( $Y_i$ ), nas distintas condições hídricas, designadas de WS: *Water stress* e WW: *Well-watered* para o cálculo dos índices. A média geral do caractere em cada ambiente foi designada por  $\bar{Y}$ . Os índices calculados foram:

$$\text{Stress tolerance index (Fernandez, 1992): } STI_i = Y_{WW_i} \times Y_{WS_i} / \bar{Y}_{WW}^2$$

$$\text{Stress susceptibility index (Fischer e Maurer, 1978): } SSI_i = (1 - Y_{WW_i} \times Y_{WS_i}) / (1 - \bar{Y}_{WW} \times \bar{Y}_{WS})$$

$$\text{Drought resistance index (Blum, 1988): } DRI_i = Y_{WS_i} \times (Y_{WS_i} / Y_{WW_i}) / (\bar{Y}_{WS})$$

*Agronomic water use efficiency WS:*  $WUE_{WS} = Y_{WS_i} / L_{WS}$ ; em que L= litros de água (precipitação + irrigação).

*Agronomic water use efficiency WW:*  $WUE_{WW} = Y_{WW_i} / L_{WW}$ ; em que L= litros de água (precipitação + irrigação).

### 3.1.3.5. Distância Euclidiana, método de agrupamento WARD e análises dos componentes principais

Para o cálculo da matriz de distância Euclidiana, a média estimada para cada índice foi padronizada, por meio da expressão:  $z_{ik} = (X_{ik} - \bar{X}_i) / \hat{\sigma}_k$ ; em que  $X_{ik}$  corresponde à média do i-ésimo tratamento para o k-ésimo índice e  $\hat{\sigma}_k$  corresponde ao desvio padrão do k-ésimo índice.

Para calcular a matriz de distância foi utilizada a distância Euclidiana seguindo a inferência:  $d_{ii'} = \sqrt{\frac{1}{v} \sum_{k=1}^v (z_{ik} - z_{i'k})^2}$ , em que  $v$  é o número de características estudadas.

A importância relativa dos índices utilizados para a formação dos grupos por meio da distância Euclidiana foi determinada pelo método dos componentes principais (PCA), em que índices mais e menos importantes e/ou associação entre eles foram identificadas por meio da matriz de correlação entre os dados originais (Cruz et al., 2012). Para a análise de componentes principais também foi utilizada a média padronizada.

### 3.1.3.6. Genotipagem

#### 3.1.3.6.1. Extração de DNA

O material vegetal foi oriundo de duas sementes de cada linhagem, germinadas em bandeja, contendo substrato comercial. Após sete dias, folhas jovens foram coletadas para a extração de DNA, que ocorreu pelo método CTAB padrão (Doyle e Doyle, 1990) com modificações sugeridas por Daher et al. (2002). As amostras de DNA foram quantificadas por meio do fluorímetro Qubit® 2.0 (Invitrogen). As amostras de trabalho foram diluídas para a concentração de trabalho ng/μL.

#### 3.1.3.6.2. Marcadores microssatélites e reação em cadeia da polimerase

A etapa de seleção de marcadores microssatélites gênicos (SSR-ESTs) foi iniciada com um total de 193 iniciadores. As sequências foram desenvolvidas e mapeadas por Sharopova et al. (2002) para a espécie em questão.

Cada PCR continha o volume final de 13 μL, composta por: 2 μL de DNA (5 ng/μL), 1,5 μL de tampão 10X (NH<sub>4</sub>SO<sub>4</sub>), 1 μL de MgCl<sub>2</sub> (25 nM), 1,5 μL de dNTPs (2 mM), 1 μL de iniciador (*forward* e *reverse*) (5 μM) e 0,12 μL de Taq-DNA polimerase (5 U/μL) (Invitrogen, Carlsbad, Califórnia, EUA).

As PCR foram programadas para 35 ciclos e ocorreram em termociclador da *Applied Biosystems/Veriti 96 well*. Cada ciclo foi composto por: desnaturação inicial a 94 °C durante 4 minutos; desnaturação cíclica a 94 °C por 1 minuto; anelamento – temperatura específica de cada iniciador, em °C, por 1 minuto (Pena et al., 2016); extensão cíclica a 72 °C por 2 minutos e; extensão final a 72 °C por 7 minutos.

A separação dos produtos de amplificação da PCR ocorreu por meio de eletroforese em gel. Os géis de agarose foram preparados com *MetaPhor*, concentrados a 4 %, os quais foram imersos em cubas com tampão TAE [Tris-Acetato 90 mM (pH8,0) + EDTA 10 mM]. Os produtos da PCR foram corados com *Gel Red™* e *Blue Juice* (1:1) para a separação. A fotodocumentação dos géis foi realizada em sistema MiniBis Pro (*Bio-Imaging Systems*). O produto da amplificação foi comparado com o marcador *High DNA Mass Ladder* de 100 pb (0,5 ng/μL) (Invitrogen, USA).

Do conjunto de iniciadores testados, o total de 15 pares foram polimórficos e, então, selecionados para resolução em sistema de eletroforese capilar de *Fragment Analyser (Advanced Analytical)*. Para tal, utilizaram-se 4 µL de material amplificado da anterior, juntamente com 20 µL de tampão, os quais foram distribuídos em placas específicas para o equipamento. Com auxílio de um marcador de peso molecular conhecido (*DNA Ladder*), contendo uma variação de 35 a 500 pb, determinou-se o tamanho dos fragmentos amplificados. A sequência de 15 pares de iniciadores SSR-ESTs, localização do cromossomo (Cr), posição no mapa genético em *centimorgan* (cM), temperatura de anelamento (T °C), número de alelos (Na) encontra-se disponível no apêndice 3.

### **3.1.3.6.3. Análises de dados moleculares**

As informações genóticas de cada loco SSR foram consideradas como variáveis multicategóricas, para o cálculo da distância genética, utilizando o algoritmo de Gower (1971). A representação dessa matriz de distância foi por meio de *Heatmap*, usando o pacote do *R gplots*. Os dados moleculares foram analisados pela linguagem R (*R Core Team, 2017*), utilizando o pacote *cluster* (Maechler et al., 2017) para o cálculo da distância genética e *gplots* para o *Heatmap* (Warnes et al., 2016).

## **3.1.4. RESULTADOS**

### **3.1.4.1. Expressão fenotípica de linhagens de milho pipoca em condições WS e WW**

Nos ambientes WS e WW, há variabilidade genética entre os genótipos avaliados, para os caracteres agrônômicos: produtividade de Grãos (GY) e capacidade de expansão (PE) (Tabela 2), comprovada estatisticamente pelo teste F ( $p < 0.01$ ). A redução em GY foi de 55,29 %, dada a média geral do ambiente WS atingir 1139,11 Kg.ha<sup>-1</sup> e, no ambiente WW, 2548,08 Kg.ha<sup>-1</sup>. A capacidade de a

pipoca expandir em condições WS foi de 20,91 mL.g<sup>-1</sup> e, em WW, 29,35 mL.g<sup>-1</sup>, correspondendo a uma restrição de 29,19 %.

Na análise conjunta, para as fontes de variação genótipos e ambientes, os caracteres GY e PE revelaram diferenças fenotípicas nos distintos regimes hídricos ( $p < 0,01$ ) (Tabela 2). Interação entre genótipos x ambiente foi observada nos caracteres avaliados.

Na análise da dissimilaridade entre os ambientes, GY expressou interação do tipo simples, explicando 78,69 % da variação de QMG. Para o caractere PE, apenas 22,41 % da interação foi atribuída ao tipo simples, sendo a interação do tipo complexa a de maior efeito.

**Tabela 2** – Resumo da análise da variância, dissimilaridade dos ambientes e médias gerais e de caracteres agrônômicos de linhagens de milho-pipoca sob condições de estresse hídrico (WS) e bem irrigadas (WW).

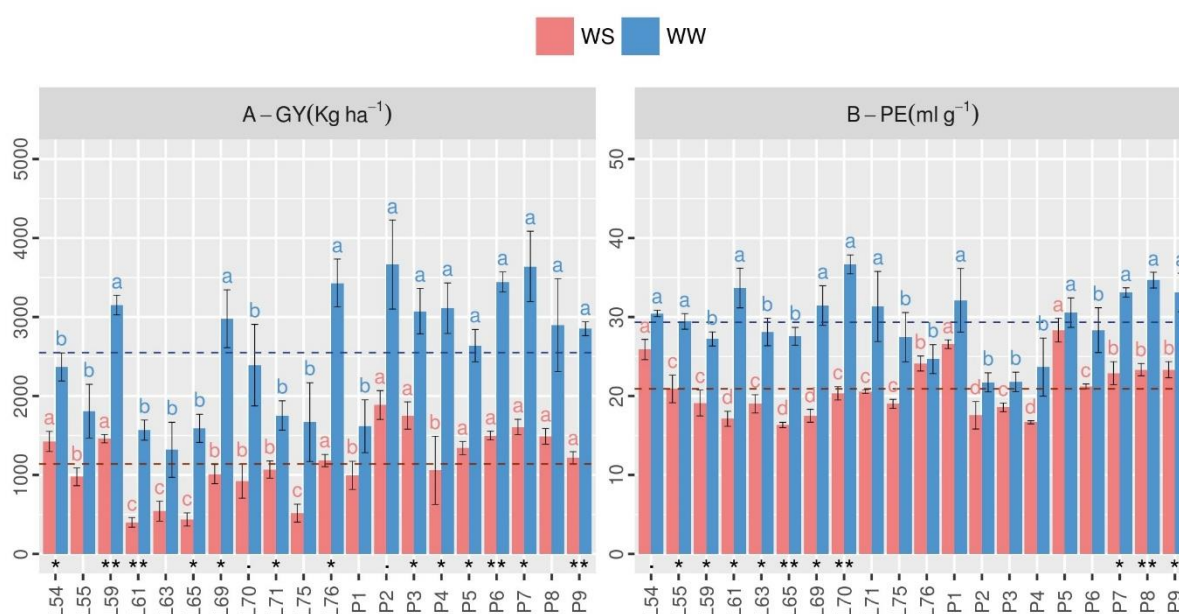
Fonte de variação		GL	GY		PE
			QM		
Ambiente WS	Genótipo	19	559525,58**	36,40**	
	Repetição	2	137418,51	2,76	
	Resíduo	38	66624,41	3,35	
	CV (%)		22,66	8,75	
	Média		1139,12	20,91	
Ambiente WW	Genótipo	19	1839610,00**	52,27**	
	Repetição	2	601287,53	2,53	
	Resíduo	38	336794,59	16,40	
	CV (%)		22,78	13,80	
	Média		2548,08	29,35	
Análise conjunta	Genótipo	19	2029446,79**	60,32**	
	Ambiente	1	59554949,82**	2136,42**	
	Repetição (Ambiente)	4	369353,02	2,64	
	Gen X Amb	19	369688,79*	28,35**	
	Resíduo	76	201709,50	9,88	
	CVe (%)		24,36	12,50	
	Média		1843,60	25,13	
Dissimilaridade entre ambientes					
% da parte simples de QM GxA <sub>ij</sub> ' GY				78,69	
% da parte simples de QM GxA <sub>ij</sub> ' PE				22,41	

WS: estresse hídrico; WW: ambiente irrigado; QM: quadrado médio; CV: coeficiente de variação. GY: produtividade de grãos (Kg.ha<sup>-1</sup>); PE: capacidade de expansão (g.mL<sup>-1</sup>). Os símbolos \* e \*\* são significativos em 0,05 % e 0,01 % probabilidade, pelo teste F, respectivamente.

### 3.1.4.2. Potencial agrônomo de linhagens de milho-pipoca em condições WS e WW

No ambiente WS, as médias de GY variam de 400,00 a 1885,42 Kg.ha<sup>-1</sup> e de 1318,75 a 3640,63 Kg.ha<sup>-1</sup>, no ambiente WW (Figura 1). O grupo de linhagens de maior GY no ambiente WS foi composto pelos genótipos L54, L59, L76, P2, P3, P5, P6, P7, P8 e P9. No ambiente WW, os mesmos genótipos estiveram presentes no grupo de linhagens superiores em GY, juntamente com L69 e P4, no entanto, com exceção de L54. As linhagens L61, L63, L65 e L75 compuseram o grupo de menor GY em WS.

As médias de PE variaram de 16,33 a 28,33 mL.g<sup>-1</sup> e de 21,72 a 36,66 mL.g<sup>-1</sup> no ambiente WS e WW, respectivamente (Figura 1). Em condições WS, as maiores médias foram alcançadas pelas linhagens L54, P1 e P5. As linhagens L61, L65, L69, P2 e P4 compuseram o grupo de menor PE em WS. O grupo de linhagens de maior PE, no ambiente WW, foi composto pelos genótipos L54, L55, L59, L61, L70, L71, P1, P5, P7, P8 e P9.



**Figura 1** – Potencial agrônomo de linhagens de milho-pipoca em condições WS e WW.

WS: estresse hídrico; WW: ambiente irrigado; A) GY: produtividade de grãos (Kg.ha<sup>-1</sup>); B) PE: capacidade de expansão (g.mL<sup>-1</sup>). As linhas tracejadas nas cores vermelha e azul representam a média no ambiente WS e WW, respectivamente. Médias de genótipos, em vermelho (WS), e em azul (WW), seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott e Knott em 5% de probabilidade. As barras significam o erro padrão.

### 3.1.4.3. Tolerância ao WS e eficiência agronômica no uso da água por meio de índices

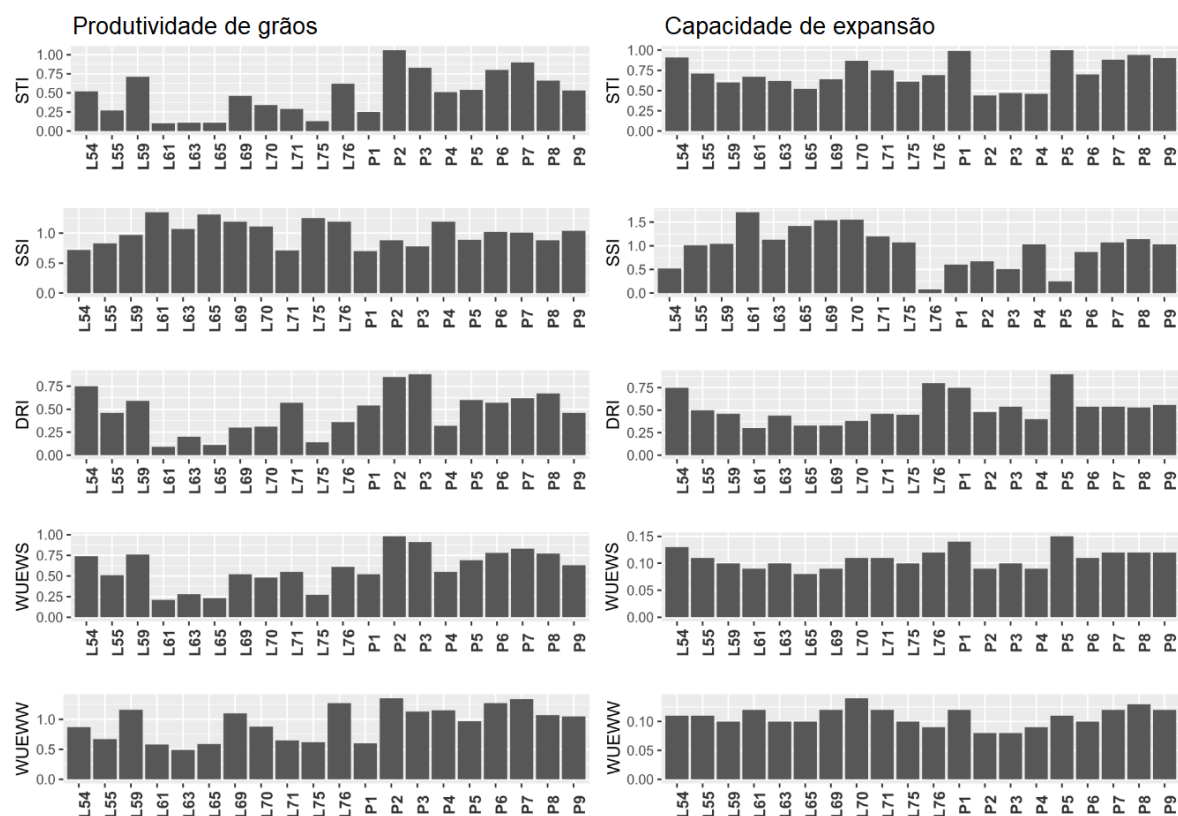
O *Stress Tolerance Index* (STI) (Fernandez, 1992) foi definido com uma ferramenta útil para determinar o rendimento superior dos genótipos sob estresse e potencial de tolerância. A média de STI foi de 0,49 para GY e de 0,72 para PE (figura 2). Os genótipos superiores são aqueles que tiveram valores superiores à média geral do índice, quais sejam, para GY, as linhagens L54, L59, L76, P2, P3, P4, P5, P6, P7, P8 e P9, e para PE, as linhagens L54, L70, L71, P1, P5, P7, P8 e P9. Em consonância com ambos os índices se encontram L54, P7, P8 e P9.

O *Stress Susceptibility Index* (SSI) (Fischer e Maurer, 1978) mensura a estabilidade de produção de determinado genótipo em relação estabilidade média dos genótipos avaliados. O SSI adequado é aquele que expressa valores inferiores à unidade (<1), condição obtida pelas linhagens L54, L55, L59, L71, P1, P2, P3, P5 e P8 para GY; e L54, L76, P1, P2, P3, P5 e P6 para PE. A média de SSI foi de 1,00 para GY e de 0,97 para PE (figura 2).

O *Drought Resistance Index* (DRI) (Blum, 1988) é útil para identificar genótipos que produzem elevados valores de rendimento sob condições de estresse e sob condições adequadas de água, e, além disso, considera a perda percentual entre os ambientes. A média de RDI para GY foi de 0,47 e para PE foi de 0,52 (figura 2). Esse índice considera duas estimativas, isto é, maiores valores para a característica estudada na condição de estresse e a percentagem de perda para o ambiente de condições adequadas. Os valores são adequados quando superiores à média geral, condição observada para as linhagens L54, L59, L71, P1, P2, P3, P5, P6, P7 e P8 para GY; e em L54, L76, P1, P2, P3, P5, P6, P7, P8 e P9 para PE.

A Eficiência Agronômica no Uso da Água (WUE) é empregada quando se tem conhecimento da unidade de água aplicada durante o período de cultivo. Esse índice está relacionado com a quantidade do produto agronomicamente colhido por litro de água aplicada ao plantio (irrigação + precipitação, nesse caso). Assim, a WUE é a razão entre a quantidade de matéria seca produzida (ou colhida) e o volume de água aplicado nas plantas. Assim, genótipos ideais são aqueles que apresentam maiores valores para esse índice WUE, a destacar, para GY, as linhagens L54, L59, L76, P2, P3, P5, P6, P7, P8 e P9; e para PE, as linhagens L54,

L76, P1, P5, P7, P8 e P9, no ambiente WS. No ambiente WW destaca-se, para GY, as linhagens L59, L69, L76, P2, P3, P4, P5, P6, P7, P8 e P9; e para PE, as linhagens L61, L69, L70, L71, P1, P7, P8 e P9, na ambiente WS (figura 2).



**Figura 2** – Índices de tolerância ao estresse hídrico e de eficiência agrônômica do uso da água em linhagens de milho-pipoca.

#### 3.1.4.4. Linhagens potenciais para o melhoramento genético

##### 3.1.4.4.1. Produtividade de grãos

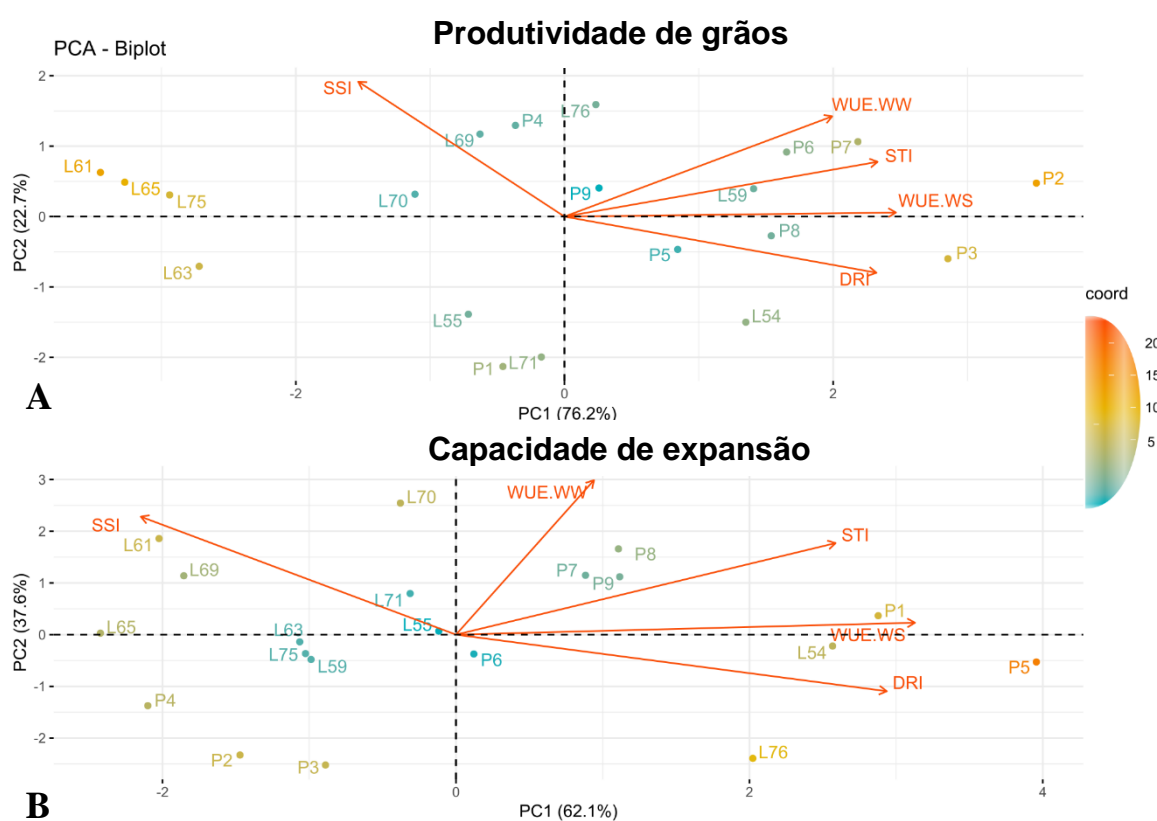
Na análise dos componentes principais (PCA), observou-se a dispersão dos índices para a formação de cinco grupos (figura 3A), utilizando-se da distância Euclidiana. Os valores dos dois primeiros componentes principais correspondem a 99,0 % (PCA1 = 76,2 % + PCA2 = 22,8 %).

O Grupo I (GI-GY) foi formado pelas linhagens P2, P3, P6 e P7 (figura 3A). Este grupo caracteriza-se por apresentar elevadas médias de GY nos ambientes WS e WW, bem como, por ser eficiente agronomicamente no uso da água, impactando em estimativas superiores de STI e WUE.



O Grupo II (GII-GY) foi composto pelas linhagens L55, L71, P1 (figura 3A). Este segundo grupo caracteriza-se por maior estabilidade de produção (SSI), entretanto, não possui as maiores médias de GY, o que resulta em baixos valores de WUE, bem como, STI. O Grupo III (GIII-GY) foi constituído pelas linhagens L69, L70, L76 e P4 (figura 3A). Tais genótipos caracterizam-se por alta susceptibilidade ao WS (SSI>1), bem como baixa DRI e WUE em WS.

O Grupo IV (GIV-GY) foi composto pelas linhagens L54, L59, P5, P8 e P9 (Figura 3A). Este grupo caracteriza-se por elevada estabilidade de produção (SSI) e elevadas médias em WS. Por isso, apresenta elevados valores de DRI e WUE, sobretudo, em WS. O Grupo V (GIV-GY) foi composto pelas linhagens L61, L63, L65 e L75 (figura 3A). Esse grupo caracteriza-se por apresentar baixos valores de GY nos ambientes WS e WW e elevados percentuais de perdas em relação ao ambiente WW (SSI>1).



**Figura 3** – Agrupamento linhagens de milho-pipoca, com base na análise de componentes principais, por meio de índices de tolerância ao estresse hídrico e de eficiência agrônômica no uso da água para o caractere GY (A) e PE (B) em linhagens de milho-pipoca.

### 3.1.4.4.2. Capacidade de expansão

Na análise dos componentes principais (PCA), observou-se que a dispersão dos índices formou cinco grupos para a capacidade de expansão (figura 3B), estimados pelo método de agrupamento WARD, utilizando-se da distância Euclidiana. Os valores dos dois primeiros componentes principais correspondem a 99,7 % (PCA1 = 62,1 % + PCA2 = 37,6 %).

O Grupo I (GI-PE) foi composto por P7, P8 e P9 (figura 3B). Este grupo caracteriza-se por apresentar linhagens com elevados valores de PE em condição WW, no entanto, perdem quantidade considerável na condição WS. Devido à média ser elevada em ambos os ambientes, apresentam elevados valores de STI, DRI e WUE, embora baixo valor de SSI.

O Grupo II (GII-PE) foi composto pelas linhagens L61, L69 e L70 (figura 3B). Estes genótipos, semelhantes ao grupo anterior, caracterizam-se por elevadas médias de PE no ambiente WW, mas com as maiores perdas no ambiente WS. Assim, devido às médias baixas de PE na condição de limitação hídrica, este grupo caracteriza-se, principalmente, pela susceptibilidade ( $SSI < 1$ ), baixo DRI e WUE em WS.

O Grupo III (GIII-PE) foi formado pelas linhagens L55, L59, L63, L71, L75 e P6 (figura 3B). Esse conjunto de genótipos caracteriza-se por possuir médias intermediárias de PE em condições WW e, quando compara-se ao ambiente WS, apresenta reduções expressivas. Conseqüentemente, as linhagens do GIII-PE, apresentaram baixa WUE em WS e WW, bem como baixos valores de STI.

O Grupo IV (GIV-PE) foi composto pelas linhagens L65, P2, P3 e P4 (figura 3B). Este grupo apresenta média de PE baixa nos ambientes WS e WW, no entanto, a perda proporcional entre os ambientes é reduzida. O GIV-PE possui elevados valores de SSI e baixos valores dos demais índices.

O Grupo V (GV-PE) foi formado pelas linhagens L54, L76, P1 e P5 (figura 3B). Esse grupo caracteriza-se por apresentar médias elevadas de PE nos ambientes WS e WW e, de maneira geral, perda proporcional baixa. Assim, o GV-PE apresenta elevada DRI, STI e WUE; e baixa SSI.

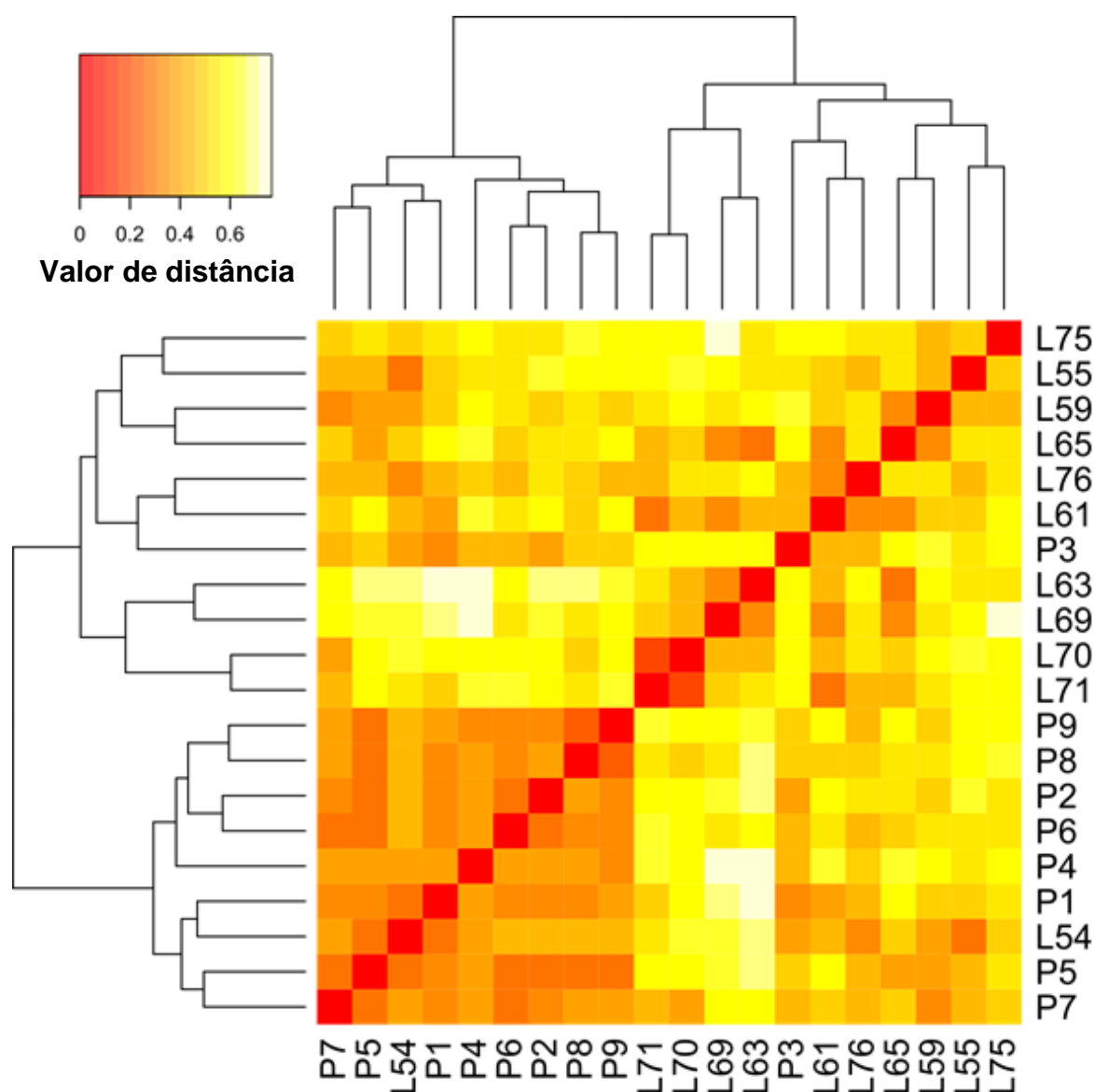
### 3.1.4.5. Diversidade genética mensurada por marcadores SSR-ESTs para potenciais cruzamentos e estudos de herança

Os marcadores SSR-EST utilizados permitiram a formação de dois grupos, quais sejam: GI-SSR, composto por L54, P1, P2, P4, P5, P6, P7, P8 e P9; e GII-SSR, formado por L55, L59, L61, L63, L65, L69, L70, L71, L75, L76 e P3 (figura 4). De maneira geral, os agrupamentos estiveram de acordo com a população fonte de onde se originou cada linhagem, com exceção de L54 e P3. Nesse sentido, destacam-se as menores distâncias genéticas entre as linhagens L70 x L71 (0,19), oriundas da variedade BRS Angela; e as linhagens P8 x P9 (0,23), oriundas do híbrido IAC112 (Figura 4).

Considerando as linhagens que compuseram o GI-GY (P2, P3, P6 e P7), as quais se sobressaíram para os índices STI e WUE e atingiram as maiores médias de GY em WS e WW, destacam-se as maiores distâncias genéticas entre os seguintes pares: P3 x P6 (0,45), P3 x P7 (0,46) e P6 x P7 (0,44) (figura 4). Fenotipicamente contrastante com o GI-GY encontra-se o grupo IV (L61, L63, L65 e L75), caracterizado por baixos valores de STI e WUE. As maiores distâncias genéticas entre as linhagens desses grupos distintos foram entre L63 x P2 (0,67), L63 x P7 (0,61) e L75 x P3 (0,60) (Figura 4).

Deve-se considerar o GII-GY (L54, L59, P5, P8 e P9), como as linhagens de maior tolerância ao WS e, com base nas maiores distâncias genéticas, propõem-se as seguintes combinações: L55 x P8 (0,58), L55 x P9 (0,58) e L59 x P8 (0,53) (Figura 4). Contrastante fenotipicamente com o GII-GY, deve-se considerar o GIV-GY (L61, L63, L65 e L75). Nesse sentido, por apresentarem maiores distâncias genéticas, destacam-se as seguintes combinações L63 x P5 (0,58), L63 x P8 (0,69) e L75 x P8 (0,66) (Figura 4).

Tendo por base as maiores distâncias genéticas entre linhagens de maior eficiência agronômica no uso da água (GI-GY) e tolerância (GII-GY), consideram-se as seguintes combinações L59 x P2 (0,51), L59 x P3 (0,62) e L59 x P6 (0,53) (Figura 4) como mais promissoras para ambientes com limitação hídrica.



**Figura 4** – Heatmap das distâncias genéticas entre 20 linhagens de milho-pipoca estimadas por meio de 15 marcadores SSR-ESTs.

### 3.1.5. DISCUSSÃO

A existência de variabilidade genética presente nas linhagens de milho-pipoca foi constatada pela diferença estatística observada nos caracteres GY e PE, o que permite pressupor ganhos genéticos com a seleção. É esperada uma resposta diferencial das linhagens de milho-pipoca aos ambientes WS e WW, em decorrência do efeito significativo de interação genótipo x ambientes (IGA). A interação G x A interfere nos ganhos por seleção e na recomendação de cultivares.

Nesses casos, sugere-se a formação de populações e combinações híbridas específicas para ambientes particulares (Hallauer et al., 2010; Cruz et al., 2014). Em milho-comum, diversos autores relatam as interações G x A significativas para GY e seus componentes (Dias et al., 2018).

Na análise da dissimilaridade entre os ambientes, o caractere GY teve interação do tipo simples, mostrando que as linhagens responderam, em menor intensidade, ao estresse hídrico, mantendo-se o *ranking* de posições. Por outro lado, PE apresentou interação complexa e, neste caso, as linhagens de milho-pipoca responderam diferentemente nos ambientes WS e WW, sendo alterada a ordem de ranqueamento. Para o caractere PE, a seleção de genótipos superiores deve ser específica por ambiente (Hallauer et al., 2010).

Após 22 dias da suspensão da irrigação (12 dias após a data do florescimento masculino), os sensores do potencial hídrico do solo instalados a 0,2 m de profundidade mostraram valores da tensão de água no solo abaixo do ponto de murcha permanente (-1,5 MPa). A diferença de 78 mm de água entre os regimes hídricos mostrou efeito de redução expressiva sobre GY e PE (Tabela 2). Como mecanismo adaptativo ao WS, ocorre o retardo na floração, cerca de 1,5 dias (dados não mostrados). A viabilidade polínica, formação do zigoto e início do enchimento de grãos são processos biológicos sensíveis ao WS (Zinselmeier et al., 1995).

Nos genótipos de milho-pipoca avaliados, e para estresse hídrico imposto em pré-antese até o início do enchimento de grãos, destaca-se que a redução média é de 55,29 % em GY. A limitação hídrica deve ser prolongada para que as plantas possam em tempo hábil expressar a aclimatização à condição limitante, o que pode ser dimensionado no rendimento final (Romano et al., 2011; Cairns et al., 2012). Bruce et al. (2002) consideram a redução média de, aproximadamente, 50% em GY, adequada para avaliações fenotípicas na cultura sob WS. Em PE, o decréscimo proporcional foi de 29,19 %. O processo de expansão está associado à presença da umidade contida nos grânulos de amidos do grão, que quando aquecidos ( $\approx 180$  °C), exercem pressão sobre o pericarpo, cujo rompimento expõe o endosperma (da Silva et al., 1993). Este é o primeiro relato de redução na PE em condições WS e exige estudos profundos para compreensão desse fenômeno sob essa condição.

Para responder à questão “Melhoramento de milho-pipoca para tolerância ao estresse hídrico ou para eficiência agronômica no uso da água?”, inicialmente, observam-se as médias dos caracteres GY e PE, concomitantemente nos ambientes WS e WW. A linhagem P5 foi a única que apresentou médias superiores, considerando, ao mesmo tempo, GY e PE e os ambientes WS e WW. Todavia, analisando apenas a média superior de determinado caractere, não se pode dimensionar a proporção de perdas entre os ambientes e, por isso, o uso dos índices. Assim, foi possível identificar que as linhagens L54 e P5 superiores em todos os índices utilizados, ao passo que as linhagens L61, L63, L65 e L75, foram as inferiores.

O agrupamento das linhagens e a distribuição dos índices para o caractere GY mostra a associação entre STI e WUE, bem como, a relação inversa com SSI. O STI e a WUE favorecem a formação do grupo com genótipos mais produtivos em ambas as condições hídricas, os mesmos que foram eficientes agronomicamente no uso da água (GI-GY). Por outro lado, os genótipos que apresentaram as menores perdas percentuais entre ambientes (GIV-GY) denominados de tolerantes, não são aqueles que possuem maior GY.

Genótipos menos produtivos tendem a apresentar tolerância a ambientes de estresse (Maia et al., 2011; Naghavi et al., 2013). O rendimento de genótipos tolerantes é, frequentemente, moderado, mesmo em condições de crescimento ideal (Maia et al., 2011). Souza et al. (2008) preconizaram que a seleção deve ser realizada para WUE, visto que os genótipos apresentam maior produção em ambos os ambientes WS e WW. Contudo, pode-se pressupor que trabalhar com genótipos WUE é a opção mais aceitável.

Os índices utilizados detectaram dois aspectos: maiores valores médios de determinado caractere (STI e WUE) e menores taxas proporcionais de perdas (SSI). Dentre os índices utilizados, o DRI pode ser considerado o mais robusto, pois pondera simultaneamente valores de médias e proporção de redução. Todavia, a sigla DRI parece ser incorreta, especificamente em relação à letra “R”, que denota *resistance*. Propõe-se o termo *Drought Resilience Index*, por julgar ser o mais apropriado. O DRI permitiu identificar genótipos de milho que congregassem elevados valores de GY em condições WS e WW, considerando a redução proporcional entre os ambientes.

Em alguns artigos científicos, percebe-se a paradoxalidade conceitual para com os termos tolerância e eficiência. Nesses casos, selecionam-se genótipos com maior produção em condições WS e denomina-se melhoramento para tolerância à seca, sem mensurar a estimativa de redução em relação à condição ideal (Santos et al., 2003; Câmara et al., 2007; Teixeira et al., 2010). A seleção com base no rendimento absoluto na condição de estresse refere-se à eficiência agrônômica no uso dos recursos. Esclarecer as diferenças entre os termos tolerância e eficiência agrônômica no uso dos recursos implica na seleção de distintos genótipos para o uso no melhoramento.

Em um cenário de mudanças climáticas globais, sobretudo, associadas à distribuição dos recursos hídricos, invocam-se pesquisas para a identificação de fontes de germoplasma para serem utilizadas quando a disponibilidade de água é limitada. Com base nos resultados aqui descritos, há a possibilidade de estabelecer duas estratégias: identificação de fontes de tolerância (T) (GIV-GY) ou de eficiência no uso desse recurso (GI-GY). O painel de linhagens de milho-pipoca, oriundas de diferentes regiões do Brasil, apresenta variabilidade para essas duas estratégias.

O melhoramento de milho-pipoca para ambiente WS, além de GY, deve-se considerar essencialmente PE. O agrupamento das linhagens e a distribuição dos índices para PE, semelhante ao observado em GY, demonstra a associação entre STI e WUE, bem como a relação inversa com SSI. Para PE, o GV-PE foi composto por genótipos com elevado DRI, que, de maneira geral, apresentam elevadas médias de PE nos ambientes WS e WW e redução proporcional moderada, o que não se observa para GY. Todavia, existe possibilidade para distintas estratégias de melhoramento, isto é, tolerância e eficiência agrônômica no uso da água para esse caractere isolado.

A dispersão dos grupos para os caracteres GY e PE revela que não existe relação entre WUE (mais produtivos) e T (mais estáveis), o que permite a pressuposição que as características citadas são controladas por genes distintos. Maia et al. (2011) estudaram a tolerância a estresse por baixos níveis de nutrientes no solo e a eficiência nutricional em milho tropical e descreveram a falta de relação entre as características tolerância e eficiência e, por isso, afirmam serem governadas por diferentes conjuntos gênicos. Assim, para WUE concomitantemente com T, há possibilidade de sucesso com a seleção simultânea por meio de índices de seleção que ponderem tanto a tolerância quanto a eficiência.

Dada a ausência de relação entre WUE (mais produtivos) e de T (mais estáveis), observaram-se respostas distintas quanto a melhora ao ambiente (suplementação da irrigação), a saber: i) genótipos tolerantes: capacidade de manter a produção constante, mas que não respondem a melhoria do ambiente; esses genótipos podem ser alternativas para ambientes agrícolas menos tecnificados ou marginais, bem como, para utilização em estudos fisiológicos; ii) genótipos eficientes agronomicamente no uso da água: maiores produções nas duas condições hídricas, entretanto, o WS prejudica em maior intensidade; esses genótipos podem ser indicados para ambientes com maior tecnificação. Para genótipos de maior eficiência, destaca-se que pequenos aumentos na disponibilidade de recursos resultam em aumento substancial da produtividade (Maia et al., 2011), indicando que é mais aceitável trabalhar com genótipos de maior eficiência. Outros fatores ambientais que limitam o crescimento e desenvolvimento das plantas, a citar, temperatura, alta concentração de alumínio do solo, salinidade, deve-se direcionar os programas de melhoramento para maior tolerância (Maia et al., 2011).

Mecanismos estratégicos são desenvolvidos pelas plantas para adaptarem-se às condições ambientais adversas (Trewavas, 2005), quer seja eficiência ou tolerância. Do ponto de vista fisiológico, espera-se que os genótipos mais eficientes, agronomicamente no uso da água, não sejam os mais tolerantes à falta do recurso. Sob condições adversas, características funcionais e estruturais dos tecidos, como folhas e raízes, são alteradas, o que interfere no padrão de manutenção da planta, impactando no rendimento (Sultan, 1995). Todavia, é limitada a quantidade de recursos metabólicos disponíveis para as plantas sob estresse. Com os recursos metabólicos reduzidos nas plantas sob estresse, a alocação e repartição desses compostos entre as diferentes estruturas vegetais, com implicação em cada uma das estratégias adotada pela planta (Trewavas, 2005). Dessa forma, segundo Maia et al. (2011), as plantas podem se tornar ineficientes no uso dos recursos diante dos desafios dos ambientes, à medida que aumenta a demanda de recursos para desenvolver mecanismos estratégicos.

Os grupos com menores perdas percentuais ou de maior eficiência agrônômica no uso do recurso hídrico não são os mesmos para os caracteres GY e PE. Na literatura, observa-se comumente que estes dois caracteres possuem correlação genética negativa, denotando em sentido recíproco, que a seleção direta



sobre qualquer um resulta em menor expressão do outro (Hallauer, 2010). A explicação para contrariedade nos grupos formados para GY e PE deve-se aos efeitos gênicos de dominância, que são preponderantes para o primeiro caractere e, efeitos aditivos, para o segundo (Pereira e Amaral Jr, 2001). Dado o controle genético distinto para caracteres GY e PE, aplicam-se diferentes estratégias de melhoramento.

Realizado o estudo de diversidade com base em marcadores moleculares, pode-se propor que, buscando complementação alélica para maior WUE (maiores médias) para GY, são indicadas as combinações híbridas P3 x P6, P3 x P7 e P6 x P7. Todavia, o caractere PE, por ser controlado por genes aditivos, situação na qual o F<sub>1</sub> apresenta a média dos genitores, tem-se que os genitores selecionados para cruzamentos contemplem elevados valores de PE. Assim, a linhagem P6 e P7, presente no GI-GY, torna-se atraente, pois é a que expressou maior média para PE. Portanto, a melhor combinação híbrida para WUE, vislumbrando maiores volumes de PE é a combinação entre os genitores P6 x P7 (elevados valores de STI, DRI e WUE para esse caractere).

Nessa mesma linha de raciocínio, buscando complementação alélica para tolerância (GIV) para o caractere GY, indicam-se as combinações entre os genitores L55 x P8, L55 x P9 e L59 x P8. Todavia, desse grupo, a linhagem P9 é aquela que possui elevadas médias nos ambientes WS e WW. Portanto, a melhor combinação híbrida para tolerância, que associe maiores volumes de PE é a combinação entre os genitores L55 x P9.

Para explorar a complementaridade genética para tolerância (GIV-GY) e maior eficiência agrônômica no uso da água (GI-GY), concomitantemente, o cruzamento mais promissor é L54 x P7, devido à média de PE ser a mais elevada entre as possíveis combinações híbridas. Identificou-se um grupo de linhagens oriundas da população BRS Angela, isto é, L61, L63, L65, as quais são fenotipicamente contrastantes para com as linhagens de maior T e WUE e, também, são geneticamente divergentes. O cruzamento entre esses materiais deve ser utilizado para estudos de herança.

### **3.1.6. CONCLUSÕES**

Existe variabilidade genética para eficiência agronômica no uso da água e para tolerância à baixa disponibilidade do recurso, o que implica em distintas linhas de pesquisa em programas de melhoramento genético. A relação entre tolerância e eficiência agronômica no uso da água para os caracteres produtividade de grãos e capacidade de expansão parece estar inversamente relacionada. A seleção para eficiência no uso da água parece ser a estratégia mais adequada para contemplar os genótipos mais produtivos para ambas as condições hídricas.

## **3.2. PROGRESSOS GENÉTICOS PARA TOLERÂNCIA À SECA EM MILHO- PIPOCA PODEM SER ALCANÇADOS POR SELEÇÃO INDIRETA?**

### **3.2.1. INTRODUÇÃO**

O mercado de sementes oferece cultivares com alto potencial de produção de grãos, porém, para alcançar elevado rendimento, é necessário condições otimizadas de manejo, com adequado suprimento de nutrientes, controle de pragas, doenças e plantas daninhas e, também, suplementação hídrica. Nos cultivos intensivos e familiares, os estresses abióticos são obstáculos para o crescimento e desenvolvimento pleno da cultura do milho (Soares et al., 2011; Simpson et al., 2011; Mendes et al., 2014; Adebayo et al., 2014; Dias et al., 2018).

Considerado o fator abiótico mais limitante para o crescimento e o desenvolvimento vegetal, comparado a outros tipos de estresses, a seca causa um efeito intenso na produtividade de grãos, limitando a produção de milho tanto nas regiões tropicais como nas subtropicais (Wang et al., 2003; Durães et al., 2004; Ghannoum, 2008; Romano et al., 2011; Cairns et al., 2012; Zia et al., 2013; Adebayo et al., 2014). Estes efeitos são influenciados pelos níveis de sensibilidade dos genótipos, pela intensidade e duração do estresse e pelo estágio de desenvolvimento das plantas durante a ocorrência do *deficit* hídrico (Cairns et al., 2012).

Apesar dos efeitos nocivos do estresse hídrico e da ocorrência recorrente de má distribuição de chuvas, pouca atenção tem sido dada por parte de grupos de

pesquisa e de empresas de melhoramento para a obtenção de genótipos mais tolerantes à seca. Em se tratando do milho-pipoca, cultura que movimenta cerca de 2 bilhões de dólares, anualmente nos EUA, até o presente, não há qualquer pesquisa relacionada com a seleção de genótipos adaptados à seca. Não por acaso, torna-se fundamental a exploração da variabilidade em milho-pipoca para a disponibilização de fontes de tolerância à seca ainda não utilizadas no melhoramento de plantas. Nesse aspecto, o uso de recursos fitogenéticos exige que as respostas morfoagronômicas e fisiológicas sejam melhor compreendidas.

Para a avaliação de germoplasma de milho visando à tolerância à seca, consideram-se os caracteres associados ao rendimento de grãos sob estresse, quais sejam: menor intervalo entre antese masculina e feminina (Câmara et al., 2007; Teixeira et al., 2010; Dias et al., 2018), senescência foliar tardia (Câmara et al., 2007; Costa et al., 2008), maior prolificidade (Li et al., 2003; Câmara et al., 2007; Dias et al., 2018) e menor número de ramificações do pendão (Durães et al., 2004; Câmara et al., 2007). Mais recentemente, características fisiológicas vêm recebendo destaque, a citar: i) temperatura do dossel (Cairns et al., 2012; Zia et al., 2013; Araus et al., 2018); ii) senescência foliar, estimada por meio de assinatura espectral (Cairns et al., 2012; Adebayo et al., 2014; Araus et al., 2018); iii) índice de cor verde das folhas (SPAD) (Cairns et al., 2012; Araus et al., 2018); e, iv) morfologia e profundidade de raízes (Vaughan et al., 2015; Chairi et al., 2016).

Dessa forma, surgem as seguintes questões científicas: i) Qual(is) desse(s) caractere(s) associado(s) ao estresse hídrico é(são) mais apropriado(s) para a seleção indireta de germoplasma tolerante? ii) Em condições bem irrigadas, os efeitos diretos e indiretos da seleção de caracteres associados a maior tolerância ao *déficit* hídrico são os mesmos que em um ambiente com estresse?

Nesse cenário de indagações, é consabido que a alta correlação entre dois caracteres pode ser o resultado do efeito de um terceiro sobre aqueles ou, mesmo, de um grupo de caracteres (Cruz et al., 2014). Não é possível observar se a estimativa de correlação é estabelecida por relações reais e diretas de causa e efeito (Carvalho et al., 1999). A esse respeito, a análise de trilha, proposta por Wright (1921), permite inferir sobre os efeitos diretos e indiretos por meio do desdobramento das correlações de um grupo de caracteres (explicativas), em relação a um determinado caractere que é considerado mais importante (principal).

Por conseguinte, o objetivo deste estudo foi estimar os efeitos da influência direta e indireta de caracteres agronômicos, morfológicos, fisiológicos e de arquitetura radicular de genótipos de milho-pipoca sob duas condições hídricas, sobre a variável principal: volume de pipoca expandido por hectare (VP), considerado um supercaractere constituído pelo produto das duas principais características de importância econômica da cultura capacidade de expansão e rendimento de grãos (do Amaral Júnior et al., 2016).

### 3.2.2. REVISÃO

#### 3.2.2.1. Deficiência hídrica e as implicações no melhoramento genético de plantas

É um desafio para os programas de melhoramento das empresas públicas e privadas disponibilizarem genótipos produtivos em condições de estresse hídrico. A tolerância das plantas ao *déficit* hídrico é uma característica genética complexa, consistindo em expressão fenotípica que envolve diferentes aspectos fisiológicos associados a distintas características agronômicas (Liu et al., 2011). Não por acaso, diversos programas de melhoramento visando ao desenvolvimento de cultivares tolerantes não têm apresentado sucesso em plenitude (Câmara et al., 2007). A seleção direta para rendimento de grãos, sobre condições de estresse, tem sido considerada pouco eficiente, pois a herdabilidade desse caráter é reduzida, devido à alta proporção da variância ambiental em relação à genética (Santos et al., 2003; Câmara et al., 2007). Dessa forma, a seleção de genótipos superiores nas condições citadas torna-se imprecisa e muito complexa. Segundo Câmara et al. (2007), o sucesso do melhoramento convencional para tal estresse é dependente de dois fatores com efeitos combinados, a saber: o grau de suscetibilidade da planta à seca e à expressão do potencial produtivo, tanto sob as condições de estresse, quanto em condições normais de cultivo. Contudo, somando efeitos ao cenário descrito anterior, é necessário trabalhar em condições experimentais de maior precisão e manejo cuidadoso (Zia et al., 2013; Adebayo et al., 2014).

A maioria dos trabalhos de melhoramento nessa linha de pesquisa tem usado características morfológicas e fisiológicas secundárias de fácil medição, em condições de campo, as quais se correlacionam com a produtividade de grãos (Santos et al., 2003; Durães et al., 2004; Câmara et al., 2007; Cairns et al., 2012; Zia et al., 2013; Adebayo et al., 2014). O uso de características secundárias de fácil medição e com valor adaptativo alto pode aumentar a eficiência da seleção em condição de estresse (Hallauer et al., 2010). Conforme Edmeades et al. (1989), uma característica secundária adequada é aquela que apresenta alta herdabilidade, de baixo custo e fácil de mensurar, estável durante o período de mensuração e, principalmente, geneticamente associada com rendimento de grãos, sob condições de estresse. Outra vantagem é que sob condições normais de cultivo, é possível o uso dessas características secundárias para aumentar a eficiência da seleção para tolerância ao estresse hídrico, em termos de produção de grãos (Durães et al., 2004).

#### **3.2.2.1.1. Características agronômicas relacionadas à tolerância ao *déficit* hídrico em milho**

Para muitos trabalhos de melhoramento visando à tolerância a *déficit* hídrico em milho, a principal característica avaliada é o menor intervalo entre os florescimentos masculino e feminino (Li et al., 2003; Santos et al., 2003; Durães et al., 2004; Dias et al., 2018). A ocorrência do estresse durante o período de polinização aumenta o abortamento de sementes de milho. Por isso, a ocorrência da limitação hídrica imediatamente antes e/ou durante esta etapa fenológica pode causar grande prejuízo no rendimento dos grãos (Santos et al., 2003; Câmara et al., 2007; Teixeira et al., 2010). A sincronia de florescimento masculino e feminino é uma propriedade relativamente simples de se avaliar em nível de campo e tem-se mostrado altamente correlacionada com rendimento de grãos sob estresse hídrico (Durães et al., 2004; Edmeades et al., 1989; Santos et al., 2003). Segundo Betrán et al. (1997) e Santos et al. (2003), devido aos efeitos severos do estresse observados em híbridos e linhagens de milho, os autores recomendam que, para se obterem *performances* aceitáveis de produção de grãos nas cultivares híbridas, as linhagens genitoras devem apresentar máxima sincronia entre o florescimento masculino e o feminino.

A senescência foliar tardia (*stay green*), de maneira geral, sob condições estressantes de cultivo, costuma ser uma característica avaliada no melhoramento de plantas frente a limitações abióticas. O genótipo *stay green* distingue-se por apresentar uma senescência retardada em relação à média dos genótipos-padrão da mesma espécie (Andrade, 2012). No período pós-florescimento de plantas, a senescência foliar tardia contribui para um melhor desenvolvimento dos grãos, devido ao acúmulo de assimilados no final do estágio de enchimento. Como resultado, observa-se maior número de grãos totalmente desenvolvidos na espiga, com peso médio mais elevado (Zaidi et al., 2004). Conforme alguns autores, cultivares *stay green* são a melhor opção para ambientes com estresse hídrico e altas temperaturas (Joshi et al., 2006; Costa et al., 2008). A característica *stay green* também está associada a outras vantagens agronômicas, como por exemplo, maior tolerância às pragas e às doenças, redução do percentual de plantas acamadas, possibilidade de maior adensamento da cultura; e, está relacionada ao aumento da produtividade de grãos (Câmara et al., 2007; Costa et al., 2008).

Dos caracteres secundários recomendados para uso em programas de melhoramento visando tolerância à seca em milho, a prolificidade possui grande destaque (Banzinger et al., 2000). A prolificidade, ou número de espigas por planta, é uma característica que apresenta alta correlação genética com rendimento médio de grãos, tanto em condições normais de cultivo (Lima Neto e Souza Júnior, 2009), quanto sob condições de estresse (Li et al., 2003). Alguns estudos têm demonstrado que, sob condições de limitação hídrica, a herdabilidade para essa característica tem se mantido constante ou, até mesmo aumentada, diferentemente do que ocorre para o rendimento médio de grãos como, por exemplo, constatado por Edmeades et al. (1999). Dessa forma, comumente em programas de melhoramento para tolerância à deficiência hídrica, selecionam-se plantas com maior número de espigas, ou seja, mais prolíficas.

Programas de melhoramento visando à tolerância ao estresse hídrico buscam por pendão de menor comprimento e por menores números de ramificações dessa estrutura (Câmara et al., 2007). Essa característica morfológica em dimensões elevadas tende a reduzir o rendimento médio de grãos devido à diminuição na interceptação de luz solar pelas plantas e pelo aumento da competição por fotoassimilados pelas diferentes estruturas da planta (Edmeades et al., 1999). Além disso, essas estruturas tendem a apresentar correlação genética

significativa e negativa para com produtividade de grãos, ou seja, o maior número de ramificações de pendão afeta negativamente a produtividade média de grãos (Sababin, 2008). A redução do tamanho do pendão pode ser empregada no processo de melhoramento da cultura, uma vez que a quantidade de pólen, levemente reduzida, não é um fator limitante para produção de grãos para a cultura (Câmara et al., 2007). Segundo Durães et al. (2004), no intento de selecionar plantas com maior tolerância ao estresse hídrico, objetiva-se eleger plantas para menor comprimento do pendão, com poucas ramificações.

Com reconhecida atuação no mecanismo de tolerância ao estresse hídrico, também podem ser citados os seguintes caracteres morfológicos: enrolamento e ângulo foliar. Em condições de *déficit* hídrico selecionam-se plantas que apresentam folhas não enroladas, o que indica maior turgor; e de menor ângulo, em relação ao colmo (Durães et al., 2004). De acordo com os mesmos autores, esses caracteres foliares apresentam relação média a baixa com rendimento de grão. Outros mecanismos, como maior relação entre raiz e parte aérea, ajuste osmótico, dentre outros, conferem maiores níveis de tolerância ao *déficit* hídrico (Durães et al., 2004).

#### **3.2.2.1.2. Aspectos fisiológicos avaliados em campo relacionados à deficiência hídrica**

O melhoramento genético para desenvolvimento de genótipos tolerantes à limitação hídrica é um desafio complexo, devido à ausência de métodos precisos de acompanhamento/monitoramento da característica em campo (Romano et al., 2011; Zia et al., 2013; Araus et al., 2018). Com base nos relatos encontrados na literatura, nos últimos anos, para a avaliação de germoplasma tolerante, a prática comum aponta para o uso das “ferramentas fisiológicas”, que mensuram a temperatura do dossel e o índice de vegetação por diferença normalizada (NDVI), ambas as características avaliadas em condição de estresse (Liu et al., 2011; Romano et al., 2011; Cairns et al., 2012; Zia et al., 2013; Adebayo et al., 2014; Araus et al., 2018).

A principal característica utilizada para seleção de germoplasma tolerante, conforme mencionado na seção anterior, é o reduzido intervalo entre os florescimentos masculino e feminino. Todavia, a seleção nesse tipo de caráter



resultou em ganhos produtivos médios de baixa magnitude (Edmeades et al., 1999). Por isso, Monneveux et al. (2008) sugeriram, devido à complexidade do mecanismo de tolerância, a inserção de novas características para avaliação de germoplasma, estas de ordem fisiológicas, para colaborar com o sucesso de aumentar o rendimento médio de grãos, sob as condições de estresse. Nesse aspecto, a mensuração de características fisiológicas para determinar os níveis de tolerância à seca em genótipos de milho e, em outros cereais, tem recebido maior atenção nos últimos anos (Cairns et al., 2012; Zia et al., 2013; Adebayo et al., 2014; Vaughan et al., 2015; Araus et al., 2018).

A temperatura do dossel de plantas tem sido amplamente utilizada para estudar a resposta genotípica ao estresse hídrico (Rashid et al., 1999; Kaman et al., 2011; Cairns et al., 2012; Zia et al., 2013; Araus et al., 2018). Os genótipos, quando avaliados em condição de estresse, exibem diferenças na temperatura do dossel, cujas respostas podem ser utilizadas como "ferramentas de rastreio" (Liu et al., 2011; Romano et al., 2011; Cairns et al., 2012; Zia et al., 2013). Condições hídricas desfavoráveis induzem ao fechamento estomático das plantas para evitar a transpiração e, portanto, a perda de água. Por consequência do fechamento dos estômatos, ocorre o aumento da temperatura foliar. Nesse processo, a taxa fotossintética é reduzida, devido ao impedimento de entrada de CO<sub>2</sub> (gás carbônico), essencial nesse fenômeno, com impactos na produção de grãos. A resposta da cultura do milho ao estresse hídrico é rápida, sinalizada pelo ácido abscísico (ABA), que regula a transpiração pelo movimento dos estômatos (Araus et al., 2018; Santos e Carlesso, 1998). Por isso, o uso da termografia mostra-se como uma ferramenta útil para a detecção do estresse (Lima et al., 2016; Araus et al., 2018).

Estudos que utilizaram a técnica termográfica como ferramenta de avaliação de germoplasma, revelaram que os genótipos selecionados como os mais tolerantes, em termos de rendimento absoluto, apresentaram menor temperatura do dossel (Cairns et al., 2012; Zia et al., 2013). Correlação significativa entre essas duas características agronômicas, sob distintas condições de umidade do solo também foi observada por Rashid et al. (1999). Zia et al. (2013) explicam que a menor temperatura do dossel em conjunto com bom rendimento de grãos deve estar associada com o sistema radicular mais eficiente ou com maior densidade de raízes. Kaman et al. (2011) reforçam a relação positiva entre maior produção de

grãos com menor temperatura foliar e sistema radicular mais desenvolvido. Zia et al. (2013) recomendam que o melhor estágio fenológico para observar, via termografia, a resposta ao estresse hídrico é a fase de enchimento de grãos.

Existem alguns entraves para o uso da termografia como uma "ferramenta de rastreio" de germoplasma tolerante, podendo-se enunciar: i) a diferenciação da temperatura do dossel com a do campo, como por exemplo, o solo; ii) o espaço de tempo para mensurar um grande número de genótipos; e iii) a elevada variação das condições climáticas, tais como a velocidade do vento, nebulosidade e umidade. Todavia, como alternativa para minimizar tais efeitos, recomenda-se a captura de imagens com maior número de lótes, dentro de uma única fotografia (Cairns et al., 2012; Zia et al., 2013). Quando se avalia um grande número de genótipos, obrigatoriamente, o estresse imposto terá de coincidir com o mesmo estágio fenológico para todos os genótipos sob avaliação. Caso contrário, os resultados podem ser distorcidos (Cairns et al., 2012; Abadeyao et al., 2014).

A indução da senescência foliar é um mecanismo de resposta das plantas a condições de *déficit* hídrico (Araus et al., 2018). Na cultura do milho, essa resposta causa a diminuição da área foliar fotossintetizante das plantas e, com isso, proporciona uma redução no rendimento médio de grãos (Araus et al., 2010; Cairns et al., 2012; Adebayo et al., 2014). Nesse sentido, em condições normais de cultivo, utilizando germoplasma tropical de milho, foi comprovada que a taxa de senescência foliar tardia, durante o enchimento de grãos, tem sido associada com o progresso nos valores médios de produtividade de grãos (Tollenaar e Lee, 2006).

Por isso, com o intento de selecionar germoplasma tolerante ao *déficit* hídrico, buscam-se aqueles genótipos com senescência foliar retardada – *stay green* – nas condições limitadas (Adebayo et al., 2014; Araus et al., 2010; Cairns et al., 2012;). Em programa de seleção recorrente com milho, após oito ciclos, priorizando os genótipos com senescência foliar atrasada sob condições intermediárias e severas de estresse hídrico (estação de inverno no México, isenta de chuvas), foi possível aumentar a produtividade média de grãos na cultura do milho, de germoplasma tropical (Bolaños e Edmeades, 1993).

Nesse aspecto, a senescência foliar tardia, estimada por meio de assinatura espectral (NDVI), tem sido utilizada para identificar genótipos mais tolerantes ao estresse hídrico (Lu et al., 2011), sendo obtida por um procedimento não-destrutivo, utilizando o espectro-radiômetro portátil (Adebayo et al., 2014). Por esse

procedimento, obtém-se o índice de vegetação normalizado por diferença (NDVI), que é traduzido por um indicador numérico, o qual varia de 0,0 a 1,0. Para valores próximos de 1,0, há a plenitude das folhas quanto às suas funções metabólicas e fisiológicas, enquanto valores próximos a 0,0, expressam vegetação com funções metabólicas e fisiológicas debilitadas ou cessadas. Portanto, o efeito da condição hídrica deficiente ou qualquer outro tipo de estresse que limite no crescimento e/ou desenvolvimento da planta e seu acúmulo de biomassa verde, pode ser monitorado por meio de valores médios de NDVI (Cabrera-Bosquet et al., 2011; Cairns et al., 2012).

A correlação significativa e positiva entre os caracteres rendimento médio de grãos e elevados índices de NDVI, estimados na fase de enchimento de grãos, é observada em diversos trabalhos (Araus et al., 2010; Adebayo et al., 2014; Lu et al., 2011). Segundo citações, a fase adequada de avaliação dos índices médios de NDVI, para se identificar as diferenças entre os genótipos, é o estágio fenológico de enchimento de grãos (Romano et al., 2011; Cairns et al., 2012; Adebayo et al., 2014).

Em alguns casos, a temperatura do dossel das lavouras apresenta correlação com a senescência foliar (Cairns et al., 2012). Adebayo et al. (2014) propalam que os genótipos que apresentam elevada temperatura de dossel de plantas são os mesmos que exibem os menores índices de NDVI, ou seja, maior senescência foliar. Todavia, os mesmos autores comentam que quando se trabalha com grande número de genótipos, torna-se uma tarefa árdua a obtenção simultânea de precisas estimativas de valores de NDVI e de captura de imagens térmicas.

### **3.2.3. MATERIAL E MÉTODOS**

#### **3.2.3.1. Material vegetal, desenho experimental e tratos culturais**

Por meio dos mesmos experimentos descritos no Capítulo 1 obtiveram-se os dados e resultados do Capítulo 2. Por isso, o material vegetal utilizado, as técnicas

experimentais e tratos culturais aplicados são idênticos àqueles descritos do Capítulo anterior, seção 3.1.3.1.

### 3.2.3.2. Caracteres avaliados

O volume de pipoca expandida por hectare ( $\text{m}^3\cdot\text{ha}^{-1}$ ) (VP), considerado caractere principal, foi estimado pela multiplicação entre a produtividade média da parcela e a capacidade de expansão. Para isso, foi estimada a produtividade de grãos (GY) por hectare e corrigida para 13 % de umidade ( $\text{Kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ ), e a capacidade de expansão (PE), aferida para a massa de 30 g de grãos, irradiada em micro-ondas, em saco de papel para pipocamento, na potência de 1.000 W, por 2,25 minutos. O volume de pipoca foi quantificado em proveta (2.000 mL). A PE foi determinada pelo quociente do volume obtido de pipoca e massa do grão ( $\text{mL}\cdot\text{g}^{-1}$ ).

Para a análise de trilha, os caracteres de primeira cadeia foram: massa de cem grãos (MCG), comprimento de espiga (CME), diâmetro de espiga (DME), número de grãos por fileiras (NGF) e prolificidade (PRO). Com base em todas as plantas da parcela mensurou-se a MCG, determinada por meio da pesagem (g) de três subamostras de 100 grãos, e a PRO, determinada pelo quociente entre o número de espigas colhidas e o número total de plantas de cada parcela. Utilizando-se uma amostra aleatória de seis plantas úteis da parcela para estimar CME e DME, quantificou-se com paquímetro (cm) e NGF, determinado por contagem.

Os caracteres de segunda cadeia foram: intervalo entre florescimentos masculino e feminino (ASI), comprimento do pendão (CP), número de ramificações do pendão (NRP), altura de plantas (AP), massa seca da parte aérea (MS), índice de verde (SPAD), depressão da temperatura do dossel (CTD), ângulo de raízes (AR), volume das raízes da coroa (VRC) e volume das raízes de suporte (VRS).

O caractere AP foi quantificado do solo até a folha bandeira (cm); MS foi determinada por meio da pesagem (g) após secagem em estufa, a 70 °C, durante 72 h; ASI, foi calculado pela diferença entre os valores médios das datas de florescimento masculino e feminino (dias); CP foi medido do nó da ráquis até a sua extremidade (cm); e NRP foi determinado pela sua contagem. O caractere associado à intensidade de verde da folha (SPAD) foi estimado por meio de três leituras no terço médio da terceira folha contada a partir do ápice e abaixo da folha

bandeira, por meio do medidor portátil de clorofila modelo SPAD – 502 “*Soil Plant Analyser Development*” (Minolta, Japão). O caractere SPAD foi avaliado 35 dias após a imposição de WS (potencial hídrico do solo em torno de -1.500 kPa – Apêndice 2). Estes caracteres foram aferidos em amostra aleatória de seis plantas úteis.

O caractere CTD (°C) foi obtido pela diferença entre a temperatura do ar em torno da folha e a temperatura do dossel ( $T_{\text{air}} - T_{\text{canopy}}$ ). A temperatura do dossel foi estimada por meio de imagens termográficas, obtidas em termógrafo modelo FLIR i50® (FLIR Systems AB, Sweden - 19.600 *pixels*) e processadas no *software FLIR Tools/Tools+®*. As imagens foram capturadas nas duas fileiras centrais de cada parcela no período entre 12:00 e 14:00 horas (Potencial hídrico do solo: -1.500 kPa – 08/julho – Apêndice 2) a 0,60 m acima do dossel.

Os caracteres de arquitetura radicular foram obtidos conforme metodologia proposta por Trachsel et al. (2011). Após a colheita, o solo dos ambientes WW e WS recebeu irrigação de 50 mm, facilitando a remoção mecânica das plantas, com o uso de pás. O sistema radicular de duas plantas por parcela foi removido em cilindro de solo de 40 cm de diâmetro e 25 cm de profundidade. Os cilindros foram lavados até que o solo fosse totalmente removido. Os caracteres mensurados foram: ângulo de raízes (AR), obtido com o auxílio de transferidor de graus e expresso em relação ao solo (°); volume das raízes de suporte (VRS), obtido pelo produto entre o número de raízes de suporte e densidade média das raízes laterais; e volume das raízes da coroa (VRC), obtido pelo produto entre o número de raízes da coroa e densidade média das raízes laterais.

### 3.2.3.3. Análise de variância e estimativas dos parâmetros genéticos

Foram realizadas as análises de variância individual ( $Y_{ij} = \mu + G_i + B_j + \varepsilon_{ij}$ , em que  $Y_{ij}$  é a observação do  $i$ -ésimo genótipo, do  $j$ -ésimo bloco;  $\mu$  é a constante geral;  $G_i$  é o efeito de tratamento;  $B_j$  é o efeito de bloco; e  $\varepsilon_{ij}$  é o erro experimental) e conjunta ( $Y_{ijk} = \mu + G_i + B/A_{jk} + A_j + GA_{ij} + \varepsilon_{ijk}$ , em que:  $Y_{ijk}$ : observação do  $i$ -ésimo genótipo no  $j$ -ésimo ambiente no  $k$ -ésimo bloco;  $\mu$ : constante geral;  $G_i$ : efeito aleatório do  $i$ -ésimo genótipo;  $B/A_{jk}$ : efeito do  $k$ -ésimo bloco dentro do ambiente  $j$ ;  $A_j$ : efeito fixo do  $j$ -ésimo ambiente com NID;  $GA_{ij}$ : efeito aleatório da interação entre

o  $i$ -ésimo genótipo com o  $j$ -ésimo ambiente e  $\varepsilon_{ijk}$ : erro aleatório experimental médio associado à observação  $Y_{ijk}$ ).

As estimativas dos componentes genéticos foram obtidas por meio dos quadrados médios da análise de variância individual. A herdabilidade com base na média dos genótipos foi estimada pela expressão:  $H^2 = \frac{QMG - QMR}{QMG}$ , em que: QMG = quadrado médio dos genótipos; e QMR = quadrado médio do resíduo. O estimador do desvio-padrão foi dado por:  $DP = \sqrt{QMR}$ . O Coeficiente de variação genético foi estimado por:  $CV_g = \left( \sqrt{\hat{\sigma}_g^2} / \bar{x} \right) 100$ . O Coeficiente de variação experimental foi obtido por:  $CV_e = \left( \sqrt{QMR} / \bar{x} \right) 100$ .

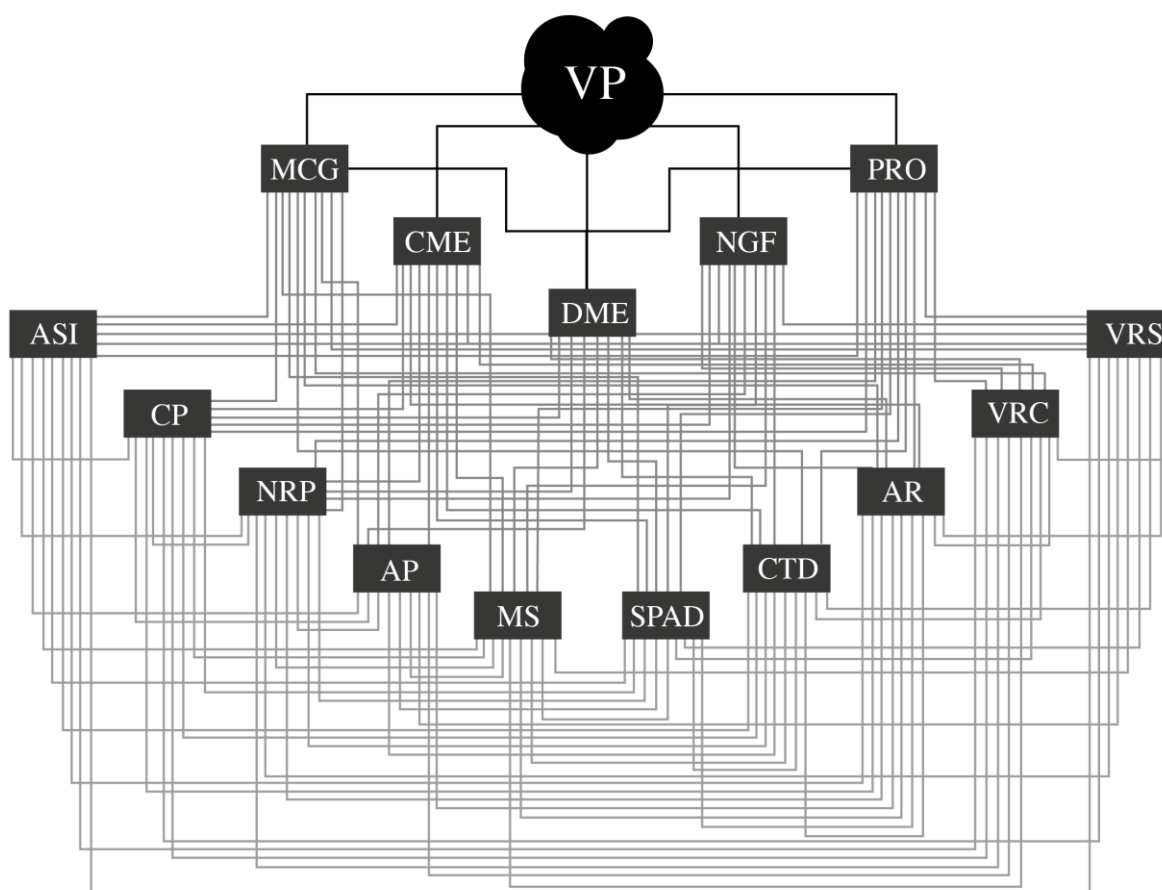
#### 3.2.3.4. Análise de trilha

Os valores de cada caractere, por parcela, foram padronizados e, em seguida, realizada a análise de variância, a fim de gerar a matriz de correlações genóticas ( $r_g$ ) (Mode e Robinson, 1959). A matriz de  $r_g$  foi submetida ao teste de colinearidade de acordo com Montgomery e Peck (1981). Verificou-se a significância de  $r_g$ , pelo teste  $t$ , em 5 % e 1 % de probabilidade, com  $n - 2$  graus de liberdade, entre todos os pares de combinações.

As  $r_g$  foram utilizadas para a estimação dos coeficientes de trilha, desdobrando-as em efeitos diretos ( $p_{jy}$ ) e indiretos ( $r_{ij}p_{jy}$ ), por meio das estimativas das equações de regressão, para ambas as condições hídricas (WW e WS), de acordo com o modelo de caracteres primários e secundários que explicam a variação de  $Y$  (VP). Assim,  $r_{ij}$  é o coeficiente de correlação do caractere  $i$  com  $j$ , e  $p_{jy}$  é o efeito direto (ou coeficiente de trilha) do caractere  $j$  no produto final  $Y$ . Os efeitos diretos e indiretos dos caracteres secundários sobre cada caráter primário foram obtidos da mesma maneira, adotando o modelo apropriado e o sistema de equações derivada a partir desse modelo.

A ação dos cinco caracteres primários sobre a variável principal (VP) foi assim considerada: MCG ( $P_{01}$ ), CME ( $P_{02}$ ), DME ( $P_{03}$ ), NGF ( $P_{04}$ ) e PRO ( $P_{05}$ ). Já, o modo de ação dos dez caracteres secundários sobre os caracteres primários e a variável principal VP foi considerado por: ASI ( $S_{06}$ ), CP ( $S_{07}$ ), NRP ( $S_{08}$ ), AP ( $S_{09}$ ), MS ( $S_{10}$ ), SPAD ( $S_{11}$ ), CTD ( $S_{12}$ ), AG ( $S_{13}$ ), VRC ( $S_{14}$ ), e VRS ( $S_{15}$ ). Tais

pressuposições mostram as inter-relações entre as variáveis envolvidas, levando em consideração a relação lógica e aditiva entre os caracteres (Figura 5). A resolução foi dada pelo sistema de equações normais  $X'X\beta = X'Y$ , em que  $X'X$  é uma matriz não-singular de correlações entre variáveis explicativas,  $\beta$  é um vetor-coluna de coeficientes de trilha e;  $X'Y$  é um vetor-coluna de correlações entre a variável principal e explicativas.



**Figura 5** – Diagrama causal em cadeia demonstrando a inter-relação da variável principal volume de pipoca expandida por hectare (VP) e das variáveis primárias – massa de cem grãos (MCG), comprimento de espiga (CME), diâmetro de espiga (DME), número de grãos por fileira (NFG) e prolificidade (PRO) – e secundárias – intervalo entre os florescimentos masculino e feminino (ASI), comprimento de pendão (CP), número de ramificação de pendão (NRP), altura de planta (AP), matéria seca (SDM), índice de verde (SPAD), depressão da temperatura do dossel (CTD), ângulo de raízes (AR), volume de raízes de suporte (VRC) e volume de raízes de suporte (VRS).

O coeficiente de determinação para a análise de variáveis explicativas sobre a variável principal e entre os caracteres secundários sobre os primários é dado

por:  $R^2_{0.123..n} = \hat{P}_{01} r_{01} + \hat{P}_{02} r_{02} + \hat{P}_{03} r_{03} + \dots + \hat{P}_5 r_5$ . O efeito residual é expresso por:  $p\varepsilon = (1 - R^2_{0.123..n})^{0.5}$ . As análises foram realizadas no *software* Genes (Cruz, 2013).

### 3.2.4. RESULTADOS

#### 3.2.4.1. Efeitos genéticos e ambientais dos caracteres em WS e WW

Nos ambientes WW e WS existe variabilidade genética entre os genótipos avaliados para todos os caracteres (Tabela 3).

A média geral do volume de pipoca expandida por ha (VP) no ambiente sem restrição hídrica (WW) foi de 74,79 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup> (produtividade de grãos: 2548,08 Kg.ha<sup>-1</sup> x capacidade de expansão: 29,35 g.mL<sup>-1</sup>), enquanto que a média desse caráter no ambiente de seca (WS) foi de 23,82 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup> (produtividade de grãos – 1139,11 Kg.ha<sup>-1</sup> x capacidade de expansão – 20,91 g.mL<sup>-1</sup>). Esses valores médios demonstram que houve uma redução de 68,15 % (Figura 6) no VP provocado pela condição de seca (WS), em relação ao ambiente sem restrição hídrica (WW). Para este caractere, o CVe comportou-se de forma similar entre os ambientes, com diferenças inferiores a 27 %. O CVg foi superior no ambiente WS, isto é, 39,83 %, comparado a 25,07 % no ambiente WW. A H<sup>2</sup> de VP foi superior no ambiente WS, com estimativa na ordem de 89,50 %, contra 72,21% no WW (Tabela 3).

O ambiente WS proporcionou reduções expressivas nos caracteres agrônômicos, de primeira cadeia, MCG, NGF e PRO, com estimativas de médias menores na ordem de 23,52%, 18,79% e 15,69 % (Figura 6), respectivamente, em relação às médias obtidas no ambiente WW. Em menor magnitude, foram reduzidas as médias de CME (0,07 %) e DME (4,05 %) (Tabela 3). As reduções expressivas, provocadas pela restrição hídrica do ambiente WS, também foram observadas nos caracteres fisiológicos (segunda cadeia) destacando-se MS (14,75 %) e SPAD (29,31 %) (Figura 6). A variável CTD expressou alteração no valor da média na condição WS, na ordem de 87,15 %, em relação ao ambiente WW (Figura 6) e demonstra que a temperatura atmosférica é menor ou igual ao dossel na



condição WS. Os caracteres radiculares AR, VRC e VRS expressaram médias superiores em 24,53 %, 44,89 % e 17,24 %, respectivamente, no ambiente WS, em relação ao controle (WW) (Figura 6).

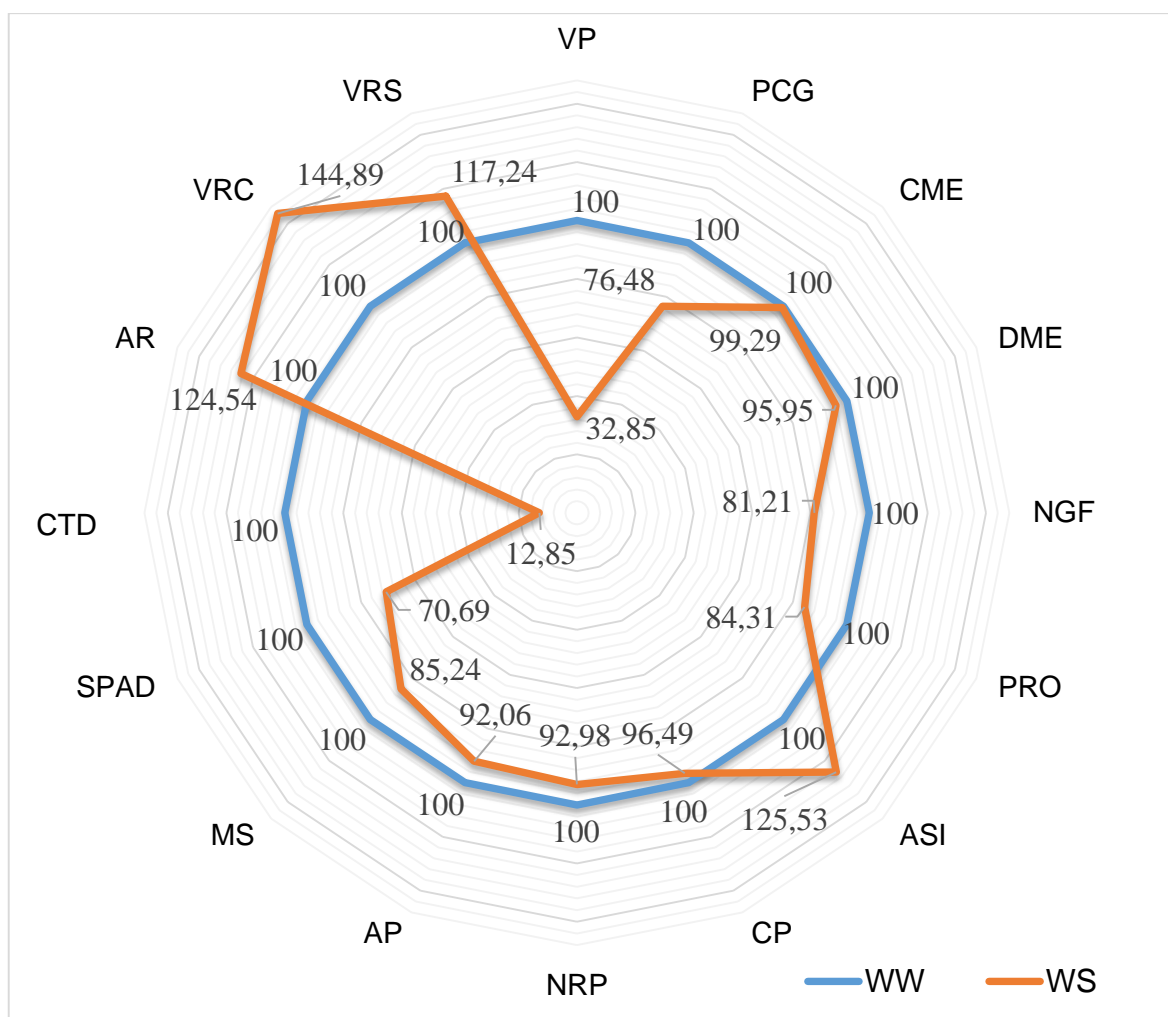
De maneira geral, o ambiente WS apresentou os menores valores de  $CV_e$  e maiores valores de  $CV_g$ . No ambiente WW, o  $CV_e$  variou de 5,21 % (AP) a 43,57 % (ASI), e no ambiente WS, variou de 5,03 % (AP) a 88,36 % (CTD). O CTD é um caractere influenciado por variações atmosféricas (vento, nebulosidade e umidade) e pelo espaço temporal para aquisição das imagens. Por sua vez, o  $CV_g$  variou de 7,76 % (DME) a 81,77 % (ASI) no ambiente WW e de 8,60 % (DME) a 144,13 % (CTD) na condição WS (Tabela 3).

Elevados valores de  $H^2$  foram observados em ambas as condições WW e WS (Tabela 3). Em condições WW, as estimativas de  $H^2$  variaram de 68,76 (MCG) a 95,96% (AP), e em condições WS, de 53,78 (PRO) a 95,48% (VRC), respectivamente (Tabela 3). Os caracteres MCG, CME, DME, NGF, ASI, CP, NRP, AP, MS e SPAD não apresentaram significância pelo Teste F para a interação genótipos x ambientes (GxA). Os demais caracteres – VP, PRO, CTD, AR, VRC e VRS – apresentaram significância para GxA, pelo Teste F.

**Tabela 3** – Resumo das análises de variâncias, das médias gerais, dos desvios-padrões, das interações genótipos por ambientes (GxA), dos coeficientes de variação ambiental ( $CV_e$  - %), dos coeficientes de variação genética ( $CV_g$  - %) e dos coeficientes de determinação genotípica ( $H^2$ ), para os caracteres agrônômicos, morfológicos, fisiológicos e de arquitetura de raízes, em linhagens de milho-pipoca sob condições bem irrigadas (WW) e de estresse hídrico (WS).

Caracteres	Ambiente	Teste F	GxA	Média $\pm$ DP	$CV_e$	$CV_g$	$H^2$
VP	WS	9,52*	1,92*	23,82 $\pm$ 5,75	23,63	39,83	89,50
	WW	3,59#		74,79 $\pm$ 19,94	26,94	25,07	72,21
MCG	WS	10,46#	1,52 <sup>ns</sup>	9,69 $\pm$ 0,73	7,50	13,32	90,44
	WW	3,20#		12,67 $\pm$ 1,31	10,36	8,87	68,76
CME	WS	5,40#	0,80 <sup>ns</sup>	12,63 $\pm$ 1,07	8,47	10,26	81,49
	WW	6,82#		12,72 $\pm$ 0,90	7,10	9,90	85,34
DME	WS	7,28#	1,34 <sup>ns</sup>	27,94 $\pm$ 1,66	5,94	8,60	86,28
	WW	7,38#		29,12 $\pm$ 1,55	5,32	7,76	86,47
NGF	WS	11,16#	0,88 <sup>ns</sup>	21,44 $\pm$ 3,29	15,24	28,06	91,05
	WW	10,10*		26,4 $\pm$ 3,03	11,49	20,02	90,10
PRO	WS	2,16#	4,82#	0,86 $\pm$ 0,12	14,00	8,72	53,79
	WW	3,75#		1,02 $\pm$ 0,12	12,38	11,87	73,37
ASI	WS	16,31#	0,76 <sup>ns</sup>	-1,77 $\pm$ 0,58	32,65	73,76	93,87
	WW	11,56#		-1,41 $\pm$ 0,61	43,57	81,77	91,35
CP	WS	8,34#	1,43 <sup>ns</sup>	31,60 $\pm$ 2,48	7,86	12,30	88,01
	WW	9,63#		32,75 $\pm$ 2,37	7,24	12,28	89,63
NRP	WS	9,28#	1,42 <sup>ns</sup>	14,18 $\pm$ 1,82	12,85	21,36	89,24
	WW	11,61#		15,25 $\pm$ 2,19	14,34	26,97	91,39
AP	WS	18,55#	1,15 <sup>ns</sup>	160,31 $\pm$ 8,06	5,03	12,17	94,61
	WW	24,78#		174,14 $\pm$ 9,07	5,21	14,66	95,96
MS	WS	3,76#	1,19 <sup>ns</sup>	313,95 $\pm$ 42,52	13,54	13,01	73,46
	WW	4,04#		368,31 $\pm$ 50,58	13,73	13,84	75,31
SPAD	WS	4,40#	1,49 <sup>ns</sup>	32,51 $\pm$ 4,75	14,60	15,65	77,52
	WW	6,18#		45,99 $\pm$ 3,11	6,77	8,90	83,82
CTD	WS	9,00#	5,57#	-0,37 $\pm$ 0,33	88,36	144,32	88,89
	WW	3,27#		-2,88 $\pm$ 0,45	16,06	15,92	74,67
AR	WS	9,22#	3,84#	53,09 $\pm$ 3,01	5,68	24,91	89,16
	WW	14,98#		42,63 $\pm$ 3,33	7,81	51,74	93,33
VRC	WS	22,12#	4,81#	91,35 $\pm$ 8,78	9,63	25,55	95,48
	WW	6,43#		63,05 $\pm$ 9,94	15,76	21,21	84,45
VRS	WS	18,77#	4,20#	54,40 $\pm$ 5,26	9,68	23,55	94,67
	WW	7,52#		46,40 $\pm$ 6,96	15,00	22,11	86,70

#, \*: significância a 1 e 5 % de probabilidade, respectivamente, pelo Teste F. <sup>ns</sup> = não significativo, pelo Teste F. VP: volume de pipoca expandida por hectare ( $m^3 \cdot ha^{-1}$ ), MCG: massa de cem grãos (g), CME: comprimento de espiga (cm), DME: diâmetro de espiga (cm), NGF: número de grãos por fileira, PRO: prolificidade, ASI: intervalo entre florescimentos masculino e feminino (dias), CP: comprimento de pendão (cm), NRP: número de ramificação de pendão, AP: altura média de plantas (cm), MS: matéria seca (g), SPAD: índice de verde, CTD: depressão da temperatura do dossel ( $^{\circ}C$ ), AR: ângulo de raízes ( $^{\circ}$ ), VRC: volume de raízes de suporte e VRS: volume de raízes de suporte.



**Figura 6** – Porcentagens relativas das médias avaliadas no ambiente com estresse por seca (WS) sobre as médias obtidas no ambiente sem restrição hídrica (WW), para a variável principal VP e para os caracteres agrônômicos, morfoagronômicos, fisiológicos e radiculares avaliados em linhagens de milho-pipoca.

### 3.2.4.2. Efeitos diretos e indiretos das variáveis explicativas de primeira cadeia sobre a variável Volume de Pipoca Expandida por Hectare nos ambientes WS e WW

Em condições WS, os caracteres CME (0,71), DME (0,45), NGF (0,92) e PRO (0,65) apresentaram efeitos totais significativos sobre VP (Tabela 4). No desdobramento de efeitos, os caracteres CME, DME e PRO exibiram efeitos diretos de sentido negativo sobre a variável VP, isto é, -1,16, -1,00 e -0,32, respectivamente. Esses mesmos caracteres, tiveram a ação expressiva do caractere NGF na totalidade de seus efeitos sobre VP. NGF foi o único caractere que apresentou elevado efeito direto e positivo (2,65) sobre a variável principal.

Na condição WW, os caracteres que apresentaram efeitos totais (rg) significativos sobre a variável VP, foram: CME (0,53), DME (0,47) e NGF (0,88) (Tabela 4). Dentre esses, apenas NGF apresentou elevado efeito direto (1,06) sobre VP. Os caracteres CME e DME, cujo efeito direto foi nulo sobre a VP, tiveram, no desdobramento de efeitos indiretos, ação expressiva do caractere NGF (Tabela 4).

A comparação dos efeitos totais dos caracteres, entre os ambientes WW e WS, revela similaridade de comportamento. Os caracteres MCG, CME, DME e NGF expressaram valores semelhantes e de mesmo sentido, de efeitos totais sobre a variável VP para os ambos os ambientes (Tabela 4). Apenas a variável PRO apresentou efeito total de sentido contrário nos diferentes ambientes, isto é, de -0,42 em WW e de 0,65 em WS. Em ambos os ambientes, o caractere MCG revelou efeito total não significativo sobre VP.

O coeficiente de trilha, em condição WS, explicou 88 % ( $R^2 = 0,88$ ) da variação de VP, com um efeito residual de 34 % (Tabela 4). Na condição WW, 100 % das variações em VP foram explicadas, expresso pelo coeficiente elevado de determinação no modelo ( $R^2 = 1,21$ ), acompanhado por efeito residual nulo. Em ambas as condições hídricas há uma confiável configuração do modelo para explicar os efeitos genéticos, refletindo a alta contribuição dos caracteres explicativos utilizados no modelo relacionado a VP. A qualidade dos dados para a obtenção das estimativas dos coeficientes de trilha é assegurada, também, pelos valores de colinearidade (Tabela 4), em que, no WS (73,37) e no WW (50,36), foram consideradas baixas (<100) (Montgomery e Peck, 1981).

**Tabela 4** – Análise de trilha do desdobramento das correlações genóticas em componentes de efeitos diretos e indiretos, teste de colinearidade, coeficiente de determinação, bem como do efeito residual obtido entre o caractere VP e caracteres agrônômicos de primeira cadeia, avaliados em linhagens de milho-pipoca sob condições WW e WS.

Variáveis/Efeito	MCG		CME		DME		NGF		PRO	
	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW
Direto sobre VP	0,57	0,87	-1,16	0,02	-1,00	-0,00	2,65	1,06	-0,32	-0,70
Indireto via PCG	-	-	-0,02	-0,24	0,09	0,40	-0,15	-0,38	-0,43	0,55
Indireto via CME	0,05	-0,00	-	-	0,05	-0,00	-0,88	0,01	-0,56	0,00
Indireto via DME	-0,17	-0,00	0,05	0,00	-	-	-0,48	-0,00	0,26	-0,00
Indireto via NGF	-0,71	-0,44	2,08	0,86	1,24	0,35	-	-	1,71	-0,28
Indireto via PRO	0,24	-0,46	-0,15	-0,10	0,08	-0,28	-0,21	0,18	-	-
Total dos efeitos	-0,01	-0,05	0,71 <sup>#</sup>	0,53 <sup>*</sup>	0,45 <sup>*</sup>	0,47 <sup>*</sup>	0,92 <sup>#</sup>	0,88 <sup>#</sup>	0,65 <sup>#</sup>	-0,42
R <sup>2</sup>				0,88 <sup>#</sup>				1,21 <sup>#</sup>		
Efeito residual	WS			0,34		WW		0,00		
Colinearidade				73,37				50,36		

<sup>#</sup>, <sup>\*</sup> significância a 1 % e 5 % de probabilidade pelo Teste t, respectivamente. R<sup>2</sup>: <sup>#</sup> indica significância em 1 % de probabilidade pelo Teste F. WW: bem irrigado; WS: estresse hídrico. VP: volume de pipoca expandida por hectare, MCG: massa de cem grãos, CME: comprimento de espiga, DME: diâmetro de espiga, NGF: número de grãos por fileira, e PRO: prolificidade.

### **3.2.4.3. Efeitos diretos e indiretos das variáveis de segunda cadeia sobre a variável de primeira cadeia NGF nos ambientes WS e WW**

Dado os efeitos diretos e indiretos das variáveis de primeira cadeia sobre a variável principal (VP) serem atraentes apenas pela trilha composta via NGF, descartaram-se os demais desdobramentos com os caracteres MCG, CME, DME e PRO. A Tabela completa do desdobramento das correlações genóticas em componentes de efeitos diretos e indiretos (Análise de trilha) obtido entre os caracteres agrônômicos de primeira cadeia e os de segunda cadeia encontra-se no material suplementar (Apêndice 4).

No ambiente WS, o caractere NGF apresentou efeito total significativo com CP (0,67), AP (0,48) e SPAD (0,44) (Tabela 5). Esses três caracteres, na condição hídrica mencionada, apresentaram efeitos diretos sobre NGF, com valores respectivos na ordem de 0,55, 0,69 e 0,70.

Em condição WW, o caractere NGF destacou-se com a associação significativa com CP (0,79), AP (0,61), CTD (0,44) e VRC (-0,46) (Tabela 5). Dentre os quatro últimos caracteres mencionados, a ação de CP sobre NGF ocorreu devido a efeitos diretos (1,17) do primeiro caractere sobre o segundo. Os demais caracteres mencionados, isto é, AP, CTD e VRC, tiveram ação em NGF, sobretudo, por efeitos indiretos via CP, especificamente, 0,48, 0,31 e -0,40, respectivamente. Devem-se destacar os efeitos indiretos via SPAD, em menor intensidade, nos efeitos totais de AP sobre NGF.

Os coeficientes de trilha ( $R^2$ ), em ambos os ambientes, foram significativos pelo Teste F (Tabela 5), o que indica uma confiável configuração do modelo para explicar os efeitos genéticos, refletindo a alta contribuição dos caracteres explicativos utilizados no modelo relacionado a cada caractere de primeira cadeia.

**Tabela 5** – Análise de trilha do desdobramento das correlações genótípicas em componentes de efeitos diretos e indiretos obtidos entre os caracteres agrônômicos de primeira cadeia e caracteres morfoagronômicos, fisiológicos e radiculares de segunda cadeia, avaliados em linhagens de milho-pipoca sob condições de WW e WS.

Variáveis/Efeito	NGF		Variáveis/Efeito	NGF	
	WS	WW		WS	WW
Direto	-0,35	-0,65	Direto	0,70	0,94
Indireto via CP	0,00	0,18	Indireto via ASI	-0,10	-0,17
Indireto via NRP	0,36	0,19	Indireto via CP	-0,01	-0,21
Indireto via AP	0,07	0,05	Indireto via NRP	-0,03	0,07
Indireto via MS	-0,00	-0,07	Indireto via AP	0,26	0,14
ASI Indireto via SPAD	0,20	0,25	SPAD Indireto via MS	0,00	-0,73
Indireto via CTD	0,01	-0,04	Indireto via CTD	-0,13	-0,02
Indireto via AG	-0,18	0,20	Indireto via AG	-0,25	0,19
Indireto via VRC	0,09	-0,00	Indireto via VRC	0,10	-0,00
Indireto via VRS	-0,20	-0,01	Indireto via VRS	-0,11	-0,03
Total dos efeitos	0,00	0,10	Total dos efeitos	0,44*	0,18
Direto	0,55	1,17	Direto	-0,39	-0,09
Indireto via ASI	-0,00	-0,10	Indireto via ASI	0,01	-0,30
Indireto via NRP	-0,26	-0,19	Indireto via CP	-0,12	0,31
Indireto via AP	0,37	0,16	Indireto via NRP	0,05	-0,01
CP Indireto via MS	0,00	0,03	CTD Indireto via AP	0,20	0,25
Indireto via SPAD	-0,01	-0,17	Indireto via MS	0,00	0,05
Indireto via CTD	0,09	-0,02	Indireto via SPAD	0,24	0,21
Indireto via AG	0,02	-0,05	Indireto via AG	-0,24	0,17
Indireto via VRC	0,14	-0,02	Indireto via VRC	0,07	-0,00
Indireto via VRS	-0,22	0,02	Indireto via VRS	0,30	0,00
Total dos efeitos	0,67#	0,79#	Total dos efeitos	0,12	0,44*

**Tabela 5 – Cont.**

Variáveis/Efeito	NGF		Variáveis/Efeito	NGF	
	WS	WW		WS	WW
Direto	-0,77	-0,55	Direto	0,44	-0.32
Indireto via ASI	0,16	0,23	Indireto via ASI	0,15	0.41
Indireto via CP	0,18	0,39	Indireto via CP	0,03	0.19
Indireto via AP	0,31	0,17	Indireto via NRP	-0,11	-0.09
Indireto via MS	0,00	0,08	Indireto via AP	-0,37	-0.12
NRP Indireto via SPAD	0,03	-0,13	AG Indireto via MS	-0,00	0.35
Indireto via CTD	0,02	-0,02	Indireto via SPAD	-0,40	-0.56
Indireto via AG	0,06	-0,05	Indireto via CTD	0,21	0.05
Indireto via VRC	0,03	-0,01	Indireto via VRC	-0,06	0.01
Indireto via VRS	0,08	0,00	Indireto via VRS	0,19	0.01
Total dos efeitos	0,14	0,10	Total dos efeitos	0,07	-0.05
Direto	0,69	0,37	Direto	-0,56	0.05
Indireto via ASI	-0,03	-0,09	Indireto via ASI	0,05	0.00
Indireto via CP	0,29	0,48	Indireto via CP	-0,13	-0.40
Indireto via NRP	-0,35	-0,25	Indireto via NRP	0,04	0.19
Indireto via MS	0,00	-0,31	Indireto via AP	-0,13	-0.07
AP Indireto via SPAD	0,27	0,37	VRC Indireto via MS	-0,00	-0.10
Indireto via CTD	-0,11	-0,06	Indireto via SPAD	-0,12	-0.12
Indireto via AG	-0,24	0,10	Indireto via CTD	0,04	0.00
Indireto via VRC	0,10	-0,01	Indireto via AG	0,04	-0.05
Indireto via VRS	-0,14	0,01	Indireto via VRS	0,48	0.03
Total dos efeitos	0,48*	0,61#	Total dos efeitos	-0,28	-0.46*



**Tabela 5 – Cont.**

Variáveis/Efeito	NGF		Variáveis/Efeito	NGF	
	WS	WW		WS	WW
Direto	0,00	-0,78	Direto	0,77	0.07
Indireto via ASI	0,01	-0,06	Indireto via ASI	0,09	0.15
Indireto via CP	0,14	-0,05	Indireto via CP	-0,16	0.38
Indireto via NRP	-0,27	0,06	Indireto via NRP	-0,08	-0.03
Indireto via AP	0,57	0,15	Indireto via AP	-0,13	0.06
MS Indireto via SPAD	0,43	0,88	VRS Indireto via MS	-0,00	-0.14
Indireto via CTD	-0,27	0,00	Indireto via SPAD	-0,10	-0.37
Indireto via AG	-0,27	0,14	Indireto via CTD	-0,15	-0.00
Indireto via VRC	0,08	0,00	Indireto via AG	0,11	-0.07
Indireto via VRS	-0,01	0,01	Indireto via VRC	-0,35	0.02
Total dos efeitos	0,42	0,37	Total dos efeitos	-0,01	0.07
R <sup>2</sup>		1,03 <sup>#</sup>			0.85 <sup>#</sup>
Efeito residual	WS	0,00		WW	0,38

#, \*: significância a 1 % e 5 % de probabilidade pelo Teste t, respectivamente, R<sup>2</sup>: #indica significância a 1 % de probabilidade, pelo Teste F. WW: bem irrigado; WS: estresse hídrico. NGF: número de grãos por fileira, ASI: intervalo entre antese masculina e feminina, CP: comprimento de pendão, NRP: número de ramificação de pendão, AP: altura de plantas, MS: matéria seca, SPAD: índice de verde, CTD: depressão da temperatura do dossel, AR: ângulo de raízes, VRC: volume de raízes de suporte, e VRS: volume de raízes de suporte.

#### **3.2.4.4. Efeitos diretos e indiretos das variáveis explicativas de segunda cadeia sobre a variável principal VP, via NGF, nos ambientes WW e WS**

Nessa seção, apresenta-se apenas a ação de efeitos diretos e indiretos dos caracteres associados com NGF, isto é, no ambiente WS, CP (0,67), AP (0,48) e SPAD (0,44) e, no ambiente WW, com CP (0,79), AP (0,61), CTD (0,44) e VRC (-0,46) (Tabela 5). Em ambos os ambientes, o caractere VRC não apresentou efeito total significativo sobre VP, dispensando os demais desdobramentos. Os demais caracteres apresentaram efeitos totais significativos e efeitos diretos altos. A Tabela completa do desdobramento das correlações genóticas em componentes de efeitos diretos e indiretos (Análise de trilha) obtido entre as variáveis explicativas de segunda cadeia sobre a variável principal VP encontra-se no material suplementar (Apêndice 5).

No ambiente WS, o caractere CP apresentou efeito total significativo sobre VP (0,57), embora de efeito direto baixo sobre esta (0,18) (Tabela 6). Tais efeitos foram pronunciados pela ação indireta via ASI (0,99) e MS (0,41). A magnitude destes efeitos foi direcionada por NGF (1,80). No ambiente WW, o caractere CP apresentou efeito total significativo sobre VP (0,56), além de efeito direto alto sobre a mesma na ordem de 0,86, com efeito residual inferior (-0,59). O caractere NGF direcionou a magnitude de efeitos (0,85) mais expressivos sobre VP entre os caracteres de primeira cadeia (Tabela 6).

No ambiente WS, o caractere AP apresentou efeito total significativo sobre VP (0,51), com efeito direto expressivo (1,86) sobre essa variável (Tabela 5). O efeito residual (1,35) foi inferior ao efeito total sobre VP; assim, a associação entre essas duas variáveis pode ser relevante. Tais efeitos foram pronunciados pela ação direcionada via NGF (1,29). No ambiente WW, o caractere AP apresentou elevado efeito total significativo sobre VP (0,59), embora possua efeito direto baixo sobre VP (-0,22), e efeito residual negativo (-0,65). Dessa forma, associação entre essas duas variáveis não se torna relevante. O caractere NGF foi responsável pela direção de efeitos (0,66) mais expressivos sobre VP (Tabela 5).

No ambiente WS, o caractere SPAD apresentou efeito total significativo sobre VP (0,45) e efeito direto expressivo (1,00) sobre essa variável, associado a efeito residual baixo (0,40) (Tabela 5). A associação entre essas duas variáveis pode ser relevante. O caractere NGF foi aquele de ação mais expressiva por efeito

indireto (1,13) de SPAD sobre VP. No ambiente WW, SPAD apresentou efeito total significativo sobre VP (0,53), efeito direto contundente sobre VP (1,18) e efeito residual baixo (0,18). O caractere NGF (0,20) foi responsável pela magnitude mais expressiva dos efeitos sobre VP.

No ambiente WS, o caractere CTD não apresentou efeito total significativo sobre VP (-0,02) (Tabela 6), dispensando os demais desdobramentos. No ambiente WW, CTD apresentou efeito total significativo sobre VP (0,60) e ação de efeito direto sobre VP (1,06). O efeito residual encontrado entre os caracteres mencionados foi de 0,61. O caractere NGF (0,48) foi responsável por direcionar magnitude dos efeitos sobre VP (Tabela 6).

**Tabela 6** – Análise de trilha do desdobramento das correlações genóticas em componentes de efeitos diretos e indiretos obtido entre o caractere principal e caracteres agronômicos de primeira cadeia e caracteres morfoagronômicos, fisiológicos e radiculares de segunda cadeia, avaliados em linhagens de milho-pipoca sob condições de WW e WS.

Variáveis/Efeito	NGF		Efeito Residual		Total		
	WS	WW	WS	WW	WS	WW	
CP	Direto VP	1,47	1,22	0,49	-0,59	0,18	0,86
	Indireto via ASI	0,99	0,17	0,72	-0,27	0,99	-0,09
	Indireto via NRP	0,01	0,04	-0,64	-0,02	-0,22	0,01
	Indireto via AP	-0,05	-0,19	-0,01	-0,03	-0,03	-0,22
	Indireto via MS	0,24	-0,03	0,30	0,17	0,41	0,29
	Indireto via SPAD	0,07	-0,06	-0,14	0,05	-0,03	0,06
	Indireto via CTD	0,37	0,03	0,32	0,19	0,40	0,05
	Indireto via AG	-0,60	-0,02	-0,62	0,18	-0,66	0,04
	Indireto via VRC	-0,69	-0,20	-0,30	0,00	-0,47	-0,32
	Indireto via VRS	-0,01	-0,11	-0,01	0,01	-0,01	-0,13
	Total dos efeitos	1,80 <sup>#</sup>	0,85 <sup>#</sup>	0,12	-0,33	0,57 <sup>#</sup>	0,56 <sup>#</sup>
AP	Direto VP	1,85	0,40	1,35	-0,65	1,86	-0,22
	Indireto via ASI	0,02	-0,33	-1,99	0,19	-0,69	-0,13
	Indireto via CP	0,72	0,40	0,15	0,07	0,38	0,46
	Indireto via NRP	-0,31	-0,07	-0,38	0,41	-0,52	0,72
	Indireto via MS	-0,64	0,11	1,27	-0,10	0,25	-0,12
	Indireto via SPAD	0,28	0,01	0,25	0,10	0,30	0,03
	Indireto via CTD	-0,39	-0,01	-0,40	0,09	-0,43	0,02
	Indireto via AG	0,78	0,52	0,26	-0,25	0,10	0,37
	Indireto via VRC	-0,93	-0,28	-0,41	0,00	-0,63	-0,43
	Indireto via VRS	-0,10	-0,10	-0,16	0,01	-0,10	-0,11
	Total dos efeitos	1,29 <sup>#</sup>	0,66 <sup>#</sup>	-0,06	-0,13	0,51 <sup>*</sup>	0,59 <sup>#</sup>

**Tabela 6 – Cont.**

Variáveis/Efeito	NGF		Efeito Residual		Total		
	WS	WW	WS	WW	WS	WW	
SPAD	Direto VP	1,88	1,01	0,40	0,18	1,00	1,18
	Indireto via ASI	0,71	0,16	0,52	-0,25	0,71	-0,09
	Indireto via CP	0,02	-0,78	-1,49	0,45	-0,52	-0,30
	Indireto via NRP	-0,37	-0,02	-0,45	0,14	-0,62	0,25
	Indireto via AP	-0,68	0,20	1,36	-0,19	0,27	-0,22
	Indireto via MS	0,27	-0,03	0,24	-0,22	0,29	-0,06
	Indireto via CTD	-0,30	-0,01	-0,30	0,06	-0,33	0,02
	Indireto via AG	-0,04	-0,23	-0,01	0,11	0,00	-0,16
	Indireto via VRC	-0,10	0,08	-0,04	0,00	-0,07	0,13
	Indireto via VRS	-0,27	-0,18	-0,45	0,01	-0,29	-0,22
	Total dos efeitos	1,13 <sup>#</sup>	0,20	-0,24	0,29	0,45 <sup>*</sup>	0,53 <sup>*</sup>
CTD	Direto VP	-1,04	-0,11	-1,29	0,61	-1,76	1,06
	Indireto via ASI	0,55	0,27	0,40	-0,44	0,55	-0,15
	Indireto via CP	0,02	0,06	-1,68	-0,04	-0,59	0,02
	Indireto via NRP	0,66	0,23	0,14	0,04	0,35	0,27
	Indireto via AP	-0,66	0,19	1,31	-0,18	0,26	-0,21
	Indireto via MS	0,19	0,01	0,16	0,04	0,20	0,01
	Indireto via SPAD	0,81	-0,01	0,83	0,05	0,89	0,01
	Indireto via AG	-0,34	0,33	-0,11	-0,16	-0,04	0,23
	Indireto via VRC	0,13	-0,18	0,06	0,00	0,09	-0,27
	Indireto via VRS	0,03	-0,33	0,05	0,02	0,03	-0,39
	Total dos efeitos	0,34	0,48 <sup>*</sup>	-0,14	-0,05	-0,02	0,60 <sup>#</sup>

**Tabela 6 – Cont.**

Variáveis/Efeito	NGF		Efeito Residual		Total	
	WS	WW	WS	WW	WS	WW
Direto VP	2,06	0,06	2,11	-0,50	2,25	-0,12
Indireto via ASI	-0,35	-0,08	-0,26	0,12	-0,35	0,04
Indireto via CP	0,00	-0,11	0,04	0,06	0,01	-0,04
Indireto via NRP	-0,27	-0,13	-0,06	-0,02	-0,14	-0,15
Indireto via AP	-0,41	0,01	-0,51	-0,06	-0,69	-0,11
VRC Indireto via MS	0,29	-0,06	-0,58	0,06	-0,12	0,07
Indireto via SPAD	-0,94	0,04	-0,82	0,24	-1,01	0,06
Indireto via CTD	-0,43	-0,43	-0,14	0,21	-0,05	-0,30
Indireto via AG	-0,22	0,20	-0,10	0,00	-0,15	0,31
Indireto via VRS	0,25	0,00	0,41	0,00	0,26	0,01
Total dos efeitos	-0,03	-0,49*	0,09	0,11	0,00	-0,24

#, \*:significância a 1 % e 5 % de probabilidade pelo Teste t, respectivamente. WW: bem irrigado; WS: estresse hídrico. VP: volume de pipoca expandida por hectare, NGF: número de grãos por fileira, ASI: intervalo entre florescimentos masculino e feminino, CP: comprimento de pendão, NRP: número de ramificação de pendão, AP: altura de plantas, MS: matéria seca, SPAD: índice de verde, CTD: depressão da temperatura do dossel, AR: ângulo de raízes, VRC: volume de raízes de suporte, e VRS: volume de raízes de suporte.

### 3.2.5. DISCUSSÃO

Diversos trabalhos tratam de correlações e interação GxA entre caracteres de milho comum avaliados com e sem estresse de seca (Bolaños e Edmeades, 1996; Maazou et al., 2016; Dias et al., 2018), entretanto, não foram encontrados trabalhos científicos relatando resultados similares para milho-pipoca.

De forma geral, os valores de  $CV_g$  foram superiores às estimativas de  $CV_e$  em ambos os ambientes (Tabela 3). A relação entre  $CV_g/CV_e$  pode ser utilizada para determinar o sucesso na seleção de genótipos superiores, no que dependerá de sua magnitude, sobretudo nas situações em que for igual ou superior à unidade (Cruz et al., 2014). Tais valores também demonstram que os procedimentos experimentais foram adequados (Silva et al., 2012).

As estimativas do coeficiente de determinação genotípica ( $H^2$ ) foram superiores no ambiente WS, em relação a WW, para VP (89,50 % contra 72,21%) e seus componentes MCG (90,44 % contra 68,76%) e NGF (91,05 % contra 90,1%) (Tabela 3), indicando maior confiabilidade na seleção com base nesses caracteres no ambiente com estresse por seca e que esses caracteres foram menos influenciados pelo ambiente na condição WS que em WW. O  $H^2$  explica a proporção da variância fenotípica que é de origem genética, isto é, o grau de correlação entre o fenótipo e o genótipo (Hallauer et al., 2010; Cruz et al., 2014). Assim, a seleção de genótipos superiores no ambiente WS pode ser maximizada, proporcionando maiores ganhos genéticos, sobretudo para VP.

A interação genótipo x ambientes (GxA) ocorre quando há respostas diferenciadas dos genótipos avaliados nos distintos ambientes, o que foi constatado para os caracteres VP, PRO, CTD, AR, VRC e VRS (Tabela 3). A interação GxA interfere nos ganhos por seleção e na recomendação de cultivares (Hallauer et al., 2010). A ausência de significância para a interação GxA observada para MCG, CME, DME, NGF, ASI, CP, NRP, AP, MS e SPAD permite inferir que, para esses caracteres, a seleção em um dos ambientes pode ser efetiva para ganhos genéticos simultâneos em ambos os ambientes.

A redução de 68,15 % no caractere VP pode ser atribuída à expressiva diminuição na MCG (23,53 %), NGF (18,79 %) e PRO (15,69 %). A ínfima redução no tamanho das espigas (0,71 %), corrobora que não houve diminuição na média desse caractere em WS, mas sim no número de espigas, bem como na

massa e número de grãos produzidos. Em estudo realizado por Cairns et al. (2012), a redução na produtividade de grãos foi, em média de 80 % em linhagens de milho-comum, em experimento conduzido de forma similar ao presente estudo, sobretudo quanto ao momento do corte da irrigação (pré-antese masculina). Para os autores, a redução na produtividade de grãos se deve, em grande parte, à diminuição no número de grãos produzidos (Cairns et al., 2012).

Como informação adicional, tem-se que a redução no rendimento de grãos foi de 55,29 % na comparação entre os ambientes WW para com WS, decorrentes das estimativas de 2.548,08 Kg.ha<sup>-1</sup> e de 1.139,11 Kg.ha<sup>-1</sup>, respectivamente (dados não mostrados). Em relação à capacidade de expansão, esse decréscimo proporcional foi de 28,75 %, decorrente da comparação entre as estimativas de 29,35 g.mL<sup>-1</sup> e 20,91g.mL<sup>-1</sup>, respectivamente, expressas nos ambientes WW e WS.

Ao analisar a nocividade da limitação hídrica nos caracteres de segunda cadeia, observa-se que CP (-3,51 %), NRP (-7,02%), AP (-7,94%) e MS (-14,76 %) foram aqueles que sofreram menor efeito. O corte da irrigação ocorreu em período pré-antese e Durães et al. (2004) descrevem que nesse estágio as plantas estão próximas do final de desenvolvimento vegetativo, pouco afetando os caracteres citados. Alterações de maior efeito nas médias foram observadas nos caracteres ASI (25,53 %), SPAD (29,31 %) e CTD (87,51 %). Os valores de ASI tendem a aumentar quando ocorre seca na fase de pré-florescimento, pois os dias para antese se mantém relativamente inalterados (em relação a ambientes sem estresse), mas há um atraso na liberação dos estilo-estigmas das espigas, aumentando o intervalo entre o florescimento másculo e feminino. As médias para SPAD decrescem mais rapidamente em condições WS (Cairns et al., 2012), uma vez que a limitação hídrica severa pode causar degradação das clorofilas nas folhas (Castro et al., 2014). O estresse hídrico induz ao fechamento estomático das folhas, reduz a transpiração e, por conseguinte, diminui acentuadamente a perda de água (Liu et al., 2011). Em decorrência do fechamento dos estômatos (redução da transpiração), ocorre elevação da temperatura foliar (Kaman et al., 2011; Cairns et al., 2012; Zia et al., 2013), refletindo em maiores estimativas do caractere CTD (Tabela 2).

Destaca-se o efeito biológico ocorrido no sistema radicular nas linhagens de milho-pipoca em decorrência da limitação hídrica. Houve incremento no ângulo



radicular (24,54 %), em relação ao solo, indicando que as raízes se direcionaram para camadas mais verticais para a captura da água em perfis longínquos. Trachsel et al. (2011) descrevem que em ambientes WS, genótipos com ângulos maiores, em relação ao solo, apresentam vantagens para localizar água. Adaptação morfológica foi observada também com o VRC e VRS, incrementados em 44,89 e 17,24 %, respectivamente. A maior relação entre a raiz e a parte aérea é considerada um mecanismo para maior tolerância à seca (Liu et al., 2011; Vaughan et al., 2015), corroborando com o observado no presente estudo, dado o aumento expressivo no VRC e VRS e a invariância da massa seca da parte aérea.

O sucesso da análise de trilha depende de dois fatores principais: composição dos diagramas causais e diagnóstico da multicolinearidade dos dados (Cruz et al., 2014). Assim, verificou-se que o diagrama utilizado, dividido em duas cadeias, permitiu explicar, majoritariamente, 100 % ( $R^2$ ) da variação na VP (Tabela 4). O uso de dados padronizados para obtenção dos coeficientes de trilha pode resultar em componentes de correlação com valores superiores à unidade e, por conseguinte, os valores de  $R^2$  também podem atingir estimativas superiores a 1,0 (Cruz et al., 2014). O teste de colinearidade que considerou a variável principal e as variáveis primárias, foi de 73,37 em WS e de 50,36 em WW, enquanto para a segunda cadeia, que contempla a variável principal e as secundárias, foi de 90,77 em WS e de 63,36 em WW (dados não mostrados), sendo em todos os casos, de multicolinearidade fraca ( $<100$ ). Esta condição não representou problemas para a análise de trilha, o que tornam confiáveis os resultados apresentados.

No ambiente WS, os caracteres CME (0,71), DME (0,45), NGF (0,92) e PRO (0,65) (primeira cadeia) tiveram efeito total expressivo em VP, caracterizando-se, assim, como promissores para a seleção indireta. Ao considerar apenas os efeitos diretos desses caracteres sobre VP, observa-se efeito mais expressivo via NGF (2,65), revelando uma trilha promissora. Os caracteres CME, DME e PRO apresentaram efeito direto negativo sobre VP, indicando que são variáveis não essenciais para incrementar VP; assim, dispensando-as para seleção. O efeito positivo de CME, DME e PRO é proporcionado por efeitos indiretos via NGF (Tabela 4). As variáveis com alta correlação com a principal, todavia com efeitos diretos desfavoráveis, indicam a ausência de causa e efeito. Estes caracteres não provocam mudanças na

variável principal, pois existem outros que podem promover maior impacto em termos de ganho por seleção.

Percorrendo a trilha da primeira cadeia de variáveis para a segunda, considerando apenas o caractere NGF, destacam-se os caracteres CP (0,67), AP (0,48) e SPAD (0,44), por revelarem efeito total significativo sobre NGF (Tabela 4), o que é uma situação favorável à seleção indireta. Esses três caracteres caracterizaram-se pela ação via efeito direto sobre NGF. Os resultados dessa pesquisa apontam para esses três caracteres como potenciais para a seleção de plantas mais tolerantes ao déficit hídrico, via NGF, para maior VP, tendo como base seus efeitos positivos totais, efeitos diretos e contribuições importantes de efeitos indiretos por outros caracteres.

Analisando a expressão diferencial de CP, AP e SPAD em condições WS, bem como o conhecimento sobre a cultura e dos principais caracteres associados ao WS, deve-se examinar com cautela os resultados de CP e AP (pouco afetados pelo estresse de seca). Visando à tolerância ao WS busca-se por pendão de menor comprimento e com número reduzido de ramificações (Câmara et al., 2007). Existem relatos na literatura que sugerem que a maior dimensão do pendão e o maior número de ramificações dessa estrutura tendem a reduzir o rendimento de grãos, devido à diminuição na interceptação de luz solar pelas folhas-bandeira (autossombreamento) e pela competição por fotoassimilados por diferentes estruturas vegetais (Edmeades et al., 1999). Desconhece-se o mecanismo que justifique que maior AP possa conferir tolerância à seca. A altura de plantas é um caractere que frequentemente apresenta correlação positiva com produtividade de grãos em milho-pipoca (Amaral Junior et al., 2016; Cabral et al., 2016) e em milho-comum (Pacheco et al., 2002; Costa et al., 2008). Aumentos nas médias de AP pode aumentar a frequência de acamamento (Amaral Junior et al., 2016; Cabral et al., 2016). Por outro lado, maiores valores de SPAD refletem a atividade da maquinaria fotossintética, sobretudo em condições de WS (Cairns et al., 2012; Castro et al., 2014). Por conseguinte, pode-se considerar o caractere SPAD como de relevante expressão para a seleção de genótipos com maiores VP, na condição WS.

No ambiente WW, os caracteres de primeira cadeia CME (0,53), DME (0,47) e NGF (0,88) tiveram efeito total positivo expressivo em VP, sugerindo que a seleção indireta usando tais caracteres pode ser eficiente. Ao considerar apenas

os efeitos diretos sobre VP, observa-se efeito expressivo via NGF (1,06), reforçando a importância desse caractere. Os caracteres CME e DME apresentaram efeito direto nulo sobre VP (Tabela 4), dispensando-os para a seleção. O efeito positivo de CME e DME é proporcionado por efeitos indiretos via NGF, indicando a ausência de causa e efeito em VP.

Percorrendo a trilha da primeira cadeia de variáveis para a segunda, no ambiente WW, destacam-se os caracteres CP (0,79), AP (0,61), CTD (0,44) e VRC (-0,46) com efeitos totais significativos para com NGF (Tabela 5). A ação de CP sobre NGF ocorreu, sobretudo, devido aos efeitos diretos (1,17) do primeiro caractere sobre o segundo. Os demais caracteres – AP, CTD e VRC –, expressaram ação em NGF, sobretudo devido aos efeitos indiretos via CP. Observou-se, também, efeitos indiretos via SPAD, em menor intensidade, no efeito total de AP sobre NGF. O caractere CP apresenta elevada importância no processo seletivo para incremento de VP em condições WW. Percebe-se que plantas mais robustas, isto é, de elevada estatura e de maior comprimento de pendão, estiveram associadas a maiores VP. Há que se ter cuidado com CP, pois a seleção tem preconizado genótipos com menor comprimento de pendão (Câmara et al., 2007) em condições de WS.

No ambiente WW, a associação de SPAD com NFG não foi aquela de maior expressão, haja vista que a senescência foliar nesse ambiente é mais lenta. Cairns et al. (2012) descrevem que genótipos que detêm os maiores valores de SPAD em condições WW são os mesmos em WS e que, em ambas as condições hídricas, correlacionam-se positivamente com produção de grãos. Se considerar o total de efeitos e efeito direto de SPAD sobre VP (Tabela 6), o primeiro caractere torna-se atraente para a discriminação de plantas tolerantes ao estresse hídrico. Essas informações, juntamente com a ausência de interação GxA do caractere SPAD (Tabela 3), fundamenta a hipótese agora aventada, de que o caractere SPAD apresenta potencial discriminatório também em ambiente WW. A fácil mensuração de SPAD (não destrutiva e rápida – 2 a 3 s por medida) e a possibilidade da mensuração indireta do conteúdo de clorofila por equipamentos associados à agricultura de precisão (satélites e veículos voadores, portadores de sensores remotos) favorecerá rápida fenotipagem de genótipos com maior tolerância à seca.

O caráter SPAD foi avaliado 35 dias após a suspensão da irrigação e, em valores absolutos, sendo registradas médias gerais de 45,99 em WW e 32,51 em

WS. O SPAD é uma ferramenta importante no diagnóstico do estresse da planta (Cairns et al., 2012; Castro et al., 2014). Cairns et al. (2012), utilizando linhagens de milho comum, descrevem os valores de SPAD de 25,6 e 7,5 aos 17 e 31 dias após a antese, respectivamente, em condições WS e valores de 37,55 e 23,33, nos mesmos dias de avaliação, em condições WW. No milho comum, os valores de SPAD foram correlacionados com o teor de clorofila, fotossíntese e eficiência quântica máxima do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ), indicando que valores elevados desse caractere retrata a não degradação da clorofila e possui potencial para estimar a capacidade fotossintética em condições WW e WS (Cairns et al., 2012; Castro et al., 2014).

A temperatura do dossel tem sido amplamente utilizada para estudar a resposta genotípica ao WS e, os resultados revelaram que os genótipos selecionados como os tolerantes, em termos de rendimento absoluto, apresentaram no horário em torno do meio dia com elevada radiação solar, a menor temperatura do dossel (Rashid et al., 1999; Kaman et al., 2011; Cairns et al., 2012; Zia et al., 2013). Com o pressuposto de que os genótipos mais tolerantes (maior VP) apresentariam menor temperatura foliar no horário em torno de meio dia em condição de céu claro sem nuvens, por meio de imagens térmicas, e traduzidas em CTD. Neste presente trabalho, constatou-se apenas uma estimativa negativa e não-significativa, que ocorreu entre VP e CTD no ambiente WS. Zia et al. (2013) explicam que a menor temperatura do dossel em conjunto com bom rendimento de grãos deve estar associada com um sistema radicular mais eficiente ou mais desenvolvido em comprimento. Kaman et al. (2011) reforçam a associação entre maior produção de grãos com menor temperatura foliar combinados a um sistema radicular mais desenvolvido.

Buscou-se, por conseguinte, a identificação e compreensão de fenótipos radiculares associados à maior tolerância à seca, no sentido de fornecer informações adicionais para programas de melhoramento. Gao e Lynch (2016) propuseram um ideótipo radicular para plantas de milho-comum, composto por três características: 'Steep, Cheap, and Deep'. Os autores descreveram 'barato', como a redução do custo metabólico da exploração do solo; 'profundo', referindo-se à capacidade de alcançar regiões profundas e 'íngreme', significando possuir ângulos de crescimento radicular próximo de  $90^\circ$  em relação ao solo. Estas três características associam-se a um menor número de raízes da coroa, que possuem

maior capacidade de desenvolvimento em comprimento (Gao e Lynch, 2016). Os resultados encontrados neste trabalho para os caracteres AR, VRC e VRS não se correlacionaram com VP. O VRC associou-se negativamente com CME, DME e NGF, denotando que menor volume de raízes (produto entre o número e a densidade) promove incremento em componentes de VP, corroborando o pressuposto por Gao e Lynch (2016). Acredita-se que existe associação entre VP e o componente “profundo”, caractere não avaliado nesse trabalho, dada sua dificuldade de mensuração em campo.

Como contribuições para o melhoramento de milho-pipoca, visando ao incremento de VP em condição WS, recomenda-se utilizar o caractere SPAD, via NGF, para auxiliar na seleção, pois eles são determinantes para a expressão de VP. Com base em correlações simples, o caractere SPAD foi considerado confiável na seleção para tolerância ao WS em milho-comum (Cairns et al., 2012), além de que, NFG é um caractere frequentemente associado à maior produção (Amaral Junior et al., 2016). O uso de caracteres associados de fácil mensuração e com valor adaptativo alto pode aumentar a eficiência da seleção em condição de estresse (Hallauer et al., 2010). Conforme Edmeades et al. (1989), um caractere adequado é aquele que apresenta alta herdabilidade, de baixo custo e de fácil mensuração e geneticamente associado com a variável principal, sob condições WS.

Os caracteres NFG e SPAD sobressaem-se, pois, como opção exequível para a obtenção de respostas correlacionadas por seleção indireta. Considerando-se, ainda, a ausência de interação GxA desses caracteres, acredita-se também que a seleção indireta via SPAD e via NFG promoverá incrementos em VP, nos ambientes WW e WS. Propõe-se, assim, a mensuração sistemática desses caracteres em programas de melhoramento genético de milho-pipoca, com o objetivo de obter genótipos mais produtivos e tolerantes ao WS.

### **3.2.6. CONCLUSÕES**

Os caracteres agrônômicos, morfológicos, fisiológicos e de arquitetura de raízes utilizados na análise de trilha foram suficientes para explicar a variação

observada em volume de pipoca expandida por hectare, em ambientes com e sem restrição hídrica. A seleção indireta via SPAD e via NGF promoverá incrementos em VP em ambos os ambientes sendo, pois, opção para ser utilizada em programas de melhoramento com milho-pipoca.

### **3.3. O STATUS HÍDRICO E O DESENVOLVIMENTO RADICULAR DE PLANTAS DE MILHO-PIPOCA PROPORCIONAM EXPRESSÃO DA HETEROSE E EFEITOS RECÍPROCOS EM CRUZAMENTOS?**

#### **3.3.1. INTRODUÇÃO**

Programas de melhoramento de milho são fundamentados na exploração da heterose (Zhang et al., 2016). Esse fenômeno refere-se à vantagem adaptativa da progênie em relação aos seus genitores, a qual pode ser quantificada por aumento da produtividade, da biomassa, da velocidade de desenvolvimento e de maior fertilidade (Birchler et al., 2010). A heterose pode ser observada no desenvolvimento inicial de plantas de milho (Rockenbach et al., 2018), fase juvenil (Chairi et al., 2016) e, sobretudo, em plantas adultas, por meio de biomassa e produção (Cairns et al., 2012). O aumento da produtividade de grãos no milho registrados nas últimas décadas deve-se, essencialmente, à expressão da heterose (Tollenaar e Lee, 2006). Além disso, a heterose está sendo sugerida ser influente na adaptação aos estresses abióticos (Araus et al., 2010; Chairi et al., 2016).

Há mais de um século tem-se utilizado três hipóteses para explicar a base genética da heterose (Zhang et al., 2016). Uma delas é chamada de “dominância”, a qual preconiza que alelos recessivos em diferentes *loci* são complementados no híbrido; outra é chamada de “sobredominância”, a qual explica que o aumento do vigor ocorre por interações entre diferentes alelos (Birchler et al., 2010). A última

hipótese é a epistática, que retrata a interação positiva entre genes de distintos *loci* (Larièpe et al., 2012). As interações entre genes nucleares e citoplasmáticos são desconsideradas para explicar a heterose (Zhang et al., 2016), e as mesmas podem ser mensuradas por meio de cruzamentos recíprocos. A expressão da heterose de algumas características pode ter influência de genes citoplasmáticos (cloroplastos e mitocôndrias) (Fan et al., 2014). Contudo, devido à grande importância científica e econômica da heterose, ela vem sendo estudada por meio de várias técnicas de genética quantitativa (usando mais recentemente atributos fisiológicos), e de biologia molecular (Moura et al., 2016).

A superioridade metabólica do híbrido em relação aos seus genitores endogâmicos tem sugerido algumas hipóteses fisiológicas para explicar a vantagem no crescimento e no desenvolvimento vegetal, os quais resultam em maior rendimento (Tollenaar e Lee, 2006). Nesse sentido, os efeitos benéficos da complementação alélica da progênie na produção de grãos em plantas de milho, atribuem-se a: (i) acúmulo de matéria seca antes do florescimento, o que resulta em maior área para interceptação solar devido ao maior tamanho das folhas; ii) maior índice de área foliar e maior *stay green*; e iii) maior índice de colheita (razão entre rendimento de grãos sobre matéria seca total da planta (Tollenaar et al., 2004).

A exploração dos efeitos de heterose vem sendo descrita para mitigar limitações ambientais, em especial o estresse hídrico (Araus et al., 2010; Chairi et al., 2016). Destaca-se que a limitação hídrica promove perturbações fisiológicas e bioquímicas, que podem causar a redução da expansão foliar, redução de atividades metabólicas das células, fechamento estomático, inibição da fotossíntese, alteração na partição de carbono, dentre outros, os quais reduzem o rendimento (Dalal e Sharma, 2017). Nesse sentido, Araus et al. (2010), buscando explicar a superioridade dos híbridos de milho subtropical em condições de estresse hídrico, propuseram que a heterose foi decorrente de diferenças constitutivas no *status* hídrico das plantas, bem como por melhor uso da água. Seguindo esse mesmo raciocínio, Chairi et al. (2016) descrevem, em ambiente de limitação hídrica, efeitos de heterose para características relacionadas à fotossíntese, transpiração cumulativa e em características radiculares.

Uma vantagem agrônômica e adaptativa é adquirida por plantas que possuem um sistema radicular adaptado às condições de estresse hídrico no solo



(Trachsel et al., 2011). Nesse sentido, Gao e Lynch (2016) descrevem que genótipos de milho com reduzido número das raízes da coroa possuem maior profundidade de enraizamento sob WS e, por isso, maior crescimento e produtividade. Zhan et al. (2015) assinalam que a redução da densidade de ramificações radiculares aumenta a tolerância à seca em milho comum, visto que reduz os custos metabólicos de exploração do solo, permitindo maior profundidade de enraizamento. Além disso, a heterose para características radiculares é apontada para justificar o melhor desempenho agrônômico de híbridos em condição de seca (Ali et al., 2016; Chairi et al., 2016).

A compreensão dos mecanismos fisiológicos associados à heterose pode abrir oportunidades para aumentar o potencial de rendimento de grãos e, também, para proporcionar a adaptação das plantas ao estresse hídrico. Essas informações, associadas ao conhecimento do controle genético dos caracteres, auxiliam na seleção de genitores e na condução de populações segregantes superiores. O comportamento entre genitores e de suas combinações híbridas, obtidos por meio de cruzamentos dialélicos, fornecem ao melhorista valiosas informações. Por meio de tais cruzamentos, é possível estimar a capacidade geral de combinação (CGC), que está associada aos efeitos aditivos e à capacidade específica de combinação (CEC), que está associada a efeitos não-aditivos (Cruz et al., 2014). Cruzamentos dialélicos que incluem os genitores em sentido recíproco, utilizando ora como fêmea, ora como macho, permitem inferências sobre efeitos recíprocos, os quais sugerem interação dos genes nucleares com aqueles extracromossômicos (mitocôndrias e cloroplastos) (Cruz et al., 2014).

No milho, a produtividade de grãos e seus componentes são características que podem apresentar efeitos de cruzamentos recíprocos (Yao et al., 2013). Nesses casos, o citoplasma desempenha papel importante na expressão fenotípica dessas características (Zhang et al., 2016). Nessa cultura, efeitos recíprocos têm sido demonstrados em características, tais como: resistência de grãos à infecção por *Aspergillus flavus* (Zhang et al., 1997), potencial fisiológico e vigor de sementes (Santos et al., 2017), dentre outras. Apesar da importância da heterose para a produtividade de milho, bem como da reconhecida ação de efeitos recíprocos de cruzamentos, ainda, assim, a adaptação aos estresses abióticos os mecanismos genéticos e fisiológicos associados a esses fenômenos necessitam serem melhor compreendidos.

Diante do exposto, os objetivos da presente pesquisa foram avaliar diferenças no crescimento, *status* hídricos e de características radiculares que possam estar envolvidas na expressão da heterose em milho-pipoca, bem como investigar o mecanismo genético que controla essas características, sob distintos regimes hídricos.

### 3.3.2. REVISÃO

#### 3.3.2.1. Estudo de herança relacionada à deficiência hídrica

A seleção de genótipos com desempenho superior em condições de *déficit* hídrico deve levar em consideração sua resposta, tanto em ambientes com condições limitantes, quanto em condições favoráveis de cultivo, bem como sua capacidade de transmitir características que confirmam maior desempenho produtivo às suas progênies. Analisar a ação gênica envolvida no controle das características de relevância agrônômica requer a identificação precisa de genitores tolerantes, de modo que se possam identificar combinações híbridas que melhor expressem os efeitos da heterose.

A compreensão da base genética do modo de ação do caractere rendimento de grãos e de outros secundários associados à tolerância à seca em genótipos de milho, sob condição de estresse hídrico, são fundamentais para a elaboração de estratégias eficientes em programas de melhoramento (Derera et al., 2008). Nesse sentido, alguns estudos foram realizados para avaliar o desempenho dos genótipos e a ação gênica de diversas características sob *déficit* hídrico em milho (Betran et al., 2003; Derera et al., 2008; Dhliwayo et al., 2009), entretanto são inexistentes estudos de tolerância à seca em milho-pipoca.

Betran et al. (2003), por exemplo, utilizando linhagens e híbridos de milho oriundos de germoplasma tropical, identificaram que os efeitos gênicos aditivos foram os mais importantes para o controle da característica rendimento de grãos, sob limitações hídricas. A maior influência dos efeitos genéticos aditivos relacionados a essa característica, em condições de estresse por deficiência hídrica, também foi observada por Derera et al. (2008) e Dhliwayo et al. (2009).

Corroborando os trabalhos supracitados, estudos anteriores já relatavam a ação de genes aditivos na resposta à seleção para produtividade de grãos, em três populações de milho tropical, sob condições de deficiência hídrica (Chapman e Edmeades, 1999; Edmeades et al., 1999). Todavia, segundo algumas citações, a ação gênica não-aditiva também esteve presente no controle da produtividade média de grãos, tanto em condições de estresse hídrico, quanto em ambientes favoráveis de cultivo (Adebayo et al., 2014).

Na cultura do milho, a ação gênica não-aditiva em específico a heterose é considerada como a superioridade dos híbridos em relação às linhagens parentais (Tollenaar e Lee, 2006). Muitos estudos buscam compreender esses fenômenos em condição de limitação hídrica. Araus et al. (2010), investigando a heterose sob condições de estresse hídrico, verificaram a superioridade deste efeito para características como rendimento de grãos e seus componentes, decorrente da superioridade dos híbridos em relação aos seus genitores, os quais exibiram maior tolerância. Nesse sentido, Chairi et al. (2016), estudando o efeito da heterose em estádios iniciais de plantas de milho em ambiente sob estresse hídrico, verificaram que híbridos possuem maiores taxas de crescimento das características radiculares, juntamente com maior atividade fotossintética e transpiração.

Um ponto-chave no estudo do modo de ação gênica que controla o rendimento de grãos e de algumas características secundárias associadas ao *déficit* hídrico é a adequada estimação da capacidade combinatória das linhagens em estudo (Adebayo et al., 2017). Neste sentido, os mesmos autores evidenciam os conceitos de capacidade geral de combinação (CGC) e os efeitos da capacidade específica de combinação (CEC), definidos por Sprague e Tatum (1942). Os efeitos de capacidade geral e específica de combinação são amplamente adotados no melhoramento de milho para a seleção de linhagens na produção de híbridos-elite (Cruz et al., 2014).

Entre os métodos mais comumente utilizados na estimação dos efeitos da CGC e CEC, citam-se os propostos por Griffing (1956), pelos quais se estima a capacidade geral e específica de combinação dos genótipos provenientes de cruzamentos dialélicos. A primeira é a medida do desempenho relativo de uma linhagem em uma série de cruzamentos e está associada a efeitos genéticos aditivos, enquanto a segunda caracteriza o comportamento de combinações híbridas específicas em relação à média dos genitores e está relacionada aos

efeitos de dominância e epistasia (Cruz et al., 2014). Deve-se mencionar que cruzamentos dialélicos que incluem os genitores em sentido recíproco, utilizado ora como fêmea, ora como macho, permitem inferências em relação aos efeitos recíprocos, os quais resultam da interação dos genes nucleares com aqueles extracromossômicos (mitocôndrias e cloroplastos) (Cruz et al., 2014).

O estudo de capacidade geral e específica de combinação foi implementado em linhagens adaptadas e exóticas na Nigéria (Adebayo et al., 2014), sob condições de estresse hídrico e normais de cultivo. Naquele trabalho, os efeitos de capacidade geral de combinação representaram mais de 70 % da variação entre os híbridos na condição de estresse. Os autores ainda descrevem que genitores masculinos e femininos exibiram efeitos semelhantes para capacidade geral de combinação para rendimento de grãos, sob condição de estresse, no conjunto de germoplasma avaliado.

Ainda nessa mesma linha de pensamento, para a identificação de genótipos de milho com potencial para tolerância à seca, avaliaram-se 30 combinações híbridas, juntamente, com seus genitores, em condições normais e de *déficit* hídrico. Nessa pesquisa, mensurou-se um conjunto de características fisiológicas e agrônômicas (Wattoo et al., 2014). Os autores destacam valores de quadrados médios altamente significativos para a capacidade geral de combinação, capacidade de combinação específica e efeito recíproco para todas as características avaliadas, em ambos os regimes hídricos. Os efeitos aditivos foram os mais importantes para as características estabilidade térmica da membrana celular, condutância estomática, altura de plantas, intervalo entre os florescimentos masculino e feminino e produtividade de grãos.

### **3.3.3. MATERIAL E MÉTODOS**

#### **3.3.3.1. Genótipos e condições de crescimento**

Vinte genótipos de milho-pipoca foram avaliados em etapas anteriores, das quais, utilizaram-se quatro linhagens S<sub>7</sub>, para avaliações mais minuciosas em relação ao *status* hídrico e desenvolvimento radicular em condição de seca e sem

estresse, *per se* e em cruzamentos dialélicos, a saber: P6 (derivada do híbrido Zaeli, de adaptação a clima temperado/tropical), P7 (derivada do híbrido IAC112, de adaptação climática temperado/tropical), L61 (derivada da variedade de polinização aberta Ângela – EMBRAPA, de adaptação climática tropical) e L75 (derivada da variedade de polinização aberta Viçosa, de adaptação climática temperado/tropical) e suas possíveis combinações híbridas (12). Seguindo a ordem de genitores, feminino (♀) e masculino (♂), os híbridos utilizados, foram: P6 x P7, P6 x L61, P6 x L75, P7 x L61, P7 x L75, L75 x L61, P7 x P6, L61 x P6, L75 x P6, L61 x P7, L75 x P7 e L61 x L75.

O experimento foi implementado na casa de vegetação da Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, no início de maio até meados de julho de 2018 (primavera-verão). Três sementes de cada genótipo foram germinadas diretamente no substrato presente em lisímetros, que foram mantidos à capacidade de campo. Os lisímetros foram construídos com tubo de PVC de 14 cm de diâmetro e 150 cm de comprimento.

O substrato foi constituído por 80 % de perlita e 20 % de turba. Ao substrato, foi adicionado adubo complexo NPK (MgO, SO<sub>3</sub>) 20 – 5 – 8 (5 – 17) com micronutrientes contendo isobutilidendiureia, de liberação lenta (2 – 3 meses). Em valores absolutos, respeitando o espaçamento proposto, foi disponibilizado  $\approx$  144,68 Kg.ha<sup>-1</sup> de N; 36,17 Kg.ha<sup>-1</sup> de P; e 57,84 Kg.ha<sup>-1</sup> de K.

Os lisímetros foram divididos longitudinalmente em duas metades, as quais foram unidas com fita adesiva, em sentido horizontal e vertical. A parte inferior dos tubos foi amarrada com arame (que atravessou furos presentes nessa extremidade) e fechada com um vaso de igual diâmetro dos tubos (14 cm), com oito furos. Essa estrutura permitiu a drenagem adequada dos lisímetros e evitou a perda do substrato.

O experimento foi arranjado em blocos completos casualizados, em dois ambientes, com três repetições, proporcionando um total de 96 lisímetros (16 genótipos x 2 regimes hídricos x 3 repetições). Quinze dias após a germinação, realizou-se o desbaste, deixando-se uma planta por lisímetro. As plantas foram espaçadas em 25 cm entre si e em 94 cm entre linhas (no total, 4 linhas contendo 24 plantas), correspondendo a uma densidade de 42.553,20 plantas.ha<sup>-1</sup> (densidade próxima ao utilizado em condições de campo). As plantas foram

cultivadas sob o abrigo de chuva, o que permitiu controlar a água disponibilizada. A temperatura e a umidade não foram controladas e seguiram o padrão sazonal.

Os lisímetros foram irrigados com água em abundância antes de realizar a semeadura. Em seguida, deixou-os decantarem por 72 horas para drenar o excesso de irrigação e, na sequência foram pesados. A capacidade de água de cada lisímetro (equivalente à capacidade de campo = 100 %) foi calculada pela diferença entre o peso molhado (após drenagem do excesso) e o substrato seco (antes da saturação). Um lisímetro contém, em média, 6,772 L de água em sua capacidade de campo.

Para o regime hídrico bem irrigado (WW), os lisímetros foram mantidos a 100 % da capacidade até o momento das avaliações finais (período de pré-antese). Para isso, a cada 2-3 dias antes da irrigação, os tubos eram pesados e recebiam a quantidade de água correspondente para retornar à capacidade de campo. Para o regime de *déficit* hídrico (WS), aplicou-se irrigação limitada aos 15 dias após a emergência das plântulas. A quantidade de água disponível nos lisímetros baixou gradualmente conforme o consumo das plantas, até que alcançaram 35 % da capacidade de campo e, assim, foram mantidas por 15 dias, até a colheita. O decréscimo da capacidade de água dos lisímetros foi homogêneo entre os genótipos, uma vez que as plantas que consumiram mais água receberam a quantidade precisa de irrigação para retornar à capacidade de água daquelas plantas que menos consumiram. De maneira geral, as plantas tardaram 40 dias para consumir a água presente nos lisímetros (sobretudo as linhagens). Essa condição buscou assemelhar-se ao padrão de crescimento em condições de campo, que inclui uma diminuição lenta no teor de água, evitando, assim, a situação típica de plantas em vaso, onde o estresse hídrico grave pode se desenvolver em poucos dias. Da mesma forma anterior, os tubos eram pesados e irrigados em intervalos de 2-3 dias. Em ambos os regimes hídricos, o peso das plantas foi desconsiderado para o cálculo de capacidade de água dos tubos.

### **3.3.3.2. Medidas de trocas gasosas foliares**

Um dia antes da colheita, as trocas gasosas foram mensuradas com o auxílio de um analisador de gás infravermelho (IRGA), modelo LI-6400 (LI-COR, Lincoln, NE, USA), equipado com uma fonte de luz (6400-40 LCF, LI-COR). As avaliações

foram realizadas entre as 11:00 e 14:00 horas. As condições ambientais da câmara foliar consistiram de uma densidade de fluxo de fótons sintetizantes de 1.500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , na concentração de  $\text{CO}_2$  de 400  $\text{mmol mol}^{-1}$ , com umidade relativa do ar entre 55 e 60 % e temperatura de 25 ° C. A taxa fotossintética líquida (A), condutância estomática ( $g_s$ ) e taxa de transpiração (E) foram avaliadas na última folha desenvolvida de cada planta.

### 3.3.3.3. Densidade de estômatos e de células epidérmicas

A face epidérmica adaxial e abaxial do terço-meio da última folha desenvolvida, especificamente entre a nervura central e a extremidade, foi untada com esmalte de unha. Após secagem por 10 minutos, a camada de esmalte seca foi removida com fita adesiva e transferida para uma lâmina de vidro. A contagem do número de estômatos (s) e de células epidérmicas (e) ocorreu em microscópio com lente objetiva de 40 X. Cada réplica foliar (adaxial e abaxial) foi contada em três campos do microscópio. A metodologia utilizada baseou-se em (Radoglou e Jarvis, 1990).

A densidade de estômatos (SD, estômatos  $\text{mm}^{-2}$ ) e de células epidérmicas (ECD, células  $\text{mm}^{-2}$ ) foi calculada pelas seguintes equações:  $SD = \frac{s}{0,152}$ ;  $ECD = \frac{e}{0,152}$ ; em que, 0,152  $\text{mm}^{-2}$  é a área de superfície do microscópio (raio de 0,22 mm).

O índice estomático (SI, %) de cada face foliar foi calculado pela seguinte equação:  $SI = 100 \cdot \left( \frac{SD}{ECD} \right)$ .

### 3.3.3.4. Conteúdo relativo de água

Antes da colheita, discos foliares frescos (1,65 cm de diâmetro) foram coletados na última folha desenvolvida de cada planta e, imediatamente, pesados para determinação do peso fresco (FW). Em seguida, os discos foliares foram imersos em água destilada por 12 horas, em geladeira (4 °C) na ausência de luz. Depois da embebição, os discos foram secos com papel toalha e, novamente, pesados, obtendo-se, assim, o peso túrgido (TW). Por fim, os discos foram depositados em estufa a 70 °C por 72 horas e, por meio de pesagem, determinou-se o peso seco (DW).

O conteúdo relativo de água foliar (RWC, %) foi calculado pela seguinte equação:  $RWC = 100 \cdot \frac{(FW-DW)}{(TW-DW)}$ .

### **3.3.3.5. Medidas de crescimento, pigmentos foliares e biomassa da parte aérea**

Na colheita, a altura média de plantas (cm) foi determinada a partir da superfície dos lisímetros até a última folha desenvolvida, utilizando uma régua graduada em cm. Em seguida, as plantas foram acondicionadas em envelopes de papel e armazenadas em estufa a 70 °C, por 72 horas, para determinação da biomassa da parte aérea (g).

Os teores de clorofila foliar (chl), flavonoides (flav) e antocianinas (anth) epidérmicas e o índice de balanço de nitrogênio foram quantificados no terço médio da última folha desenvolvida, no momento da colheita, utilizando-se de medidor portátil Dualex® (FORCE-A, Orsay, França).

### **3.3.3.6. Transpiração cumulativa da planta**

A quantidade total de água transpirada de cada planta ou transpiração cumulativa ( $T_{cum}$ ,  $dm^3 \cdot planta^{-1}$ ) foi controlada durante todo o ciclo de crescimento. Para isso, antes da irrigação, cada lisímetro foi pesado. A superfície superior de cada lisímetro encontrava-se coberta com plástico (com pequenos furos que permitiam a troca gasosa) para evitar a evaporação direta da superfície do substrato.

### **3.3.3.7. Características radiculares**

Após a colheita da parte aérea, os lisímetros foram separados em duas metades (por meio do corte das fitas adesivas que as uniam) e, para separar o substrato das raízes, inicialmente, procedeu-se a leve agitação mecânica.

Em seguida, a coluna (substrato e raízes) foi lavada com água da torneira, para remoção da perlita e turba das raízes. Depois desse processo, as raízes foram enxaguadas com água destilada e secas superficialmente com papel toalha. Finalmente, cortou-se o material radicular em cinco seções iguais (RB), cada uma



com 30 cm de comprimento, obtida da superfície superior dos lisímetros até a extremidade inferior, nas seguintes camadas: 0-30 cm (a); 30-60 cm (b); 60-90 cm (c); 90-120 cm (d); e 120-150 cm (e).

Cada seção radicular foi armazenada em envelope de papel e seca a 60 °C por 72 horas. O peso seco das raízes foi quantificado para cada uma das cinco seções separadamente e a biomassa seca total da raiz foi calculada por meio da soma do peso seco das cinco seções. Além disso, calculou-se a razão entre a biomassa seca da parte aérea e da raiz.

A densidade de peso radicular de cada seção do solo ( $RWD_{sec}$ , g m<sup>-3</sup>) foi calculada seguindo o proposto por Elazab et al. (2012), utilizando-se a seguinte expressão:  $RWD_{sec} = RB_{sec} / \pi * R^2 * L$ ; em que  $RB_{sec}$  é a biomassa seca da raiz na seção de solo (g);  $R$  é o raio de lisímetro (0,07 m) e  $L$  é o comprimento da seção do lisímetro (0,30 m de comprimento).

### 3.3.3.8. Estimativa de heterose

Para cada característica, a heterose média (MP) e relativa (H) foram obtidas pela diferença entre o valor médio obtido pelo híbrido ( $F_1$ ) em relação aos valores médios obtidos por seus genitores (MP), em valores absolutos e percentualizados, respectivamente, conforme as seguintes expressões:  $MP = \frac{(P1+P2)}{2}$  e  $H = \left( \frac{F_1+MP}{MP} \right) * 100$ ; nesses casos, P1 e P2 referem-se às médias dos genitores e  $F_1$  refere-se à média do desempenho do híbrido (Hallauer et al., 2010).

### 3.3.3.9. Análises estatísticas

Realizou-se a análise de variância individual, ou seja, para cada ambiente – condições de capacidade de campo e de seca –, e conjunta dos experimentos para estudo da interação genótipo por ambientes, para cada caractere. A análise de variância individual foi realizada de acordo com o seguinte modelo estatístico:  $Y_{ij} = \mu + G_i + B_j + \varepsilon_{ij}$ , em que  $Y_{ij}$  é a observação do i-ésimo genótipo no j-ésimo bloco;  $\mu$  é a constante geral;  $G_i$  é o efeito de tratamento;  $B_j$  é o efeito de bloco; e  $\varepsilon_{ij}$  é o erro experimental. A análise de variância conjunta foi realizada de acordo com o seguinte modelo estatístico:  $Y_{ijk} = \mu + G_i + B/A_{jk} + A_j + GA_{ij} + \varepsilon_{ijk}$ , em que:  $Y_{ijk}$ : observação do i-ésimo genótipo no j-ésimo ambiente no k-ésimo bloco;  $\mu$ : constante

geral;  $G_i$ : efeito fixo do  $i$ -ésimo genótipo;  $B/A_{jk}$ : efeito do  $k$ -ésimo bloco dentro do ambiente  $j$ ;  $A_j$ : efeito fixo do  $j$ -ésimo ambiente com NID;  $GA_{ij}$ : efeito fixo da interação entre o  $i$ -ésimo genótipo com o  $j$ -ésimo ambiente; e  $\varepsilon_{ijk}$ : erro aleatório experimental médio associado à observação  $Y_{ijk}$ , com NID  $(0, \sigma^2)$ . Por conseguinte, realizaram-se os desdobramentos dos efeitos dos progenitores e híbridos separadamente, para cada característica. As análises estatísticas foram realizadas no *software* SAS.

### 3.3.3.10. Estimativas da capacidade geral e específica de combinação e dos efeitos recíprocos

As análises de capacidade combinatória foram realizadas de acordo com o Método 1 de análise dialélica proposta por Griffing (1956), no qual são incluídas  $p^2$  combinações e considerou-se como fixo o efeito dos genótipos.

O modelo estatístico considerado para a análise é:  $Y_{ij} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + r_{ij} + \varepsilon_{ij}$ , em que  $Y_{ij}$  = valor médio da combinação híbrida ( $i \neq j$ ) ou do genitor ( $i=j$ );  $\mu$  = média geral;  $g_i, g_j$  = efeitos da capacidade geral do  $i$ -ésimo ou  $j$ -ésimo genitor ( $i, j=1, 2, 3$  e  $4$ );  $s_{ij}$  = efeito da capacidade específica de combinação para os cruzamentos entre os genitores de ordem  $i$  e  $j$ ;  $r_{ij}$  = efeito recíproco que mede as diferenças proporcionadas pelo genitor  $i$ , ou  $j$ , quando utilizado como genitor masculino ou feminino no cruzamento  $ij$ ; e  $\varepsilon$  = erro experimental médio associado à observação de ordem  $ij$  [NID  $(0, \sigma^2)$ ].

As análises foram realizadas utilizando-se os recursos computacionais do Programa GENES (Cruz, 2013).

## 3.3.4. RESULTADOS

### 3.3.4.1. Medidas de crescimento e pigmentos foliares

O estresse hídrico causou decréscimos de 29,94 % e 23,35 % na biomassa da parte aérea e na altura de planta, respectivamente, em comparação com a condição bem irrigada (**Erro! Fonte de referência não encontrada.**). As linhagens foram os genótipos que sofreram os maiores decréscimos, isto é, 33,57 % e 30,79

% para biomassa da parte aérea e altura média de planta, respectivamente, quando comparadas aos híbridos, 25,20 % e 21,06 %, nessa ordem. Independentemente do tratamento hídrico, os valores dessas características foram superiores nos híbridos do que nas linhagens. A heterose foi de maior expressão em ambiente WS. Na análise conjunta não se observou interação G x A (**Erro! Fonte de referência não encontrada.**).

Os valores de chl e NBI foram superiores nas linhagens, quando comparadas aos híbridos, independente do regime hídrico (**Erro! Fonte de referência não encontrada.**). Apesar disso, as maiores reduções proporcionais, comparando os ambientes, foram observadas nesses mesmos genótipos, com valores de 19,72 % e 17,65 % para chl e NBI, respectivamente, em comparação a 7,01 % e 4,32 % expressos nos híbridos. Para ambas as características se observaram valores de heterose negativa. Na análise conjunta detectou-se interação G x A significativa (**Erro! Fonte de referência não encontrada.**).

Os híbridos apresentaram os maiores valores de pigmentos acessórios flav e anth em ambas as condições hídricas (**Erro! Fonte de referência não encontrada.**). De maneira geral, entre os genótipos estudados, o estresse hídrico causou decréscimos inferiores a 4,00 % dada a comparação com a condição bem irrigada. Não foram observadas diferenças significativas entre os ambientes, tampouco no efeito de interação G x A. Os valores de heterose dessas características foram de baixa magnitude, inferiores a 13,0 % (**Erro! Fonte de referência não encontrada.**).

**Tabela 7** – Valores de médias e de desvio padrão de seis características morfológicas e fisiológicas de linhagens e híbridos de milho-pipoca expostos a diferentes regimes hídricos (WS, estresse hídrico; WW, irrigação a capacidade de campo) e estimativas de heterose relativa (H %).

Caractere	WS				WW				Conjunta						
	Linhagens		Híbridos		C	H (%)	Linhagens		Híbridos		C	H (%)	G	A	GA
Biomassa PA	56,42	* ±13,82	80,84	* ±11,21	**	47,97	84,92	* ±18,75	108,07	* ±24,37	*	28,61	**	**	ns
Altura	55,17	* ±9,05	68,08	** ±10,18	*	25,07	79,71	* ±15,11	86,25	** ±12,03	ns	8,48	**	**	ns
Chl	28,04	ns ±3,35	25,27	ns ±2,57	*	-9,93	34,93	** ±3,20	27,18	** ±2,33	**	-21,29	**	**	**
Flav	0,96	ns ±0,10	1,08	** ±0,07	**	11,92	0,99	* ±0,08	1,12	** ±0,09	**	12,83	**	ns	ns
Anth	0,19	* ±0,01	0,21	ns ±0,01	**	8,96	0,19	ns ±0,02	0,22	** ±0,01	**	12,16	**	ns	ns
NBI	29,38	ns ±4,91	23,78	** ±3,21	**	-19,22	35,68	* ±3,76	24,86	** ±3,06	**	-29,83	**	*	*

Diferenças entre linhagens e híbridos em cada tratamento hídrico (WS e WW) de acordo com os desdobramentos dos efeitos dos genitores e híbridos separadamente (ns, não significativo; \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ). Os valores representam as médias de 4 linhagens e 12 híbridos, respectivamente, sendo que cada valor genotípico refere-se à média de três repetições. PA: parte aérea; Chl: clorofila; Flav: flavonóide; Anth: antocianina; NBI: índice de balanço de nitrogênio. C: significância do contraste entre médias de híbridos e linhagens. Conjunta: refere-se à análise conjunta entre os ambientes WS e WW. G: genótipos; A: ambientes; GA: Interação genótipo X ambiente.

### 3.3.4.2. Trocas gasosas e *status* hídrico

Sob condição de estresse hídrico, os valores de taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> (A), condutância estomática (*gs*) e transpiração (E) foram reduzidos em 17,08 %, 29,95 % e 28,69 %, respectivamente, na comparação com a condição bem irrigada (Tabela 8). Em ambos os ambientes, não foram observadas diferenças significativas entre as classes de genótipos, isto é, genitores e híbridos, para os caracteres A, *gs* e E. Apesar disso, diagnosticaram-se diferenças significativas para as características A, *gs* e E entre linhagens e híbridos na condição WW; e, no ambiente WS, entre linhagens para A e entre híbridos para A, *gs* e E. Não se observou valores expressivos de heterose para as características citadas – com estimativas inferiores a 10 % – nos ambientes WS e WW. Na análise conjunta observou-se interação significativa para G x A, bem como diferenças significativas entre ambiente e genótipos (Tabela 8).

Os caracteres densidade estomática adaxial (SADA), índice estomático adaxial (IADA - %), densidade estomática abaxial (SABA) e índice estomático abaxial (IABA - %) não apresentaram diferenças significativas para a fonte de variação genótipos (com exceção de SADA) e ambiente, bem como ocorreu ausência de efeito significativo da interação G x A (Tabela 8). Além disso, não foram detectadas diferenças significativas entre genitores e híbridos, independentemente do regime hídrico, tanto para características foliares adaxiais quanto abaxiais. Ademais, não se observou valores expressivos de efeitos heterose para essas características (Tabela 8).

A evapotranspiração acumulada (Tcum) foi reduzida em 29,36 % em WS quando comparada com o ambiente WW (Tabela 8). Os híbridos exibiram maior Tcum do que seus genitores sob ambos os regimes hídricos, haja vista a ocorrência de significância entre classes. Destaca-se que, para calcular os valores de Tcum, o peso das plantas (em crescimento) não foi considerado, o que resultou em alguma subestimação na quantidade de água necessária para atingir 100 % e 35 % da capacidade de água dos lisímetros o que, portanto, impactou para favorecer a subestimação de Tcum. Nesse sentido, destaca-se que, como os híbridos apresentam maior crescimento e peso, os valores de Tcum desses genótipos eventualmente tiveram um efeito maior de subestimação. Os efeitos de heterose foram mais expressivos em condição WS (47,46 %). Na análise conjunta não se

observou interação significativa para G x A; todavia, diagnosticaram-se diferenças significativas entre ambiente e genótipos (Tabela 8).

O teor relativo de água (RWC - %) foi reduzido sob a condição WS em 4,29 %, em comparação com o ambiente WW. Para a característica RWC não foram detectadas diferenças significativas entre os genitores e os híbridos, independentemente do regime hídrico. Também não se observaram valores expressivos de efeitos heterose, os quais expressaram estimativas inferiores a 1,00 %. Na análise conjunta se observou interação significativa da interação G x A, bem como, houve diferenças significativas nos efeitos *per se* de ambiente e genótipos (Tabela 8).

**Tabela 8** – Valores de médias e de desvio padrão de nove características fisiológicas em linhagens e híbridos de milho-pipoca expostos a diferentes regimes hídricos (WS, estresse hídrico; WW, irrigação a capacidade de campo) e estimativas de heterose relativa (H).

Caractere	WS				WW				Conjunta						
	Linhagens		Híbridos		C	H (%)	Linhagens		Híbridos		C	H (%)	G	A	GA
A	23,23	* ±4,03	24,41	** ±2,61	ns	5,34	27,84	** ±2,47	29,50	** ±2,75	ns	7,50	**	**	*
Gs	0,10	ns ±0,02	0,10	** ±0,01	ns	0,53	0,15	** ±0,02	0,15	* ±0,03	ns	3,24	**	**	*
E	2,99	ns ±0,71	3,05	** ±0,44	ns	2,39	4,20	** ±0,27	4,28	* ±0,55	ns	3,50	**	**	*
SADA	79,22	** ±6,11	72,49	ns ±8,01	ns	-7,58	78,22	** ±6,90	67,51	** ±6,80	ns	-13,55	**	ns	ns
IADA (%)	19,60	* ±1,51	20,75	ns ±2,92	ns	6,02	21,37	ns ±1,71	20,32	ns ±2,88	ns	-4,90	ns	ns	ns
SABA	103,07	ns ±13,80	98,51	ns ±11,81	ns	-4,37	96,67	* ±8,97	98,16	ns ±10,46	ns	2,07	ns	ns	ns
IABA (%)	24,05	* ±1,69	25,29	ns ±2,89	ns	5,42	24,54	* ±1,60	26,35	ns ±3,81	ns	7,58	ns	ns	ns
Tcum	9,55	* ±1,66	13,80	* ±1,57	**	47,46	14,80	** ±3,07	19,10	ns ±4,26	*	31,37	**	**	ns
RWC (%)	88,71	ns ±4,24	89,14	** ±1,97	ns	0,50	93,15	ns ±1,62	92,98	ns ±1,56	ns	-0,17	*	**	*

Diferenças entre linhagens e híbridos em cada tratamento hídrico (WS e WW) de acordo com os desdobramentos dos efeitos dos genitores e híbridos separadamente (ns, não significativo; \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ). Os valores representam as médias de 4 linhagens e 12 híbridos, respectivamente, sendo que cada valor genotípico se refere à média de três repetições. A: taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> (mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>); gs: condutância estomática (mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>); E: transpiração (Mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>); SADA: densidade estomática adaxial; IADA: índice estomático adaxial; SABA: densidade estomática abaxial; IABA: índice estomático abaxial; Tcum: transpiração cumulativa (dm<sup>3</sup> plant<sup>-1</sup>); RWC: conteúdo relativo de água. C: significância do contraste entre médias de híbridos e linhagens. Conjunta: refere-se à análise conjunta entre os ambientes WS e WW. G: genótipos; A: ambientes; GA: Interação genótipo X ambiente.

### 3.3.4.3. Características radiculares

O estresse hídrico causou decréscimos de 40,22 %, 22,53 %, 43,22 %, 51,06 % e 42,16 % na densidade de peso radicular (RWD) nas seções de solo **a**, **b**, **c**, **d** e **e**, respectivamente, em comparação com a condição WW (Tabela 9). As linhagens foram os genótipos que sofreram maiores decréscimos na comparação entre ambientes, com estimativas de 47,08 %, 55,00 % e 52,59 % para os caracteres RWDc, RWDd e RWDe, respectivamente, quando comparadas aos híbridos, cujas reduções foram de 42,49 %, 50,34 % e 39,93 %, para essa mesma ordem de características. Independentemente do tratamento hídrico, os valores dessas características foram superiores nos híbridos do que nos seus genitores. Com exceção da RWDa, os valores de heterose para as RWDb, RWDc, RWDd e RWDe foram superiores no ambiente WS. Observou-se que os efeitos de heterose aumentaram e são superiores para os caracteres RWD em extratos mais profundos do solo. Na análise conjunta observou-se interação G x A significativa para todos os caracteres RDW, bem como diferenças significativas entre ambientes para RWDa, RWDd e RWDe (Tabela 9).

A razão entre o peso da parte aérea e de raízes (PAR) não proporcionou diferenças significativas para a fonte de variação ambiente (Tabela 9). Independentemente do regime hídrico, os híbridos apresentaram menores valores de PAR quando comparados com seus genitores. Efeitos de heterose negativos foram observados nos ambientes WW e WS. Diagnosticaram-se efeitos significativos de interação G x A (Tabela 9).



**Tabela 9** – Valores de médias e de desvio padrão de seis características radiculares em linhagens e híbridos de milho-pipoca expostos a diferentes regimes hídricos (WS, estresse hídrico; WW, irrigação a capacidade de campo) e estimativas de heterose percentual (H %).

Caractere	WS			WW			Conjunta		
	Linhagens	Híbridos	C H (%)	Linhagens	Híbridos	C H (%)	G	A	GA
RWDa	1394,3 ** ±183,2	2050,1 ** ±236,7 **	50,85	2108,5 ** ±234,2	3504,9 ** ±583,1 **	67,52	**	**	**
RWDb	549,32 ** ±55,85	1000,4 ** ±194,4 **	87,10	711,90 ** ±108,7	1290,4 ** ±249,8 **	79,60	**	ns	**
RWDc	340,38 ** ±37,28	655,85 ** ±83,42 **	98,15	643,23 * ±143,2	1140,3 ** ±241,3 **	75,45	**	ns	**
RWDd	224,29 ** ±42,42	447,41 ** ±74,28 **	106,9	498,47 * ±123,4	900,87 ** ±183,1 **	85,57	**	**	**
RWDe	258,65 ** ±55,17	512,42 ns ±122,5 **	105,3	545,56 ** ±122,0	853,07 ** ±197,5 **	61,26	**	**	*
Razão PAR	4,32 * ±0,58	3,83 ** ±0,53 *	-10,0	4,06 ns ±0,59	3,17 ** ±0,41 **	-21,9	**	ns	**

Diferenças entre linhagens e híbridos em cada tratamento hídrico (WS e WW) de acordo com os desdobramentos dos efeitos dos genitores e híbridos separadamente (ns, não significativo; \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ). Os valores representam as médias de 4 linhagens e 12 híbridos, respectivamente, sendo que cada valor genotípico se refere à média de três repetições. RWD: densidade de peso radicular. RWD a-b-c-d-e refere-se à profundidade de cada seção de solo, isto é, 0-30 cm (a); 30-60 cm (b); 60-90 cm (c); 90-120 cm (d); e 120-150 cm (e). Razão PAR: razão entre o peso da parte aérea e das raízes. C: significância do contraste entre médias de híbridos e linhagens. Conjunta: refere-se à análise conjunta entre os ambientes WS e WW. G: genótipos; A: ambientes; GA: Interação genótipo x ambiente.

#### **3.3.4.4. Capacidade geral (CGC) e específica (CEC) de combinação e efeito recíproco (REC)**

A análise de variância revela a importância dos efeitos da capacidade combinatória e do efeito recíproco sobre os caracteres estudados. Nesse sentido, em condições WS e WW, para o primeiro eixo de caracteres apresentados, isto é, biomassa da parte aérea, altura de planta, Chl, Flav Anth e NBI, houve diferenças significativas em todas as características para CGC e CEC em condição WS. No ambiente WW, com exceção de Anth para CGC e altura de planta para CEC, as demais características apresentaram efeitos significativos para CGC e CEC (Tabela 10). Contudo, a magnitude dos componentes quadráticos evidencia a maior importância dos efeitos não-aditivos em relação aos demais, por seus valores superiores para a média dos quadrados dos efeitos de CEC (Tabela 10). No ambiente WW, houve a exceção da superioridade do componente quadrático de CGC para altura média de planta, evidenciando os efeitos aditivos como mais importantes para essa característica. Diagnosticaram-se efeitos significativos de REC, no ambiente WW, para as características Chl, Flav e NBI. Observaram-se componentes quadráticos com sinal negativo de CGC para Chl (-0,52) e NBI (-0,83); estes valores negativos devem ser interpretados como estimativas do valor real zero (Tabela 10).

Considerando-se o segundo eixo de caracteres apresentados na Tabela 10 – SABA e IABA – em ambos os ambientes, bem como, para IADA, em ambiente WS e para RWC, em ambiente WW, na análise de variância, não houve efeito significativo de CGE, CEC e dos efeitos recíprocos. Houve maior expressão do componente quadrático de CEC (efeitos não-aditivos) para SADA e Tcum, em WS; e, em WW, para as características A, E, SADA e Tcum (Tabela 10). Ademais, com base na análise dos valores dos componentes quadráticos, constataram-se magnitudes mais elevadas dos efeitos recíprocos em relação aos demais, para as características A, gs, E e RWC em WS; e, para gs e E, em WW (Tabela 10).

No terceiro eixo de características – RWDa, RWDb, RWDc, RWDd, RWDe e razão parte área e raízes (razão PAR) – nos ambientes WS e WW, a significância da CEC e as maiores magnitudes das médias dos quadrados dos efeitos de  $\phi$ s evidenciam a maior importância dos efeitos não-aditivos e, portanto, explorar a heterose torna-se de fundamental importância (Tabela 10). Diagnosticaram-se

efeitos significativos de REC no ambiente WS para RWD<sub>b</sub>, RWD<sub>c</sub>, RWD<sub>d</sub>, RWD<sub>e</sub>; e, no ambiente WW, para RWD<sub>a</sub>, RWD<sub>b</sub>, RWD<sub>c</sub>, RWD<sub>d</sub>, RWD<sub>e</sub> e para a razão PAR.

**Tabela 10** – Análise de variância e componentes quadráticos para 21 características de milho-pipoca, expostas a diferentes regimes hídricos (WS, estresse hídrico; WW, irrigação a capacidade de campo), segundo modelo proposto por Griffing (1956) para um dialelo envolvendo quatro genitores, seus híbridos F<sub>1</sub>'s e recíprocos.

Caractere	WS						WW					
	CGC		CEC		REC		CGC		CEC		REC	
	QM	$\hat{\phi}^2$	QM	$\hat{\phi}^2$	QM	$\hat{\phi}^2$	QM	$\hat{\phi}^2$	QM	$\hat{\phi}^2$	QM	$\hat{\phi}^2$
Biom. PA	**	53,29	**	388,22	ns	10,47	**	187,44	*	347,65	ns	-13,34
Altura	**	41,58	**	158,88	ns	12,81	**	107,16	ns	70,77	ns	9,01
Chl	**	0,56	*	1,04	ns	-0,52	**	1,86	**	51,59	*	1,87
Flav	**	0,00	**	0,01	ns	0,00	**	0,00	**	0,01	*	0,00
Anth	**	0,00	**	0,00	ns	0,00	ns	0,00	**	0,00	ns	0,00
NBI	**	3,01	**	21,47	ns	-0,83	**	3,86	**	86,06	**	5,08
A	**	1,40	ns	-0,23	**	4,17	*	0,92	**	15,90	**	3,35
Gs	**	0,00	*	0,00	**	0,00	*	0,00	*	0,00	**	0,00
E	**	0,03	ns	0,01	**	0,09	ns	0,02	**	0,38	**	0,13
SADA	**	39,31	*	63,34	ns	3,22	**	36,13	**	81,09	ns	3,56
IADA	ns	0,18	ns	0,04	ns	-0,32	*	0,83	**	0,92	ns	-0,28
SABA	ns	-4,13	ns	-14,12	ns	22,14	ns	7,97	ns	15,39	ns	-10,39
IABA	ns	0,13	ns	0,86	ns	0,18	ns	0,52	ns	-0,39	ns	-0,66
Tcum	**	0,72	**	11,24	ns	0,32	**	5,15	*	10,15	ns	-1,40
RWC	**	1,84	ns	-1,10	*	2,68	ns	0,11	ns	-0,21	ns	0,08
RWD <sub>a</sub>	ns	13,11	**	1699,57	**	107,91	**	958,29	**	6866,20	**	1247,81
RWD <sub>b</sub>	ns	12,29	**	816,43	**	117,62	**	167,95	**	1068,95	**	435,12
RWD <sub>c</sub>	**	5,65	**	341,11	**	31,81	**	203,70	**	947,90	**	587,00
RWD <sub>d</sub>	ns	2,00	**	151,95	*	6,78	**	50,37	**	537,04	**	104,01
RWD <sub>e</sub>	ns	2,50	**	192,23	ns	7,75	**	68,69	**	264,88	**	95,10
R. PAR	**	0,10	**	0,64	ns	0,01	*	0,02	**	0,48	**	0,14

Efeito do quadrado médio (QM) está representado por ns, \* e \*\*, quando não significativo, significativo a  $p < 0,05$  e  $p < 0,01$ , respectivamente, pelo Teste F. CGC: capacidade geral de combinação; CEC: capacidade específica de combinação; REC: recíproco. Biom. PA: biomassa da parte aérea; Chl: clorofila; Flav: flavonoide; Anth: antocianina; NBI: índice de balanço de nitrogênio; A: taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub>; gs: condutância estomática; E: transpiração; SADA: densidade estomática adaxial; IADA: índice estomático adaxial; SABA: densidade estomática abaxial; IABA: índice estomático abaxial; Tcum: transpiração cumulativa; RWC: conteúdo relativo de água; RWD: densidade de peso radicular. RWD a-b-c-d-e refere-se à profundidade de cada seção de solo, isto é, 0-30 cm (a); 30-60 cm (b); 60-90 cm (c); 90-120 cm (d); e 120-150 cm (e). R. PAR: razão entre o peso da parte aérea e das raízes.

### 3.3.5. DISCUSSÃO

#### 3.3.5.1. Heterose para medidas de crescimento das plantas e de pigmentos foliares

Há presença de efeitos de heterose para as medidas de biomassa da parte aérea e altura média de plantas, independente do regime hídrico. A biomassa da parte aérea foi composta pela soma da massa foliar e do caule, individualmente (dados não apresentados), sendo que ambas as estruturas vegetais apresentaram efeitos elevados de heterose. Nesse aspecto, pode-se dizer que o aumento de massa das folhas foi devido, em maior grandeza ao número de células epidérmicas do que pelo maior tamanho das células, vez que os valores dos índices estomáticos abaxial e adaxial permaneceram constantes. Blum (2013), trabalhando com milho-comum encontraram resultados semelhantes. Tollenaar et al. (2004) explicam que a heterose para rendimento de grãos em milho decorreu do maior acúmulo de matéria seca antes do florescimento e que o maior tamanho das folhas resulta em maior área de interceptação solar.

Efeitos de heterose negativa para as características Chl e NBI, as quais são relacionadas à concentração de N na folha, foram observados em ambas as condições hídricas. Em plantas de milho adultas, em condição de campo, tendo por base a matéria seca, não foi possível detectar efeitos de heterose para as características relacionadas ao N foliar (Araus et al., 2010). Chairi et al. (2016) relatam a ausência de efeitos de heterose para absorção de N em plântulas de milho. Esses mesmos autores descrevem que se os dados fossem expressos com base na planta, seria possível detecção de efeitos de heterose, o que corrobora o preconizado por Sinha e Khanna (1975) .

Os híbridos apresentaram maiores valores dos compostos fenólicos Flav e Anth, com baixos efeitos de heterose positiva, independente da condição hídrica. Os compostos fenólicos correlacionam-se com fatores de estresses ambientais e são produzidos pelo metabolismo secundário das plantas. Essas substâncias podem agir na foto-proteção das células vegetais, uma vez que podem sequestrar espécies reativas de oxigênio produzidas pela radiação ultravioleta necessária à fotossíntese (Kalaji et al., 2017). Possuir maiores valores de compostos fenólicos podem garantir uma vantagem adaptativa aos híbridos em condição WS.

### 3.3.5.2. Heterose para as trocas gasosas

Apesar de se observarem diferenças significativas para as características  $A$ ,  $g_s$  e  $E$  na comparação entre os ambientes WS e WW, os híbridos não se diferenciaram de seus genitores, em ambos os ambientes estudados. A fotossíntese é o processo fisiológico base para a produção de biomassa e a produtividade das plantas (Chairi et al., 2016). Normalmente, os híbridos quando comparados com seus genitores, apresentam taxas mais elevadas de  $A$ ,  $g_s$  e  $E$ , tanto em condições WS, quanto em WW (Tollenaar, 2004; Araus et al., 2010; Chairi et al., 2016). Os híbridos apresentaram uma tendência de maiores taxas de  $A$ ,  $g_s$  e  $E$ ; todavia, não suficiente para ser detectado em testes estatísticos. Nos casos em que ocorre ausência de significância entre híbridos e genitores, comumente observa-se que  $A$  apresenta correlação acentuada para com aumento de biomassa da parte aérea (Araus et al., 2010). Chairi et al. (2016) confirmam que o efeito acentuado de heterose para as características relacionadas à fotossíntese e transpiração está relacionado com elevados valores de biomassa da parte aérea, particularmente, em condições de estresse hídrico.  $g_s$  é considerada como característica-chave na detecção de efeito de estresse hídrico (Hetherington e Woodward, 2003). Chairi et al. (2016), avaliando híbridos de milho comum, detectaram efeito de heterose superior a 50 % para  $g_s$  em condição WS, sendo que essa característica correlacionou-se positivamente com as taxas fotossintéticas e biomassa da parte aérea.

Existem efeitos de heterose positiva para transpiração cumulativa ( $T_{cum}$ ), os quais foram observados em ambos os ambientes estudados, sendo que o maior efeito ocorreu em WS. Plantas com maior transpiração cumulativa tendem a apresentar maior incremento de biomassa da parte aérea. Chairi et al. (2016) descrevem que a evapotranspiração total acumulada foi maior nos híbridos de milho comum do que nos seus genitores e que essa característica se correlaciona fortemente com a biomassa da parte aérea. Pode-se dizer que a heterose ocorre mais contundentemente com o aumento do consumo de água, tanto em condições WS, quanto em WW.

### 3.3.5.3. Heterose para características radiculares

Uma diminuição na densidade do peso radicular (RWD), como resposta ao estresse hídrico, foi observada tanto em genitores, quanto nos híbridos. As raízes desempenham um importante papel adaptativo em ambientes propensos à seca, e possuir um sistema mais bem desenvolvido proporciona maiores produtividades de grãos (Ali et al., 2016). Lambers et al. (2002) descreveram que é alto o custo metabólico do sistema radicular para exploração do solo em condição de seca, o qual pode exceder em 50 % a taxa fotossintética diária de uma planta. Por essa razão, plantas sobre estresse hídrico tendem a apresentar menor densidade de peso radicular, vez que as taxas fotossintéticas são reduzidas. Os híbridos foram aqueles genótipos que apresentaram os valores mais elevados para essa característica, independente da seção de solo (**a**, **b**, **c**, **d** ou **e**). Chairi et al. (2016) obtiveram resultados que corroboram esses aqui expostos.

A heterose foi mais evidente (com valores superiores a 100 %) na densidade de peso radicular nas quatro mais profundas seções de solo, das cinco estudadas, sobretudo em condições WS. Ali et al. (2016) apoiam a hipótese de que existe uma associação entre a massa de raízes profundas (superiores a 45 cm) e o aumento no rendimento de grãos, sob condição de WS, em campo. O sistema radicular desenvolvido em camadas mais profundas do solo contribui para a extração eficiente da água desses perfis longínquos (Lynch, 2013). Por essa razão, o desenvolvimento de porções radiculares mais profundas é importante para a tolerância à seca (Ali et al., 2016). Rockenbach et al. (2018) relataram que a heterose em genótipos de milho-pipoca pode ser observada durante os estágios iniciais do desenvolvimento radicular, poucos dias após a germinação.

Os híbridos apresentam valores menores da razão entre parte área e raízes quando comparados aos seus genitores, por isso, apresentam valores de heterose negativa. Ademais, essa característica não revelou diferenças significativas entre os ambientes. Os resultados de Chairi et al. (2016) estão de acordo com resultados de heterose negativa, todavia, os autores registraram decréscimo da razão PAR em ambiente WS (maior massa de raízes em relação à parte aérea), resultado aqui não observado.

#### **3.3.5.4. Capacidade geral e específica de combinação e efeitos recíprocos**

O melhoramento de plantas é a ciência ou arte capaz de desenvolver genótipos adaptados a condições ambientais singulares. Interferindo no crescimento e desenvolvimento vegetal, esses ambientes podem ser favoráveis ou não. O estresse hídrico, que possui ação significativa na redução da produção agrícola, é um desses ambientes que interferem negativamente para o maior rendimento das culturas. Nesse aspecto, o melhoramento de plantas, ao fornecer informações que direcionem cruzamentos, por meio das habilidades combinatórias, torna-se uma estratégia eficaz para superar os efeitos ambientais perniciosos, seja na atualidade ou nas perspectivas futuras de intensidade de mudanças climáticas.

Há a existência de efeitos não-aditivos influenciando as características biomassa da parte aérea e altura média de plantas em ambos os ambientes, com exceção da altura média de plantas em WW. Wattoo et al. (2014), avaliando um dialelo completo composto por seis genitores de milho comum, em condições de campo e em ambientes WS e WW, descreveram a significância para CGC e CEC, em ambos os ambientes avaliados, indicando influência tanto da ação gênica aditiva, quanto não-aditiva. Todavia, esses mesmos autores explicam que existe maior efeito do componente quadrático para a CGC, demonstrando a maior influência da ação gênica aditiva no controle da herança da característica, em ambas as condições ambientais.

Predominantemente, os efeitos não-aditivos influenciaram de forma mais acentuada a expressão de características relacionadas aos pigmentos foliares (Chl, Flav, Anth e NBI) em ambos os ambientes, devido aos elevados de valores estimados de CEC. A CEC é caracterizada por meio do desvio dos híbridos em relação ao comportamento médio dos genitores, o que contribui para a indicação da melhor combinação híbrida (Hallauer et al., 2010). Esses resultados são inéditos, posto que ainda não foram encontrados relatos referentes à capacidade combinatória para essas características no contexto de eficiência no uso da água. Por sua vez, a característica teor relativo de clorofila, estimada por meio de medidor portátil SPAD, já foi avaliada em um cruzamento dialélico envolvendo sete genitores de milho tropical tolerantes ao WS, em ambientes com e sem limitação hídrica (Erdal et al., 2016). Os autores propalaram que os efeitos de CGC foram

preponderantes na expressão dessa característica. Resultado análogo foi observado por Erdal et al. (2016), para as características condutância estomática e senescência foliar em milho-comum.

A exploração da heterose é recomendada para aumentar a densidade de peso radicular (RWD) nos distintos ambientes WS e WW. O sistema radicular das plantas desempenha função crucial na adaptação a ambientes propensos à seca (Gao e Lynch, 2016). Ali et al. (2016) em pesquisa realizada sob condições ambientes WW e WS, descreveram que os híbridos de milho-comum de maior rendimento de grãos apresentaram maior massa radicular o que denota, segundo os autores, uma evidente associação entre a massa radicular e rendimento de grãos em condições WS. Chun et al. (2005), por meio da avaliação de um dialelo composto por 7 genitores de milho sob condição de estresse abiótico ao N e à água, observaram que sobretudo para RWD há expressivos valores de heterose nos distintos níveis de N estudados, os quais se atribuem aos efeitos significativos de CGC e CEC, com preponderância desse último.

Admite-se que o efeito citoplasmático e os genes nucleares do genótipo materno estão influenciando as características A, gs e E, nos ambientes WS e WW. O efeito recíproco nos cruzamentos é oriundo da ação de genes provenientes da mitocôndria e dos cloroplastos (efeito extracromossômico) e genes que são provenientes do núcleo do genitor materno (efeito materno) (Cruz et al., 2014). Efeitos recíprocos também foram descritos no teor de clorofila a, clorofila b e clorofila ab em genótipos de milheto, avaliados em um dialeto completo composto por 10 genitores (Mehndiratta e Phul, 1983). Nesse sentido, pode-se admitir que os genes extracromossômicos associados à fotossíntese do genitor feminino interferem no desempenho agrônômico dos híbridos. Por derradeiro, além de priorizar o desenvolvimento de híbridos como cultivares mais tolerantes à seca, a escolha do genitor feminino associado a maior expressão da taxa fotossintética deve também ser priorizado.



### 3.3.6. CONCLUSÕES

Maiores efeitos de heterose em milho-pipoca são expressos em características relacionadas ao incremento de biomassa, que resulta em maior vigor em plântulas de híbridos, sobretudo, em condições de WS. Essa vantagem adaptativa deve garantir melhor desempenho agrônomico na fase adulta. A heterose ocorre mais intensamente com o aumento do consumo de água, tanto em ambientes com estresse hídrico quanto em capacidade de campo.

A heterose nas características radiculares contribui para a expressão de maiores taxas de crescimento nos híbridos, particularmente sob condição de estresse hídrico.

Para o sucesso de programas de melhoramento para adaptação à seca, recomenda-se o uso de híbridos, devido aos efeitos gênicos não-aditivos serem responsáveis pelo controle de maior parte de caracteres de crescimento e radiculares, sobretudo em ambiente com *déficit* hídrico.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adebayo, M.A., Menkir, A., Blay, E., Gracen, V., Danquah, E., Hearne, S. (2014) Genetic analysis of drought tolerance in adapted × exotic crosses of maize inbred lines under managed stress conditions. *Euphytica* 196: 261–270.
- Adebayo, M.A., Menkir, A., Hearne, S., Kolawole, A.O. (2017) Gene action controlling normalized difference vegetation index in crosses of elite maize (*Zea mays* L.) inbred lines. *Cereal Res Commun* 45: 675–686.
- Ali, M.L., Luetchens, J., Singh, A., Shaver, T.M., Kruger, G.R., Lorenz, A.J. (2016) Greenhouse screening of maize genotypes for deep root mass and related root traits and their association with grain yield under water-deficit conditions in the field. *Euphytica* 207: 79–94.
- Amaral Júnior, A.T. do., Gonçalves, L.S.A., Freitas Júnior, S. de P., Candido, L.S., Vittorazzi, C., Pena, G.F., Ribeiro, R.M., Silva, T.R. da C., Pereira, M.G., Scapim, C.A., Viana, A.P., Carvalho, G.F. de. (2013) UENF 14: a new popcorn cultivar. *Crop Breed Appl Biotechnol* 13: 218–220.
- Andrade, M. T. (2012) Análise genética do caráter *stay green* em milho utilizando o delineamento III. Tese de Doutorado, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz.

- Araus, J.L., Kefauver, S.C., Zaman-Allah, M., Olsen, M.S., Cairns, J.E. (2018) Translating High-Throughput Phenotyping into Genetic Gain. *Trends Plant Sci* 23: 451–466.
- Araus, J.L., Sánchez, C., Cabrera-Bosquet, L. (2010) Is heterosis in maize mediated through better water use?. *New Phytol* 187: 392–406.
- Arnhold, E., Viana, J.M.S., Silva, R.G. (2009) Associação de desempenho entre famílias S<sub>3</sub> e seus híbridos *topcross* de milho-pipoca. *Revista Ciência Agronômica* 40: 396– 399.
- Bänziger, M. (2000) Breeding for drought and nitrogen stress tolerance in maize: from theory to practice. *Cimmyt. México F.D.* p. 68.
- Bennetzen, J.L., Chandler, V.L., Schnable, P. (2001) National Science Foundation-Sponsored Workshop Report. Maize Genome Sequencing Project. *PLANT Physiol* 127: 1572–1578.
- Betran, F.J., Beck, D., Banziger, M., Edmeades, G.O. (2003) Secondary traits in parental inbreds and hybrids under stress and non-stress environments in tropical maize. *Field Crops Research*, 83: 51–65.
- Betran, F.J., Beck, D., Banziger, M., Ribaut, J.M., Edmeades, G.O. (1997) Breeding for drought tolerance in tropical maize. In: Conference on Genetics, Biotechnology And Breeding of Maize and Sorghum. Thessaloniki. Proceedings Cambridge: Royal Society of Chemistry, p.169–177.
- Birchler, J.A., Yao, H., Chudalayandi, S., Vaiman, D., Veitia, R.A. (2010) Heterosis. *PLANT CELL ONLINE* 22: 2105–2112.
- Blum, A. (2013) Heterosis, stress, and the environment: a possible road map towards the general improvement of crop yield. *J Exp Bot* 64: 4829–4837.

- Blum, A. (1988) *Plant breeding for stress environments*. CRC Press. Florida, USA
- Bolaños, J., Edmeades, G.O. (1993) Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. I. Responses in grain yield, biomass, and radiation utilization. *F Crop Res* 31: 233–252.
- Bolaños, J., Edmeades, G.O. (1996) The importance of the anthesis-silking interval in breeding for drought tolerance in tropical maize. *F Crop Res* 48: 65–80.
- Brasil. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. Registro Nacional de Cultivares – RNC. Disponível em: <<http://www.agricultura.gov.br/>>. Acesso em janeiro de 2019.
- Bruce, W.B., Edmeades, G.O., Barker, T.C. (2002) Molecular and physiological approaches to maize improvement for drought tolerance. *J Exp Bot* 53: 13–25.
- Cabral, P.D.S., Amaral Júnior, A.T. do., Freitas, I.L. de J., Ribeiro, R.M., Silva, T.R. da C. (2016) Cause and effect of quantitative characteristics on grain expansion capacity in popcorn. *Rev CIÊNCIA AGRONÔMICA* 47: 108–117.
- Cabrera-Bosquet, L., Molero, G., Stellacci, A., Bort, J., Nogués, S., Araus, J. (2011) NDVI as a potential tool for predicting biomass, plant nitrogen content and growth in wheat genotypes subjected to different water and nitrogen conditions. *Cereal Res Commun* 39: 147–159.
- Cairns, J.E., Sanchez, C., Vargas, M., Ordoñez, R., Araus, J.L. (2012) Dissecting Maize Productivity: Ideotypes Associated with Grain Yield under Drought Stress and Well-watered Conditions. *J Integr Plant Biol* 54: 1007–1020.
- Câmara, T.M.M., Bento, D.A.V., Alves, G.F., Santos, M.F., Moreira, J.U.V., Souza Júnior, C.L. de. (2007) Parâmetros genéticos de caracteres relacionados à tolerância à deficiência hídrica em milho tropical. *Bragantia* 66: 595–603.
- Chairi, F., Elazab, A., Sanchez-Bragado, R., Araus, J.L., Serret, M.D. (2016) Heterosis for water status in maize seedlings. *Agric Water Manag* 164: 100–

109.

Chapman, S.C., Edmeades, G.O. (1999) Selection Improves Drought Tolerance in Tropical Maize Populations. *Crop Sci* 39: 1315.

Costa, E.F.N., Santos, M.F., Moro, G.V., Alves, G.F., Souza Júnior, C.L. de. (2008) Herança da senescência retardada em milho. *Pesqui Agropecuária Bras* 43: 207–213.

Cruz, C.D. (2013) GENES - A software package for analysis in experimental statistics and quantitative genetics. *Acta Sci Agron* 35: 271–276.

Cruz, C.D., Carneiro, P.C.S., Regazzi, A.J. (2014) *Modelos Biométricos Aplicados ao Melhoramento Genético - vol II*. Viçosa: UFV, 668p.

Cruz, C.D., Castoldi, F. (1991) Decomposição da interação genótipo x ambientes em partes simples e complexa. *Ceres* 38: 422–430.

Cruz, C.D., Regazzi, A.J., Carneiro, P.C.S. (2012) *Modelos Biométricos Aplicados ao Melhoramento Genético*. Viçosa: UFV, 514p.

da Silva, P.P., Soares, L., da Costa, J.G., da Silva Viana, L., de Andrade, J.C.F., Gonçalves, E.R., dos Santos, J.M., de Souza Barbosa, G.V., Nascimento, V.X., Todaro, A.R., Riffel, A., Grossi-de-Sa, M.F., Barbosa, M.H.P., Sant'Ana, A.E.G., Neto, C.E.R. (2012) Path analysis for selection of drought tolerant sugarcane genotypes through physiological components. *Ind Crops Prod* 37: 11–19.

da Silva, W.J., Vidal, B.C., Martins, M.E.Q., Vargas, H., Pereira, C., Zerbetto, M., Miranda, L.C.M. (1993) What makes popcorn pop. *Nature* 362: 417–417.

Daher, R.F., Pereira, M.G., Pereira, A. Vander., Amaral Jr., A.T. do. (2002) Genetic divergence among elephantgrass cultivars assessed by RAPD markers in composit samples. *Sci Agric* 59: 623–627.

- Dalal, M., Sharma, T.R. (2017) Biotechnological Applications for Improvement of Drought Tolerance. *In: Abiotic Stress Management for Resilient Agriculture*. Singapore: Springer Singapore, p. 299–312 299–312.
- De Castro, F.A., Campostrini, E., Netto, A.T., De Menezes De Assis Gomes, M., Ferraz, T.M., Glenn, D.M. (2014) Portable chlorophyll meter (PCM-502) values are related to total chlorophyll concentration and photosynthetic capacity in papaya (*Carica papaya* L.). *Theor Exp Plant Physiol* 26: 201–210.
- De Lima, V.J., do Amara Junior, A.T., Kamphorst, S.H., Pena, G.F., Leite, J.T., Schmitt, K.F.M., Vittorazzi, C., de Almeida Filho, J.E., Mora, F. (2016) Combining ability of S<sub>3</sub> progenies for key agronomic traits in popcorn: Comparison of testers in top-crosses. *Genet Mol Res*. 15: 1-13.
- Derera, J., Tongoona, P., Vivek, B.S., Laing, M.D. (2008) Gene action controlling grain yield and secondary traits in southern African maize hybrids under drought and non-drought environments. *Euphytica* 162: 411–422.
- Dias, K.O.D.G., Gezan, S.A., Guimarães, C.T., Parentoni, S.N., Guimarães, P.E. de O., Carneiro, N.P., Portugal, A.F., Bastos, E.A., Cardoso, M.J., Anoni, C. de O., de Magalhães, J.V., de Souza, J.C., Guimarães, L.J.M., Pastina, M.M. (2018) Estimating Genotype × Environment Interaction for and Genetic Correlations among Drought Tolerance Traits in Maize via Factor Analytic Multiplicative Mixed Models. *Crop Sci* 58: 72.
- do Amaral Júnior, A.T., dos Santos, A., Gerhardt, I.F.S., Kurosawa, R.N.F., Moreira, N.F., Pereira, M.G., de A. Gravina, G., de L. Silva, F.H. (2016) Proposal of a super trait for the optimum selection of popcorn progenies based on path analysis. *Genet Mol Res* 15: 1–9.
- Doyle, J.J., Doyle, J.L. (1990) Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus (Madison)* 12: 13–15.
- Durães, F.O.M., Santos, M.X. dos., Gama, E.E.G. e., Magalhães, P.C.,

- Albuquerque, P.E.P., Guimarães, C.T. (2004) Fenotipagem Associada a Tolerância à Seca em Milho para Uso em Melhoramento, Estudos Genômicos e Seleção Assistida por Marcadores. *Crop Sci* 39: 18.
- Edmeades, G.O., Bolaños, J., Chapman, S.C., Lafitte, H.R., Banziger, M. (1999) Selection Improves Drought Tolerance in Tropical Maize Populations. *Crop Sci* 39: 1306-1315.
- Elazab, A., Molero, G., Serret, M.D., Araus, J.L. (2012) Root traits and  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  of durum wheat under different water regimes. *Funct Plant Biol* 39: 379.
- Fan, X.M., Zhang, Y.D., Yao, W., Bi, Y.Q., Liu, L., Chen, H.M., Kang, M.S. (2014) Reciprocal Diallel Crosses Impact Combining Ability, Variance Estimation, and Heterotic Group Classification. *Crop Sci* 54: 89.
- Fernandez, G. (1992) Effective selection criteria for assessing plant stress tolerance. In: *Proceedings of the International Symposium on Adaptation of Vegetables and other Food Crops in Temperature and Water Stress*. Taiwan: p. 257–270.
- Fischer, R., Maurer, R. (1978) Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. *Aust J Agric Res* 29: 897.
- Freitas Júnior, S.P., Amaral Júnior, A.T., Rangel, R.M., Viana, A.P. (2009) Predição de ganhos genéticos na população de milho pipoca UNB- 2U sob seleção recorrente utilizando-se diferentes índices de seleção. *Semina* 4: 803–814.
- Fu, Z., Yan, J., Zheng, Y., Warburton, M.L., Crouch, J.H., Li, J.-S. (2010) Nucleotide diversity and molecular evolution of the PSY1 gene in *Zea mays* compared to some other grass species. *Theor Appl Genet* 120: 709–720.
- Gao, Y., Lynch, J.P. (2016) Reduced crown root number improves water acquisition under water deficit stress in maize (*Zea mays* L.). *J Exp Bot* 67: 4545–4557.

- Ghannoum, O. (2008) C4 photosynthesis and water stress. *Ann Bot* 103: 635–644.
- Giaveno, C.D., Ribeiro, R.V., Souza, G.M., Oliveira, R.F. (2007) Screening of tropical maize for salt stress tolerance. *Crop Breed Appl Biotechnol* 7: 304–313.
- Gower, J.C. (1971) A General Coefficient of Similarity and Some of Its Properties. *Biometrics* 27: 857.
- Hallauer, A.R., Carena, M.J., Miranda Filho, J.B. (2010) *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Springer,
- Hao, Z., Li, X., Xie, C., Weng, J., Li, M., Zhang, D. (2011) Identification of Functional Genetic Variations Underlying Drought Tolerance in Maize Using SNP Markers. *53*: 641–652.
- Jákli, B., Hauer-Jákli, M., Böttcher, F., Meyer zur Müdehorst, J., Senbayram, M., Dittert, K. (2018) Leaf, canopy and agronomic water-use efficiency of field-grown sugar beet in response to potassium fertilization. *J Agron Crop Sci* 204: 99–110.
- Joshi, A.K., Kumari, M., Singh, V.P., Reddy, C.M., Kumar, S., Rane, J., Chand, R. (2006) Stay green trait: variation, inheritance and its association with spot blotch resistance in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica* 153: 59–71.
- Kalaji, H.M., Dąbrowski, P., Cetner, M.D., Samborska, I.A., Łukasik, I., Brestic, M., Zivcak, M., Tomasz, H., Mojski, J., Kociel, H., Panchal, B.M. (2017) A comparison between different chlorophyll content meters under nutrient deficiency conditions. *J Plant Nutr* 40: 1024–1034.
- Kaman, H., Kirda, C., Sesveren, S. (2011) Genotypic differences of maize in grain yield response to deficit irrigation. *Agric Water Manag* 98: 801–807.
- Kamara, A.Y., Menkir, A., Badu-Apraku, B., Ibikunle, O. (2003) The influence of drought stress on growth, yield and yield components of selected maize genotypes. *J Agric Sci* 141: 43–50.



- Kantety, R. V., Zeng, X., Bennetzen, J.L., Zehr, B.E. (1995) Assessment of genetic diversity in dent and popcorn (*Zea mays* L.) inbred lines using inter-simple sequence repeat (ISSR) amplification. *Mol Breed* 1: 365–373.
- Koo, D.-H., Jiang, J. (2008) Extraordinary Tertiary Constrictions of *Tripsacum dactyloides* Chromosomes: Implications for Karyotype Evolution of Polyploids Driven by Segmental Chromosome Losses. *Genetics* 179: 1119–1123.
- Kurosawa, R.N.F., Junior, A.T. do A., Silva, F.H.L., Santos, A. dos., Vivas, M., Kamphorst, S.H., Pena, G.F. (2017) Multivariate approach in popcorn genotypes using the Ward-MLM strategy: morpho- agronomic analysis and incidence of *Fusarium* spp. *Genet Mol Res* 16: 1–12.
- Larièpe, A., Mangin, B., Jasson, S., Combes, V., Dumas, F., Jamin, P., Lariagon, C., Jolivot, D., Madur, D., Fiévet, J., Gallais, A., Dubreuil, P., Charcosset, A., Moreau, L. (2012) The Genetic Basis of Heterosis: Multiparental Quantitative Trait Loci Mapping Reveals Contrasted Levels of Apparent Overdominance Among Traits of Agronomical Interest in Maize (*Zea mays* L.). *Genetics* 190: 795–811.
- Li, X.-H., Liu, X.-D., Li, M.-S., Zhang, S.-H. (2003) Identification of quantitative trait loci for anthesis-silking interval and yield components under drought stress in maize. *Acta Bot Sin* 45: 852–857.
- Lima Neto, F.P., Souza Júnior, C.L. de. (2009) Number of recombinations and genetic properties of a maize population undergoing recurrent selection. *Sci Agric* 66: 52–58.
- Lima, R.S., García-Tejero, I., Lopes, T.S., Costa, J.M., Vaz, M., Durán-Zuazo, V.H., Chaves, M., Glenn, D.M., Campostrini, E. (2016) Linking thermal imaging to physiological indicators in *Carica papaya* L. under different watering regimes. *Agric Water Manag* 164: 148–157.

- Liu, Y., Subhash, C., Yan, J., Song, C., Zhao, J., Li, J. (2011) Maize leaf temperature responses to drought: Thermal imaging and quantitative trait loci ( QTL ) mapping. *Environ Exp Bot* 71: 158–165.
- Lu, Y., Hao, Z., Xie, C., Crossa, J., Araus, J., Gao, S., Vivek, B.S., Magorokosho, C., Mugo, S., Makumbi, D., Taba, S., Pan, G., Li, X., Rong, T., Zhang, S., Xu, Y. (2011) Field Crops Research Large-scale screening for maize drought resistance using multiple selection criteria evaluated under water-stressed and well-watered environments. *F Crop Res* 124: 37–45.
- Maazou, A.-R.S., Tu, J., Qiu, J., Liu, Z. (2016) Breeding for Drought Tolerance in Maize (*Zea mays* L.). *Am J Plant Sci* 07: 1858–1870.
- Maechler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M., Hornik, K. (2017) Cluster Analysis Basics and Extensions.
- Mageto, E.K., Makumbi, D., Njoroge, K., Nyankanga, R. (2017) Genetic analysis of early-maturing maize ( *Zea Mays* L.) inbred lines under stress and nonstress conditions. *J Crop Improv* 31: 560–588.
- Maia, C., DoVale, J.C., Fritsche-Neto, R., Cavatte, P.C., Miranda, G.V. (2011) The difference between breeding for nutrient use efficiency and for nutrient stress tolerance. *Crop Breed Appl Biotechnol* 11: 270–275.
- Matta, F.P., Viana, J.M.S. (2001) Testes de capacidade de expansão em programas de melhoramento de milho-pipoca. *Scientia Agricola*, 58: 845–851.
- Mendes, F.F., Guimarães, L.J.M., Souza, J.C., Guimarães, P.E.O., Magalhaes, J. V., Garcia, A.A.F., Parentoni, S.N., Guimaraes, C.T. (2014) Genetic Architecture of Phosphorus Use Efficiency in Tropical Maize Cultivated in a Low-P Soil. *Crop Sci* 54: 1530.
- Mendes, W. de S., Drews, T.A., Medeiros, J.C., Rosa, J.D., Gualberto, A.V.S., Mielezrski, F. (2017) Development and productivity of maize in response to

- spatial arrangement under semiarid condition of Northeastern Brazil. *Aust J Crop Sci* 11: 313–321.
- Mir, R.R., Zaman-Allah, M., Sreenivasulu, N., Trethowan, R., Varshney, R.K. (2012) Integrated genomics, physiology and breeding approaches for improving drought tolerance in crops. *Theor Appl Genet* 125: 625–645.
- Miti, F; Tongoona, P; Derera, J. (2010) S1 selection of local maize landraces for low soil nitrogen tolerance in Zambia. *African J Plant Sci* 4: 67–81.
- Mitra, J. (2001) Genetics and genetic improvement of drought resistance in crop plants. *Curr Sci* 80: 758–763.
- Mode, J.C., Robinson, H.F. (1959) Pleiotropism and the genetic variance and covariance. *Biometrics*, 15: 518–537.
- Monneveux, P., Sanchez, C., Tiessen, A. (2008) Future progress in drought tolerance in maize needs new secondary traits and cross combinations. *J Agric Sci* 146: 287–300.
- Montgomery, D.C., Peck E.A. (1981) Introduction to Linear Regression Analysis. John Wiley, New York, p. 504.
- Moura, E., Souza, R., Santa-catarina, R., Gonzaga, M., Santa-catarina, C., Silveira, V. (2016) Comparative proteomic analysis of the heterosis phenomenon in papaya roots. *Sci Hortic (Amsterdam)* 209: 178–186.
- Naghavi, M., Aboughadareh, A., Khalili, M. (2013) Evaluation of Drought Tolerance Indices for Screening Some of Corn (*Zea mays* L.) Cultivars under Environmental Conditions. *Not Sci Biol* 5: 388–393.
- Nobre, R.G., Filho, J.L., Praça, E.F., Dias, N.S., Neto, M.F. (2000) Avaliação da qualidade de diferentes marcas comerciais de milho-pipoca. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola Ambiental*, Campina Grande, p. 78.

- Pacheco, C.A.P., Santos, M.X. dos., Cruz, C.D., Parentoni, S.N., Guimarães, P.E. de O., Gama, E.E.G. e., Silva, Á.E. da., Carvalho, H.W.L. de., Vieira Júnior, P.A. (2002) Inbreeding depression of 28 maize elite open pollinated varieties. *Genet Mol Biol* 25: 441–448.
- Paes, M.C.D. (2006) Circular Técnica 75: Aspectos físicos, químicos e tecnológicos do grão de milho. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. Embrapa Milho e Sorgo. Sete Lagoas, MG.
- Pena, G.F., do Amaral, A.T., Ribeiro, R.M., Ramos, H.C., Boechat, M.S., Santos, J.S., Mafra, G.S., Kamphorst, S.H., de Lima, V.J., Vivas, M., de Souza Filho, G.A. (2016) Inference of genetic diversity in popcorn S3 progenies. *Genet Mol Res.* doi: 1: 1-15.
- Pereira, M.G., Amaral Júnior, A.T. (2001) Estimation of Genetic Components in Popcorn Based on the Nested Design. *Crop Breed Appl Biotechnol* 1: 3–10.
- Peters, G.P., Marland, G., Le Quéré, C., Boden, T., Canadell, J.G., Raupach, M.R. (2011) Rapid growth in CO<sub>2</sub> emissions after the 2008–2009 global financial crisis. *Nat Clim Chang* 2: 2–4.
- R Core Team. (2017) R: A language and environment for statistical computing.
- Radoglou, K.M., Jarvis, P.G. (1990) Effects of CO<sub>2</sub> Enrichment on Four Poplar Clones. I. Growth and Leaf Anatomy. *Ann Bot* 65: 617–626.
- Rashid, a., Stark, J.C., Tanveer, A., Mustafa, T. (1999) Use of canopy temperature measurements as a screening tool for drought tolerance in spring wheat. *J Agron Crop Sci* 182: 231–237.
- Rockenbach, M.F., Corrêa, C.C.G., Heringer, A.S., Freitas, I.L.J., Santa-Catarina, C., do Amaral-Júnior, A.T., Silveira, V. (2018) Differentially abundant proteins associated with heterosis in the primary roots of popcorn. *PLoS One* 13:

e0197114.

- Romano, G., Zia, S., Spreer, W., Sanchez, C., Cairns, J., Luis, J., Müller, J. (2011) Use of thermography for high throughput phenotyping of tropical maize adaptation in water stress. *Comput Electron Agric* 79: 67–74.
- Santos, R.F., Carlesso, R. (1998) Deficit hídrico e os processos morfológico e fisiológico das plantas. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 2: 287–294.
- Santos, J.F., Dirk, L.M.A., Downie, A.B., Sanches, M.F.G., Vieira, R.D. (2017) Reciprocal effect of parental lines on the physiological potential and seed composition of corn hybrid seeds. *Seed Sci Res* 27: 206–216.
- Santos, M.X., Andrade, C.L.T., Oliveira, A.C., Leite, C.E.P., Carvalho, H.W.L., Gama, E.E.G., Pacheco, C.A.P., Guimarães, P.E.O., Parentoni, S.N. (2003) Comportamento de Híbridos de Milho Seleccionados e não Seleccionados para Asi sob Estresse de Água no Florescimento e no Enchimento de Grãos. *Rev Bras Milho e Sorgo* 2: 71–81.
- Sawazaki, E. (2001) A cultura do milho-pipoca no Brasil. *O Agrônomo*, Campinas, 53: 11–13.
- Schwantes, I.A., do Amaral Júnior, A.T., Vivas, M., de Almeida Filho, J.E., Kamphorst, S.H., Guimarães, A.G., Khan, S. (2018) Inheritance of resistance to Fusarium ear rot in popcorn. *Crop Breed Appl Biotechnol.* 18: 81-88.
- Schwantes, I.A., Teixeira, A., Higino, F., Lima, D., Kamphorst, S.H. (2017) Diallel analysis of resistance to Fusarium ear rot in Brazilian popcorn genotypes. 2: 70-75;
- Sharopova, N., McMullen, M.D., Schultz, L., Schroeder, S., Sanchez-Villeda, H., Gardiner, J., Bergstrom, D., Houchins, K., Melia-Hancock, S., Musket, T., Duru, N., Polacco, M., Edwards, K., Ruff, T., Register, J.C., Brouwer, C., Thompson, R., Velasco, R., Chin, E., Lee, M., Woodman-Clikeman, W., Long, M.J., Liscum,

- E., Cone, K., Davis, G., Coe, Jr., E.H. (2002) Development and mapping of SSR markers for maize. *Plant Mol Biol* 48: 463–481.
- Silva, N. C. A. (2015) Conservação, diversidade e distribuição de variedades locais de milho e seus parentes silvestres no extremo oeste de Santa Catarina, Sul do Brasil. Tese de Doutorado - Universidade Federal de Santa Catarina. Florianópolis, SC. 217 p.
- Silva, N.C. de A., Vidal, R., Costa, F.M., Vaio, M., Ogliari, J.B. (2015) Presence of *Zea luxurians* (Durieu and Ascherson) Bird in Southern Brazil: Implications for the Conservation of Wild Relatives of Maize. *PLoS One* 10: e0139034.
- Silva, R.G., Miranda, G.V., Cruz, C.D., Galvão, J.C.C., Silva, D.G. (2008) Estimativas de Parâmetros Genéticos da Produção de Grãos das Populações de Milho UFVM 100 e UFVM 200, Sumetidas a Déficit Hídrico. *Rev Bras Milho e Sorgo* 7: 57–67.
- Simpson, R.J., Oberson, A., Culvenor, R.A., Ryan, M.H., Veneklaas, E.J., Lambers, H., Lynch, J.P., Ryan, P.R., Delhaize, E., Smith, F.A., Smith, S.E., Harvey, P.R., Richardson, A.E. (2011) Strategies and agronomic interventions to improve the phosphorus-use efficiency of farming systems. *Plant Soil* 349: 89–120.
- Sinha, S.K., Khanna, R. (1975) Physiological, Biochemical, and Genetic Basis of Heterosis. p. 123–174 123–174.
- Soares, M.O., Miranda, G.V., Guimarães, L.J.M., Marriel, I.E., Guimarães, C.T. (2011) Parâmetros genéticos de uma população de milho em níveis contrastantes de nitrogênio. *Rev Ciência Agronômica* 42: 168–174.
- Souza, L.V. de., Miranda, G.V., Galvão, J.C.C., Guimarães, L.J.M., Santos, I.C. dos. (2009) Combining ability of maize grain yield under different levels of environmental stress. *Pesqui Agropecuária Bras* 44: 1297–1303.
- Souza, L.V. de., Miranda, G.V., Galvão, J.C.C., Eckert, F.R., Mantovani, É.E., Lima,

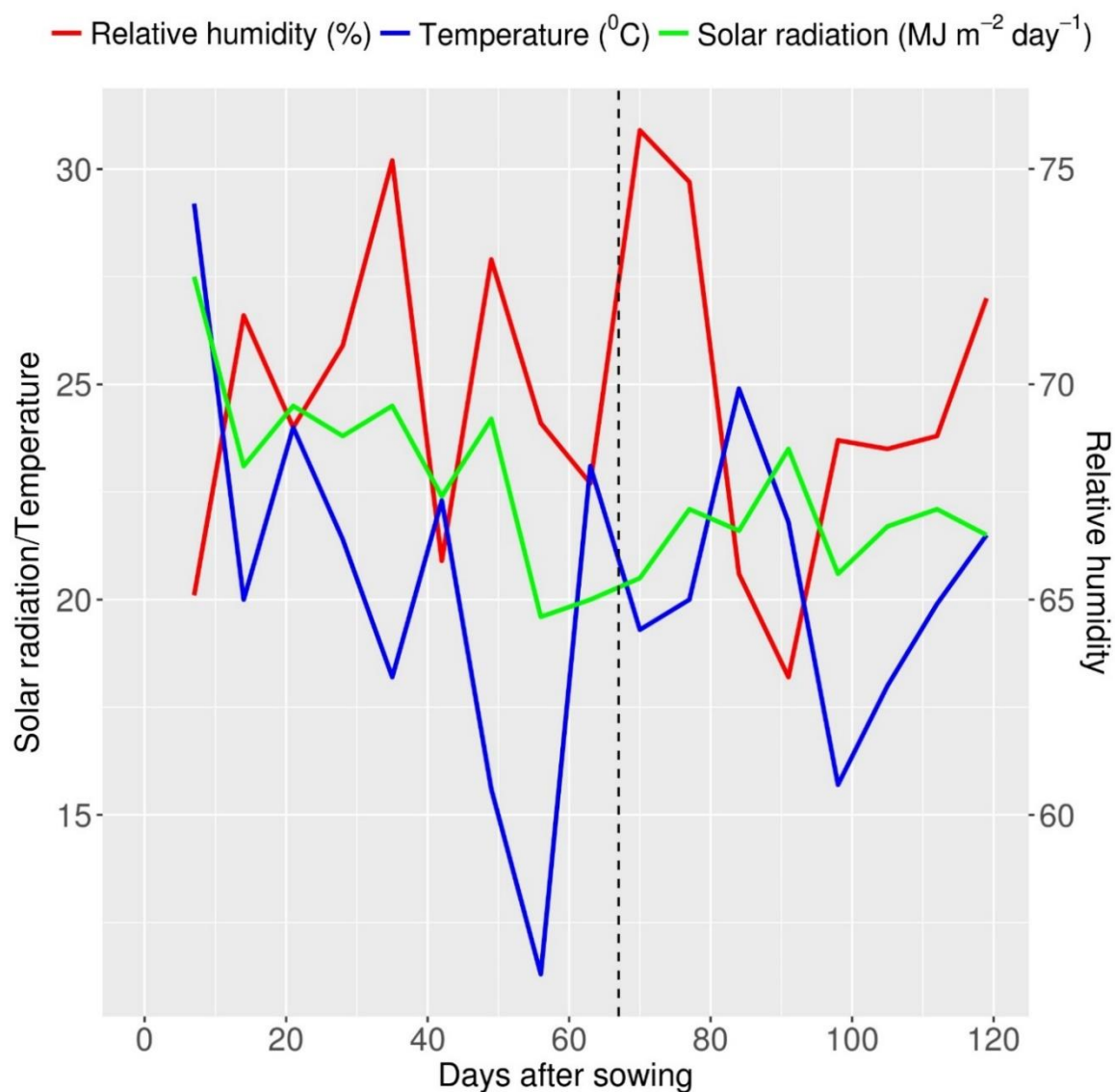
- R.O., Guimarães, L.J.M. (2008) Genetic control of grain yield and nitrogen use efficiency in tropical maize. *Pesqui Agropecuária Bras* 43: 1517–1523.
- Sultan, S.E. (1995) Phenotypic plasticity and plant adaptation\*. *Acta Bot Neerl* 44: 363–383.
- Suzuki, N., Rivero, R.M., Shulaev, V., Blumwald, E., Mittler, R. (2014) Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytol* 203: 32–43.
- Takahashi, C., Marshall, J.A., Bennett, M.D., Leitch, I.J. (1999) Genomic relationships between maize and its wild relatives. *Genome* 42: 1201–1207.
- Tambussi, E.A., Bort, J., Araus, J.L. (2007) Water use efficiency in C 3 cereals under Mediterranean conditions: a review of physiological aspects. *Ann Appl Biol* 150: 307–321.
- Teixeira, F.F., Gomide, R.L., Albuquerque, P.E.P. de., Andrade, C.L.T. de., Leite, C.E.P., Parentoni, S.N., Guimarães, P.E. de O., Guimarães, L.J.M., Silva, A.R., Bastos, E.A., Cardoso, M.J. (2010) Evaluation of maize core collection for drought tolerance. *Crop Breed Appl Biotechnol* 10: 312–320.
- Tollenaar, M., Ahmadzadeh, A., Lee, E.A. (2004) Physiological Basis of Heterosis for Grain Yield in Maize. *Crop Sci* 44: 2086.
- Tollenaar, M., Lee, E.A. (2006) Physiological dissection of grain yield in maize by examining genetic improvement and heterosis. *MAYDICA* 51: 399–408.
- Trachsel, S., Kaeppler, S.M., Brown, K.M., Lynch, J.P. (2011) Shovelomics: high throughput phenotyping of maize (*Zea mays* L.) root architecture in the field. *Plant Soil* 341: 75–87.
- Trewavas, A. (2005) Green plants as intelligent organisms. *Trends Plant Sci* 10: 413–419.

- Vaughan, M.M., Christensen, S., Schmelz, E.A., Huffaker, A., Mcauslane, H.J., Alborn, H.T., Romero, M., Allen, L.H., Teal, P.E.A. (2015) Accumulation of terpenoid phytoalexins in maize roots is associated with drought tolerance. *Plant Cell Environ* 38: 2195–2207.
- Wang, W., Vinocur, B., Altman, A. (2003) Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta* 218: 1–14.
- Warnes, G.R., Bolker, B., Bonebakker, L., Gentleman, R., Huber, W., Liaw, A., Schwartz, M. (2016) gplots: Various R Programming Tools for Plotting Data.
- Wattoo, F.M., Saleem, M., Sajjad, M. (2014) Identification of Potential F1 Hybrids in Maize Responsive to Water Deficient Condition. *Am J Plant Sci* 05: 1945–1955.
- Wright, S. (1921) Correlation and causation. *J. Agric. Res.* 20: 557–585.
- Yao, W.H., Zhang, Y.D., Kang, M.S., Chen, H.M., Liu, L., Yu, L.J., Fan, X.M. (2013) Diallel Analysis Models: A Comparison of Certain Genetic Statistics. *Crop Sci* 53: 1481.
- Zaidi, P.H., Srinivasan, G., Cordova, H., Sanchez, C. (2004) Gains from improvement for mid-season drought tolerance in tropical maize (*Zea mays* L.). *F Crop Res* 89: 135–152.
- Zandalinas, S.I., Mittler, R., Balfagón, D., Arbona, V., Gómez-Cadenas, A. (2018) Plant adaptations to the combination of drought and high temperatures. *Physiol Plant* 162: 2–12.
- Zhan, A., Schneider, H., Lynch, J.P. (2015) Reduced Lateral Root Branching Density Improves Drought Tolerance in Maize. *Plant Physiol* 168: 1603–1615.
- Zhang, Y., Kang, M.S., Magari, R. (1997) Genetics of resistance to kernel infection by *Aspergillus flavus* in maize \*. *Plant Breed* 116: 146–152.

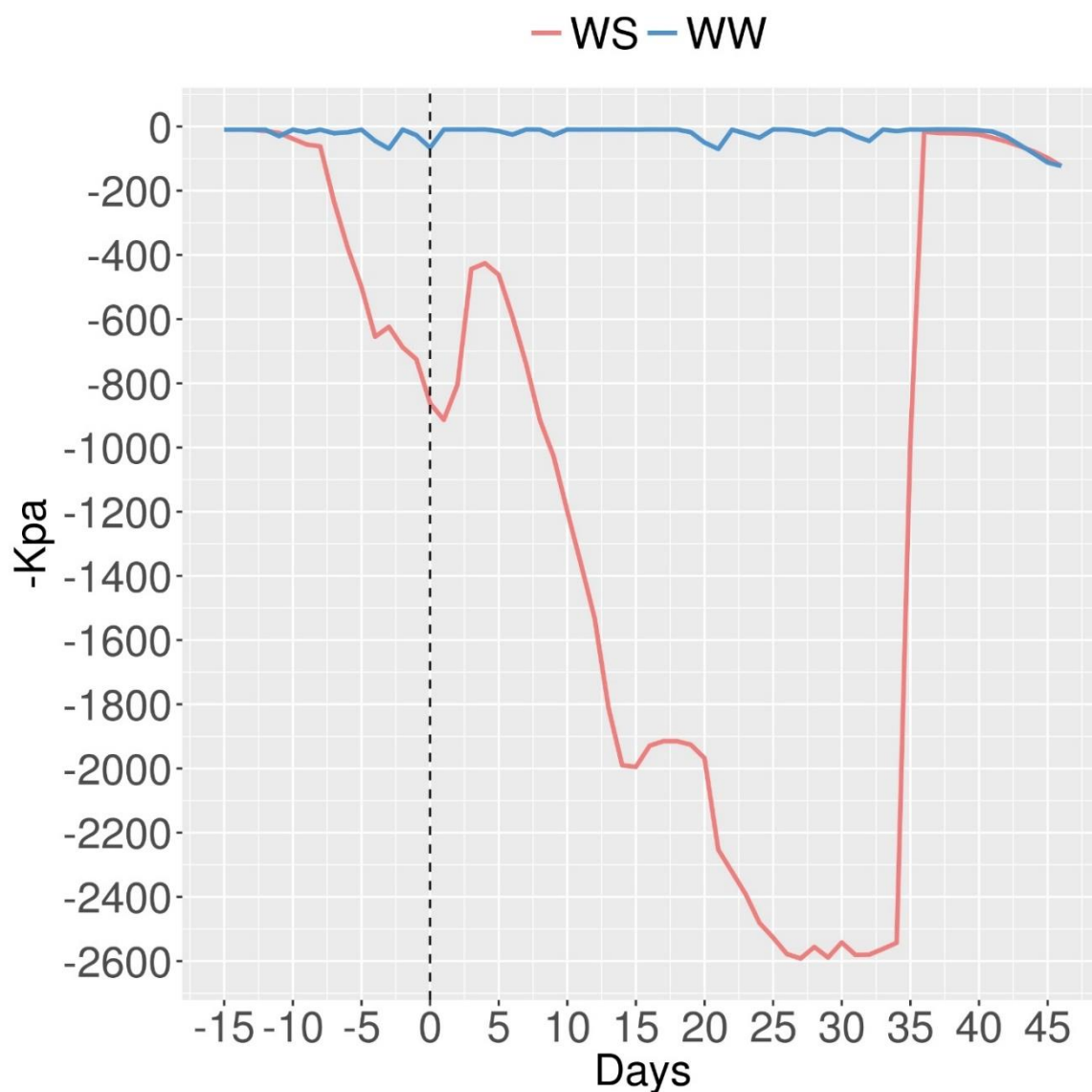


- Zhang, Y.D., Fan, X., Yao, W., Piepho, H.-P., Kang, M.S. (2016) Diallel Analysis of Four Maize Traits and a Modified Heterosis Hypothesis. *Crop Sci* 56: 1115.
- Zia, S., Romano, G., Spreer, W., Sanchez, C., Cairns, J., Araus, J.L., Müller, J. (2013) Infrared Thermal Imaging as a Rapid Tool for Identifying Water-Stress Tolerant Maize Genotypes of Different Phenology. *J Agron Crop Sci* 199: 75–84.
- Ziegler K.E. (2001) Popcorn. In: Hallauer AR (ed) Specialty Corns. CRC Press, Boca Raton, Florida, p 205–240.
- Zinselmeier, S.A., Lauer, M.J., Boyer, J.S. (1995) Reversing Drought-Induced Losses in Grain Yield: Sucrose Maintains Embryo Growth in Maize. *Crop Sci* 35: 1390.

## APÊNDICES



**Apêndice 1** – Valores médios semanais, em dias após a semeadura, da temperatura (°C), umidade relativa (%) e radiação solar (MJ m<sup>-2</sup>.dia<sup>-1</sup>) ao longo do período de cultivo das linhagens de milho-pipoca (abril a agosto de 2016). O florescimento masculino ocorreu 67 dias após a semeadura (24 de junho).



**Apêndice 2** – Potencial hídrico do solo (-KPa) do ambiente WW e WS durante a suspensão da irrigação. O florescimento masculino ocorreu 67 dias após a semeadura (24 de junho) e, está representado no dia zero.

**Apêndice 3** – Sequência de 15 pares de iniciadores SSR-ESTs, localização do cromossomo (Cr), posição no mapa genético em centimorgan (cM), temperatura de anelamento (T °C), número de alelos (Na).

<i>Locus</i>	Sequência (5'→3')	Cr	cM	T °C	Na
<i>umc1073</i>	CACCAACGCCAATTAGCATCC GTGGGCGTGTTCTCCTACTACTCA	1	206.7	64.0	2
<i>umc2112</i>	AGCTCTACCAAACACGAGCTTCAT CAAATGCAGAAAGATAACGCGAAT	1	360.4	63.0	3
<i>umc1515</i>	AGAGAGGCTGCTTCAATAAGTTGC TTAGTAGTTTTCGGTGTCCGTTTTCC	1	393.0	62.0	3
<i>glb1</i>	GCACACACACAGGACGACAGT TGTTGCTCGGTCACCATAACC	1	748.7	62.0	3
<i>umc1118</i>	ATCAGATTCCGAAGGGTCCATAAT GTAGTGAAATGAATCGTGAGAGCG	1	902.2	62.0	2
<i>phi96100</i>	AGGAGGACCCCAACTCCTG TTGCACGAGCCATCGTAT	2	24.0	59.0	5
<i>ole1</i>	AGTAAAAGAGGCAAGGACTACGGC GCGGCGATATATACGAGGTTGT	2	202.7	62.0	3
<i>umc1252</i>	CTTCTGCATCATCATCATCGTCTT GCGTCGGAGAAGTACATCAAGTTT	2	516.7	63.0	3
<i>bip2</i>	AGCAAGCAGTTCGAAACAAGGAT GACACCAGCACC ACTTGAACG	4	669.1	64.0	3
<i>umc2319</i>	GCTCTCACTAGCCTCGCATTCC GATCCACGCGAGGTTCACTG	6	244.9	64.0	3
<i>y1</i>	CAAGAAGAGGAGAGGCCGGA TTGAGCAGGGTGGAGCACTG	6	99.4	65.0	3
<i>umc1241</i>	TGAAGCAAGTCACTGGTAAGAGCA TGACACACCCATACTTCCAACAAG	7	13.8	63.0	2
<i>umc1139</i>	TTTGTAATATGGCGCTCGAAA ACT GAAGACGCCTCCAAGATGGATAC	8	26.8	63.0	2
<i>umc1130</i>	TTGGGACTCATTACTTCCGGACT GCTAGGGGAAAGCTCGTACTATGG	8	293.2	63.0	2
<i>umc1982</i>	AATCGTACTTGGAGGAGGCGTT TTCATCTTCCTAGTCTCGTCTCCG	9	581.6	63.0	3

**Apêndice 4** – Análise de trilha do desdobramento das correlações genóticas em componentes de efeitos diretos e indiretos obtido entre os caracteres agrônômicos de primeira cadeia e caracteres morfoagronômicos, fisiológicos e radiculares de segunda cadeia avaliados em linhagens de milho-pipoca sob condições de WS e WW.

Variáveis/Efeito	MCG		CME		DME		NGF		PRO		
	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	
ASI											
Direto	0,19	-0,37	-1,11	-0,81	0,16	-0,23	-0,35	-0,65	-0,84	-0,23	
Indireto via CP	-0,00	0,01	0,00	0,14	0,00	0,13	0,00	0,18	0,01	-0,03	
Indireto via NRP	-0,24	-0,17	0,27	0,09	0,10	-0,10	0,36	0,19	0,53	-0,37	
Indireto via AP	0,07	-0,07	0,17	0,09	-0,01	-0,17	0,07	0,05	0,00	-0,09	
Indireto via MS	0,00	-0,05	0,06	-0,04	-0,02	0,01	-0,00	-0,07	0,04	-0,06	
Indireto via SPAD	0,02	0,19	0,23	0,07	0,07	0,24	0,20	0,25	0,08	0,24	
Indireto via CTD	-0,00	0,33	0,00	-0,20	0,00	0,46	0,01	-0,04	0,02	0,02	
Indireto via AG	-0,08	-0,09	0,09	0,29	-0,03	-0,02	-0,18	0,20	0,54	0,25	
Indireto via VRC	-0,03	-0,00	0,17	0,00	-0,10	-0,00	0,09	-0,00	0,26	-0,00	
Indireto via VRS	0,08	0,04	-0,27	0,05	0,00	-0,04	-0,20	-0,01	-0,39	-0,11	
Total dos efeitos	0,01	-0,18	-0,38	-0,29	0,17	0,30	0,00	0,10	0,26	-0,39	
CP											
Direto	-0,83	0,07	0,44	0,87	0,35	0,86	0,55	1,17	1,24	-0,20	
Indireto via ASI	0,00	-0,05	-0,00	-0,13	0,00	-0,03	-0,00	-0,10	-0,00	-0,03	
Indireto via NRP	0,17	0,16	-0,19	-0,09	-0,07	0,10	-0,26	-0,19	-0,37	0,36	
Indireto via AP	0,39	-0,23	0,89	0,29	-0,09	-0,53	0,37	0,16	0,01	-0,29	
Indireto via MS	-0,04	0,02	-0,47	0,02	0,20	-0,00	0,00	0,03	-0,30	0,03	
Indireto via SPAD	-0,00	-0,13	-0,02	-0,05	-0,00	-0,17	-0,01	-0,17	-0,00	-0,17	
Indireto via CTD	-0,01	0,19	0,03	-0,11	0,02	0,26	0,09	-0,02	0,15	0,01	
Indireto via AG	0,01	0,02	-0,01	-0,07	0,00	0,00	0,02	-0,05	-0,07	-0,06	
Indireto via VRC	-0,05	-0,26	0,25	0,02	-0,15	-0,27	0,14	-0,02	0,39	-0,16	
Indireto via VRS	0,09	-0,06	-0,31	-0,08	0,00	0,05	-0,22	0,02	-0,44	0,15	
Total dos efeitos	-0,02	-0,27	0,60 <sup>#</sup>	0,65 <sup>#</sup>	0,26	0,27	0,67 <sup>#</sup>	0,79 <sup>#</sup>	0,60 <sup>#</sup>	-0,37	

**Apêndice 4 – Cont.**

Variáveis/Efeito		MCG		CME		DME		NGF		PRO	
		WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW
NRP	Direto	0,51	0,48	-0,57	-0,27	-0,21	0,29	-0,77	-0,55	-1,12	1,04
	Indireto via ASI	-0,09	0,13	0,53	0,29	-0,07	0,08	0,16	0,23	0,40	0,08
	Indireto via CP	-0,28	0,02	0,14	0,30	0,12	0,30	0,18	0,39	0,42	-0,07
	Indireto via AP	0,33	-0,25	0,76	0,32	-0,08	-0,58	0,31	0,17	0,01	-0,32
	Indireto via MS	-0,06	0,06	-0,64	0,05	0,28	-0,01	0,00	0,08	-0,41	0,08
	Indireto via SPAD	0,00	-0,10	0,03	-0,04	0,01	-0,13	0,03	-0,13	0,01	-0,13
	Indireto via CTD	-0,00	0,21	0,01	-0,12	0,00	0,29	0,02	-0,02	0,04	0,01
	Indireto via AG	0,03	0,02	-0,03	-0,07	0,01	0,00	0,06	-0,05	-0,19	-0,06
	Indireto via VRC	-0,01	-0,25	0,05	0,02	-0,03	-0,26	0,03	-0,01	0,08	-0,15
	Indireto via VRS	-0,03	-0,01	0,11	-0,01	-0,00	0,00	0,08	0,00	0,16	0,02
	Total dos efeitos	0,39	0,31	0,41	0,45*	0,01	-0,00	0,14	0,10	-0,58#	0,50*
AP	Direto	0,74	-0,55	1,67	0,69	-0,18	-1,25	0,69	0,37	0,03	-0,68
	Indireto via ASI	0,02	-0,05	-0,11	-0,11	0,01	-0,03	-0,03	-0,09	-0,08	-0,03
	Indireto via CP	-0,44	0,03	0,23	0,37	0,19	0,36	0,29	0,48	0,66	-0,08
	Indireto via NRP	0,23	0,22	-0,26	-0,12	-0,09	0,13	-0,35	-0,25	-0,50	0,48
	Indireto via MS	-0,15	-0,21	-1,47	-0,19	0,64	0,05	0,00	-0,31	-0,94	-0,29
	Indireto via SPAD	0,03	0,29	0,31	0,11	0,10	0,36	0,27	0,37	0,10	0,36
	Indireto via CTD	0,01	0,47	-0,04	-0,29	-0,03	0,66	-0,11	-0,06	-0,20	0,03
	Indireto via AG	-0,10	-0,04	0,11	0,15	-0,03	-0,01	-0,24	0,10	0,69	0,12
	Indireto via VRC	-0,03	-0,13	0,19	0,01	-0,12	-0,14	0,10	-0,01	0,29	-0,08
	Indireto via VRS	0,05	-0,03	-0,20	-0,04	0,00	0,03	-0,14	0,01	-0,29	0,08
	Total dos efeitos	0,35	-0,01	0,42	0,57#	0,48*	0,17	0,48*	0,61#	-0,23	-0,08

**Apêndice 4 – Cont.**

Variáveis/Efeito	MCG		CME		DME		NGF		PRO		
	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	
MS	Direto	-0,18	-0,54	-1,78	-0,49	0,78	0,13	0,00	-0,78	-1,15	-0,74
	Indireto via ASI	-0,00	-0,03	0,03	-0,07	-0,00	-0,02	0,01	-0,06	0,02	-0,02
	Indireto via CP	-0,22	-0,00	0,11	-0,04	0,09	-0,03	0,14	-0,05	0,32	0,00
	Indireto via NRP	0,18	-0,05	-0,20	0,03	-0,07	-0,03	-0,27	0,06	-0,40	-0,11
	Indireto via AP	0,61	-0,21	1,38	0,27	-0,14	-0,49	0,57	0,15	0,02	-0,27
	Indireto via SPAD	0,05	0,69	0,50	0,27	0,16	0,88	0,43	0,88	0,17	0,88
	Indireto via CTD	0,04	-0,05	-0,11	0,03	-0,08	-0,07	-0,27	0,00	-0,47	-0,00
	Indireto via AG	-0,12	-0,06	0,13	0,21	-0,04	-0,01	-0,27	0,14	0,79	0,18
	Indireto via VRC	-0,03	0,09	0,16	-0,00	-0,10	0,10	0,08	0,00	0,24	0,06
	Indireto via VRS	0,00	-0,03	-0,01	-0,04	0,00	0,03	-0,01	0,01	-0,02	0,08
	Total dos efeitos	0,32	-0,22	0,21	0,16	0,58 <sup>#</sup>	0,45 <sup>*</sup>	0,42	0,37	-0,44 <sup>*</sup>	0,06
SPAD	Direto	0,08	0,74	0,81	0,29	0,27	0,94	0,70	0,94	0,28	0,94
	Indireto via ASI	0,05	-0,09	-0,31	-0,21	0,04	-0,06	-0,10	-0,17	-0,24	-0,06
	Indireto via CP	0,02	-0,01	-0,01	-0,16	-0,00	-0,16	-0,01	-0,21	-0,03	0,03
	Indireto via NRP	0,02	-0,06	-0,02	0,03	-0,01	-0,04	-0,03	0,07	-0,05	-0,14
	Indireto via AP	0,28	-0,21	0,63	0,27	-0,06	-0,49	0,26	0,14	0,01	-0,26
	Indireto via MS	-0,11	-0,51	-1,10	-0,46	0,48	0,12	0,00	-0,73	-0,70	-0,69
	Indireto via CTD	0,02	0,16	-0,05	-0,10	-0,04	0,22	-0,13	-0,02	-0,23	0,01
	Indireto via AG	-0,11	-0,08	0,12	0,28	-0,04	-0,02	-0,25	0,19	0,73	0,23
	Indireto via VRC	-0,03	-0,09	0,19	0,00	-0,11	-0,10	0,10	-0,00	0,28	-0,05
	Indireto via VRS	0,04	0,07	-0,15	0,09	0,00	-0,06	-0,11	-0,03	-0,21	-0,18
	Total dos efeitos	0,27	-0,11	0,10	0,04	0,51 <sup>*</sup>	0,34	0,44 <sup>*</sup>	0,18	-0,16	-0,18



**Apêndice 4 – Cont.**

Variáveis/Efeito	MCG		CME		DME		NGF		PRO		
	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	
CTD	Direto	0,05	0,70	-0,15	-0,43	-0,12	0,98	-0,39	-0,09	-0,67	0,05
	Indireto via ASI	-0,00	-0,17	0,03	-0,38	-0,00	-0,11	0,01	-0,30	0,02	-0,13
	Indireto via CP	0,19	0,02	-0,10	0,23	-0,08	0,23	-0,12	0,31	-0,29	-0,05
	Indireto via NRP	-0,03	0,14	0,03	-0,08	0,01	0,08	0,05	-0,01	0,07	0,31
	Indireto via AP	0,22	-,37	0,49	0,47	-0,05	-0,85	0,20	0,25	0,00	-0,46
	Indireto via MS	-0,13	0,04	-1,24	0,03	0,54	-0,00	0,00	0,05	-0,80	0,05
	Indireto via SPAD	0,03	0,17	0,28	0,06	0,09	0,21	0,24	0,21	0,10	0,21
	Indireto via AG	-0,11	-0,07	0,11	0,25	-0,03	-0,02	-0,24	0,17	0,71	0,21
	Indireto via VRC	-0,02	-0,07	0,12	0,00	-0,07	-0,07	0,07	-0,00	0,19	-0,04
	Indireto via VRS	-0,12	-0,01	0,42	-0,01	-0,00	0,01	0,30	0,00	0,59	0,03
	Total dos efeitos	0,07	0,36	0,01	0,15	0,26	0,46*	0,12	0,44*	-0,05	0,21
AG	Direto	0,20	0,14	-0,21	-0,47	0,07	0,04	0,44	-0,32	-1,28	-0,40
	Indireto via ASI	-0,08	0,23	0,47	0,51	-0,06	0,15	0,15	0,41	0,35	0,14
	Indireto via CP	-0,04	0,01	0,02	0,14	0,02	0,14	0,03	0,19	0,07	-0,03
	Indireto via NRP	0,07	0,08	-0,08	-0,04	-0,03	0,04	-0,11	-0,09	-0,16	0,17
	Indireto via AP	-0,40	0,17	-0,90	-0,22	0,09	0,40	-0,37	-0,12	-0,01	0,21
	Indireto via MS	0,11	0,25	1,10	0,22	-0,48	-0,05	-0,00	0,35	0,71	0,33
	Indireto via SPAD	-0,05	-0,44	-0,46	-0,17	-0,15	-0,55	-0,40	-0,56	-0,16	-0,55
	Indireto via CTD	-0,03	-0,38	0,08	0,23	0,06	-0,53	0,21	0,05	0,37	-0,02
	Indireto via VRC	0,02	0,12	-0,11	-0,01	0,06	0,13	-0,06	0,01	-0,16	0,08
	Indireto via VRS	-0,07	-0,04	0,26	-0,05	-0,00	0,03	0,19	0,01	0,37	0,10
	Total dos efeitos	-0,27	0,16	0,17	0,14	-0,42	-0,19	0,07	-0,05	0,08	0,03

**Apêndice 4 – Cont.**

Variáveis/Efeito	MCG		CME		DME		NGF		PRO		
	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	
VRC	Direto	0,21	0,73	-1,04	-0,06	0,64	0,77	-0,56	0,05	-1,58	0,45
	Indireto via ASI	-0,03	0,00	0,18	0,00	-0,02	0,00	0,05	0,00	0,14	0,00
	Indireto via CP	0,20	-0,02	-0,10	-0,31	-0,08	-0,30	-0,13	-0,40	-0,30	0,07
	Indireto via NRP	-0,02	-0,16	0,03	0,09	0,01	-0,10	0,04	0,19	0,06	-0,36
	Indireto via AP	-0,13	0,10	-0,31	-0,12	0,03	0,23	-0,13	-0,07	-0,00	0,12
	Indireto via MS	0,02	-,07	0,27	-0,06	-0,12	0,01	-0,00	-0,10	0,17	-0,09
	Indireto via SPAD	-0,01	-0,09	-0,14	-0,03	-0,05	-0,12	-0,12	-0,12	-0,05	-0,12
	Indireto via CTD	-0,00	-0,06	0,01	0,04	0,01	-0,09	0,04	0,00	0,08	-0,00
	Indireto via AG	0,02	0,02	-0,02	-0,08	0,00	0,00	0,04	-0,05	-0,13	-0,07
	Indireto via VRS	-0,19	-0,08	0,67	-0,10	-0,00	0,07	0,48	0,03	0,95	0,19
	Total dos efeitos	0,05	0,35	-0,45*	-0,65#	0,41	0,47*	-0,28	-0,46*	-0,67#	0,20
VRS	Direto	-0,30	-0,19	1,07	-0,24	-0,00	0,16	0,77	0,07	1,52	0,46
	Indireto via ASI	-0,05	0,08	0,28	0,19	-0,04	0,05	0,09	0,15	0,21	0,05
	Indireto via CP	0,24	0,02	-0,12	0,29	-0,10	0,29	-0,16	0,38	-0,36	-0,06
	Indireto via NRP	0,05	0,02	-0,06	-0,01	-0,02	0,01	-0,08	-0,03	-0,12	0,05
	Indireto via AP	-0,14	-0,09	-0,31	0,12	0,03	-0,22	-0,13	0,06	-0,00	-0,12
	Indireto via MS	0,00	-0,10	0,02	-0,09	-0,01	0,02	-0,00	-0,14	0,01	-0,13
	Indireto via SPAD	-0,01	-0,29	-0,11	-0,11	-0,03	-0,37	-0,10	-0,37	-0,04	-0,37
	Indireto via CTD	0,02	0,05	-0,06	-0,03	-0,04	0,07	-0,15	-0,00	-0,26	0,00
	Indireto via AG	0,04	0,03	-0,05	-0,10	0,01	0,00	0,11	-0,07	-0,31	-0,09
	Indireto via VRC	0,13	0,31	-0,65	-0,02	0,40	0,33	-0,35	0,02	-0,99	0,19
	Total dos efeitos	-0,00	-0,14	-0,00	-0,02	0,17	0,38	-0,01	0,07	-0,35	-0,01
R <sup>2</sup>	0,63 <sup>ns</sup>	0,81*	1,29#	0,92#	2,09#	0,60 <sup>ns</sup>	1,03#	0,85#	0,83#	1,21#	
Efeito residual	0,60	0,43	0,00	0,26	0,00	0,62	0,00	0,38	0,40	0,00	

#, \* indica significância a 1 % e 5 % de probabilidade pelo Teste t, respectivamente. R<sup>2</sup>: #, \* e <sup>ns</sup> indica significância em 1 e 5 % de probabilidade e não significativo pelo Teste F, respectivamente. WW: bem irrigado; WS: estresse hídrico. MCG: massa de cem grãos, CME: comprimento de espiga, DME: diâmetro de espiga, NGF: número de grãos por fileira, PRO: prolificidade, ASI: intervalo entre a antese masculina e feminina, CP: comprimento de pendão, NRP: número de ramificação de pendão, AP: altura de plantas, MS: matéria seca, SPAD: índice de verde, CTD: depressão da temperatura do dossel, AR: ângulo de raízes, VRC: volume de raízes de suporte e VRS: volume de raízes de suporte.

**Apêndice 5** – Análise de trilha do desdobramento das correlações genóticas em componentes de efeitos diretos e indiretos obtido entre o caractere principal e caracteres agrônômicos de primeira cadeia e caracteres morfoagronômicos, fisiológicos e radiculares de segunda cadeia avaliados em linhagens de milho-pipoca sob condições de WS e WW.

Variáveis/Efeito	MCG		CME		DME		NGF		PRO		Efeito Residual		Total	
	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW
Direto VP	0,11	-0,33	1,30	-0,02	-0,17	0,00	-0,95	-0,69	0,28	0,17	-1,58	0,05	-1,00	-0,83
Indireto via CP	0,04	-0,07	-0,20	0,00	0,02	0,00	0,19	0,06	0,00	0,07	0,14	-0,09	0,19	-0,03
Indireto via NRP	0,00	-0,04	-0,07	0,00	0,03	0,00	0,00	-0,08	-0,01	0,05	0,08	0,05	0,03	-0,03
Indireto via AP	0,01	0,17	-0,27	0,00	-0,08	0,00	0,54	0,27	-0,03	-0,18	0,11	0,05	0,28	0,31
Indireto via MS	0,00	0,29	-0,01	0,00	0,00	0,00	0,03	-0,05	-0,01	-0,02	0,04	0,29	0,05	0,50
ASI Indireto via SPAD	-0,05	-0,08	-0,11	0,01	0,03	0,00	-0,50	0,22	-0,18	-0,18	1,00	-0,20	0,20	-0,24
Indireto via CTD	-0,02	0,04	-0,20	0,00	0,11	0,00	0,25	-0,02	-0,09	0,08	0,22	-0,13	0,27	-0,03
Indireto via AG	0,05	0,00	0,32	0,00	0,00	0,00	-0,53	0,00	0,13	0,00	-0,55	0,00	-0,58	0,00
Indireto via VRC	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,20	0,00	0,02	0,00	-0,09	0,00	0,14
Indireto via VRS	-0,14	-0,15	-0,32	0,00	-0,11	0,00	0,97	0,21	-0,17	0,26	0,43	0,00	0,66	0,33
Total dos efeitos	0,01	-0,16	0,44*	-0,01	-0,18	0,00	0,01	0,11	-0,08	0,28	-0,10	-0,09	0,10	0,12
Direto VP	-0,49	0,06	-0,52	0,02	-0,37	0,00	1,47	1,22	-0,41	0,14	0,49	-0,59	0,18	0,86
Indireto via ASI	0,23	-0,21	-1,04	0,01	0,10	0,00	0,99	0,17	-0,01	0,21	0,72	-0,27	0,99	-0,09
Indireto via NRP	-0,03	0,02	0,55	0,00	-0,21	0,00	0,01	0,04	0,10	-0,02	-0,64	-0,02	-0,22	0,01
Indireto via AP	0,00	-0,12	0,03	0,00	0,01	0,00	-0,05	-0,19	0,00	0,12	-0,01	-0,03	-0,03	-0,22
Indireto via MS	-0,01	0,17	-0,04	0,00	-0,03	0,00	0,24	-0,03	-0,05	-0,01	0,30	0,17	0,41	0,29
CP Indireto via SPAD	0,01	0,02	0,01	0,00	0,00	0,00	0,07	-0,06	0,02	0,05	-0,14	0,05	-0,03	0,06
Indireto via CTD	-0,03	-0,06	-0,30	0,00	0,16	0,00	0,37	0,03	-0,13	-0,11	0,32	0,19	0,40	0,05
Indireto via AG	0,05	-0,23	0,37	0,00	0,00	0,00	-0,60	-0,02	0,14	0,11	-0,62	0,18	-0,66	0,04
Indireto via VRC	0,10	0,15	0,23	0,00	0,08	0,00	-0,69	-0,20	0,12	-0,25	-0,30	0,00	-0,47	-0,32
Indireto via VRS	0,00	-0,05	0,01	0,00	0,00	0,00	-0,01	-0,11	0,00	0,03	-0,01	0,01	-0,01	-0,13
Total dos efeitos	-0,16	-0,24	-0,71#	0,01	-0,28	0,00	1,80#	0,85#	-0,20	0,26	0,12	-0,33	0,57#	0,56#

**Apêndice 5 – cont.**

Variáveis/Efeito	MCG		CME		DME		NGF		PRO		Efeito Residual		Total		
	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	
NRP	Direto VP	0,30	0,43	0,67	-0,01	0,22	0,00	-2,05	-0,59	0,37	-0,74	-0,90	0,00	-1,39	-0,91
	Indireto via ASI	0,20	-0,23	-0,89	0,01	0,08	0,00	0,84	0,19	0,00	0,23	0,61	-0,30	0,84	-0,10
	Indireto via CP	-0,04	0,05	0,75	0,00	-0,29	0,00	0,01	0,09	0,14	-0,06	-0,87	-0,05	-0,30	0,04
	Indireto via AP	0,00	-0,09	-0,05	0,00	-0,01	0,00	0,09	-0,14	0,00	0,09	0,02	-0,03	0,05	-0,17
	Indireto via MS	0,00	0,18	-0,01	0,00	-0,01	0,00	0,07	-0,03	-0,01	-0,01	0,08	0,18	0,11	0,32
	Indireto via SPAD	0,02	0,02	0,04	0,00	-0,01	0,00	0,18	-0,06	0,06	0,05	-0,36	0,05	-0,07	0,06
	Indireto via CTD	-0,01	-0,01	-0,07	0,00	0,04	0,00	0,08	0,00	-0,03	-0,02	0,07	0,03	0,09	0,01
	Indireto via AG	-0,02	-0,22	-0,13	0,00	0,00	0,00	0,22	-0,02	-0,05	0,11	0,23	0,17	0,24	0,04
	Indireto via VRC	-0,16	0,02	-0,17	0,01	-0,12	0,00	0,49	0,42	-0,14	0,05	0,17	-0,20	0,06	0,30
	Indireto via VRS	-0,05	0,12	-0,62	0,01	0,08	0,00	0,45	0,25	-0,13	-0,06	0,75	-0,02	0,48	0,30
	Total dos efeitos	0,23	0,27	-0,48*	0,01	-0,02	0,00	0,39	0,11	0,19	-0,35	-0,19	-0,17	0,11	-0,12
AP	Direto VP	0,43	-0,48	-1,95	0,02	0,19	0,01	1,85	0,40	-0,01	0,48	1,35	-0,65	1,86	-0,22
	Indireto via ASI	-0,09	-0,19	1,72	0,00	-0,67	0,00	0,02	-0,33	0,31	0,21	-1,99	0,19	-0,69	-0,13
	Indireto via CP	0,02	0,26	-0,36	0,00	-0,11	0,00	0,72	0,40	-0,04	-0,26	0,15	0,07	0,38	0,46
	Indireto via NRP	0,01	0,42	0,05	-0,01	0,04	0,00	-0,31	-0,07	0,07	-0,02	-0,38	0,41	-0,52	0,72
	Indireto via MS	-0,06	-0,04	-0,13	0,00	0,04	0,00	-0,64	0,11	-0,23	-0,09	1,27	-0,10	0,25	-0,12
	Indireto via SPAD	-0,02	-0,03	-0,23	0,00	0,12	0,00	0,28	0,01	-0,10	-0,06	0,25	0,10	0,30	0,03
	Indireto via CTD	0,03	-0,12	0,24	0,00	0,00	0,00	-0,39	-0,01	0,09	0,06	-0,40	0,09	-0,43	0,02
	Indireto via AG	-0,26	0,03	-0,27	0,01	-0,20	0,00	0,78	0,52	-0,22	0,06	0,26	-0,25	0,10	0,37
	Indireto via VRC	0,14	0,20	0,31	0,00	0,10	0,00	-0,93	-0,28	0,17	-0,34	-0,41	0,00	-0,63	-0,43
	Indireto via VRS	0,01	-0,05	0,14	0,00	-0,02	0,00	-0,10	-0,10	0,03	0,02	-0,16	0,01	-0,10	-0,11
	Total dos efeitos	0,21	-0,01	-0,50*	0,01	-0,50*	0,00	1,29#	0,66#	0,08	0,06	-0,06	-0,13	0,51*	0,59#

**Apêndice 5 – cont.**

Variáveis/Efeito	MCG		CME		DME		NGF		PRO		Efeito Residual		Total		
	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	
MS	Direto VP	-0,11	-0,48	2,09	-0,01	-0,81	0,00	0,03	-0,83	0,38	0,52	-2,41	0,48	-0,84	-0,32
	Indireto via ASI	0,36	-0,19	-1,61	0,01	0,15	0,00	1,53	0,16	-0,01	0,19	1,12	-0,26	1,53	-0,09
	Indireto via CP	0,03	0,61	-0,59	0,01	-0,17	0,00	1,16	0,94	-0,06	-0,62	0,24	0,17	0,61	1,10
	Indireto via NRP	0,02	-0,05	0,13	0,00	0,09	0,00	-0,73	0,01	0,15	0,00	-0,90	-0,05	-1,23	-0,08
	Indireto via AP	-0,07	-0,06	-0,15	0,00	0,05	0,00	-0,73	0,16	-0,26	-0,13	1,47	-0,15	0,29	-0,17
	Indireto via SPAD	-0,02	-0,03	-0,19	0,00	0,10	0,00	0,24	0,02	-0,08	-0,06	0,20	0,10	0,25	0,03
	Indireto via CTD	0,00	0,08	0,02	0,00	0,00	0,00	-0,03	0,01	0,01	-0,04	-0,03	-0,07	-0,04	-0,02
	Indireto via AG	-0,13	0,00	-0,14	0,00	-0,10	0,00	0,39	-0,06	-0,11	-0,01	0,13	0,03	0,05	-0,04
	Indireto via VRC	0,11	-0,05	0,24	0,00	0,08	0,00	-0,74	0,07	0,13	0,08	-0,32	0,00	-0,50	0,10
	Indireto via VRS	0,00	-0,03	-0,05	0,00	0,01	0,00	0,03	-0,06	-0,01	0,02	0,06	0,00	0,03	-0,08
Total dos efeitos	0,19	-0,19	-0,25	0,00	-0,60 <sup>#</sup>	0,00	1,14 <sup>#</sup>	0,41	0,14	-0,04	-0,45	0,27	0,17	0,44 <sup>*</sup>	
SPAD	Direto VP	0,05	0,65	-0,95	0,01	-0,28	0,00	1,88	1,01	-0,09	-0,66	0,40	0,18	1,00	1,18
	Indireto via ASI	0,16	-0,19	-0,75	0,01	0,07	0,00	0,71	0,16	0,00	0,19	0,52	-0,25	0,71	-0,09
	Indireto via CP	-0,07	-0,45	1,28	-0,01	-0,50	0,00	0,02	-0,78	0,23	0,49	-1,49	0,45	-0,52	-0,30
	Indireto via NRP	0,01	0,14	0,06	0,00	0,04	0,00	-0,37	-0,02	0,08	-0,01	-0,45	0,14	-0,62	0,25
	Indireto via AP	-0,07	-0,07	-0,14	0,01	0,04	0,00	-0,68	0,20	-0,24	-0,17	1,36	-0,19	0,27	-0,22
	Indireto via MS	-0,02	0,07	-0,22	0,00	0,12	0,00	0,27	-0,03	-0,09	0,13	0,24	-0,22	0,29	-0,06
	Indireto via CTD	0,03	-0,08	0,18	0,00	0,00	0,00	-0,30	-0,01	0,07	0,04	-0,30	0,06	-0,33	0,02
	Indireto via AG	0,01	-0,01	0,01	0,00	0,01	0,00	-0,04	-0,23	0,01	-0,03	-0,01	0,11	0,00	-0,16
	Indireto via VRC	0,01	-0,06	0,03	0,00	0,01	0,00	-0,10	0,08	0,02	0,10	-0,04	0,00	-0,07	0,13
	Indireto via VRS	0,03	-0,09	0,37	0,00	-0,05	0,00	-0,27	-0,18	0,08	0,04	-0,45	0,01	-0,29	-0,22
Total dos efeitos	0,16	-0,10	-0,12	0,00	-0,53 <sup>*</sup>	0,00	1,13 <sup>#</sup>	0,20	0,05	0,13	-0,24	0,29	0,45 <sup>*</sup>	0,53 <sup>*</sup>	

**Apêndice 5 – cont.**

Variáveis/Efeito	MCG		CME		DME		NGF		PRO		Efeito Residual		Total		
	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	
CTD	Direto VP	0,03	0,61	0,18	-0,01	0,13	-0,01	-1,04	-0,11	0,22	-0,04	-1,29	0,61	-1,76	1,06
	Indireto via ASI	0,13	-0,33	-0,58	0,01	0,06	0,00	0,55	0,27	0,00	0,33	0,40	-0,44	0,55	-0,15
	Indireto via CP	-0,08	0,04	1,46	0,00	-0,56	0,00	0,02	0,06	0,26	-0,04	-1,68	-0,04	-0,59	0,02
	Indireto via NRP	0,02	0,15	-0,33	0,00	-0,10	0,00	0,66	0,23	-0,03	-0,15	0,14	0,04	0,35	0,27
	Indireto via AP	-0,06	-0,07	-0,14	0,01	0,04	0,00	-0,66	0,19	-0,23	-0,15	1,31	-0,18	0,26	-0,21
	Indireto via MS	-0,02	-0,01	-0,15	0,00	0,08	0,00	0,19	0,01	-0,06	-0,02	0,16	0,04	0,20	0,01
	Indireto via SPAD	-0,07	-0,06	-0,49	0,00	0,00	0,00	0,81	-0,01	-0,20	0,03	0,83	0,05	0,89	0,01
	Indireto via AG	0,11	0,02	0,12	0,01	0,09	0,00	-0,34	0,33	0,09	0,04	-0,11	-0,16	-0,04	0,23
	Indireto via VRC	-0,02	0,13	-0,04	0,00	-0,01	0,00	0,13	-0,18	-0,02	-0,22	0,06	0,00	0,09	-0,27
	Indireto via VRS	0,00	-0,16	-0,04	-0,01	0,01	0,00	0,03	-0,33	-0,01	0,08	0,05	0,02	0,03	-0,39
	Total dos efeitos	0,04	0,32	-0,02	0,00	-0,28	0,00	0,34	0,48*	0,02	-0,15	-0,14	-0,05	-0,02	0,60#
AG	Direto VP	0,12	0,13	0,25	-0,01	-0,07	0,00	1,18	-0,34	0,42	0,28	-2,36	0,32	-0,47	0,38
	Indireto via ASI	-0,23	0,15	1,05	0,00	-0,10	0,00	-1,00	-0,13	0,01	-0,15	-0,73	0,21	-1,00	0,07
	Indireto via CP	0,07	0,22	-1,29	0,01	0,50	0,00	-0,02	0,38	-0,23	-0,24	1,50	-0,22	0,52	0,14
	Indireto via NRP	-0,03	-0,39	0,55	0,00	0,16	0,00	-1,08	-0,60	0,05	0,39	-0,23	-0,11	-0,57	-0,70
	Indireto via AP	-0,02	-0,33	-0,10	0,01	-0,07	0,00	0,58	0,06	-0,12	0,02	0,71	-0,33	0,98	-0,58
	Indireto via MS	0,01	-0,04	0,13	0,00	-0,07	0,00	-0,16	0,02	0,06	-0,07	-0,14	0,12	-0,17	0,03
	Indireto via SPAD	-0,04	0,11	-0,31	0,00	0,00	0,00	0,51	0,01	-0,12	-0,06	0,52	-0,09	0,56	-0,02
	Indireto via CTD	-0,03	0,01	-0,03	0,00	-0,02	0,00	0,09	0,21	-0,02	0,02	0,03	-0,10	0,01	0,14
	Indireto via VRC	0,05	0,07	0,10	0,00	0,03	0,00	-0,31	-0,10	0,06	-0,12	-0,14	0,00	-0,21	-0,15
	Indireto via VRS	-0,05	0,21	-0,55	0,01	0,07	0,00	0,40	0,44	-0,12	-0,10	0,67	-0,03	0,42	0,52
	Total dos efeitos	-0,16	0,14	-0,21	0,00	0,43	0,00	0,19	-0,05	-0,03	-0,03	-0,17	-0,22	0,06	-0,16

**Apêndice 5 – cont.**

Variáveis/Efeito	MCG		CME		DME		NGF		PRO		Efeito Residual		Total	
	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW
VRC Direto VP	-0,18	0,64	-1,25	0,00	0,01	0,00	2,06	0,06	-0,50	-0,32	2,11	-0,50	2,25	-0,12
VRC Indireto via ASI	-0,08	0,09	0,37	0,00	-0,04	0,00	-0,35	-0,08	0,00	-0,09	-0,26	0,12	-0,35	0,04
VRC Indireto via CP	0,00	-0,06	-0,03	0,00	0,01	0,00	0,00	-0,11	-0,01	0,07	0,04	0,06	0,01	-0,04
VRC Indireto via NRP	-0,01	-0,08	0,14	0,00	0,04	0,00	-0,27	-0,13	0,01	0,09	-0,06	-0,02	-0,14	-0,15
VRC Indireto via AP	0,01	-0,06	0,07	0,00	0,05	0,00	-0,41	0,01	0,09	0,00	-0,51	-0,06	-0,69	-0,11
VRC Indireto via MS	0,03	0,02	0,06	0,00	-0,02	0,00	0,29	-0,06	0,10	0,05	-0,58	0,06	-0,12	0,07
VRC Indireto via SPAD	0,08	-0,07	0,77	0,00	-0,42	0,00	-0,94	0,04	0,32	-0,14	-0,82	0,24	-1,01	0,06
VRC Indireto via CTD	0,14	-0,02	0,15	-0,01	0,11	0,00	-0,43	-0,43	0,12	-0,05	-0,14	0,21	-0,05	-0,30
VRC Indireto via AG	0,03	-0,15	0,07	0,00	0,02	0,00	-0,22	0,20	0,04	0,25	-0,10	0,00	-0,15	0,31
VRC Indireto via VRS	-0,03	0,00	-0,34	0,00	0,04	0,00	0,25	0,00	-0,07	0,00	0,41	0,00	0,26	0,01
VRC Total dos efeitos	0,00	0,31	0,01	-0,01	-0,18	0,00	-0,03	-0,49*	0,12	-0,14	0,09	0,11	0,00	-0,24
VRS Direto VP	0,12	-0,17	1,22	-0,01	-0,66	0,00	-1,51	0,08	0,52	-0,32	-1,31	0,56	-1,62	0,14
VRS Indireto via ASI	-0,08	-0,09	0,37	0,00	-0,03	0,00	-0,35	0,07	0,00	0,09	-0,25	-0,12	-0,35	-0,04
VRS Indireto via CP	0,02	-0,09	-0,33	0,00	0,13	0,00	0,00	-0,16	-0,06	0,10	0,38	0,09	0,13	-0,06
VRS Indireto via NRP	-0,01	-0,26	0,17	0,00	0,05	0,00	-0,34	-0,40	0,02	0,26	-0,07	-0,07	-0,18	-0,47
VRS Indireto via AP	0,00	0,05	-0,02	0,00	-0,02	0,00	0,13	-0,01	-0,03	0,00	0,16	0,05	0,22	0,08
VRS Indireto via MS	0,01	0,03	0,03	0,00	-0,01	0,00	0,13	-0,08	0,04	0,06	-0,25	0,07	-0,05	0,08
VRS Indireto via SPAD	-0,11	0,28	-0,78	0,00	0,01	0,00	1,29	0,03	-0,31	-0,14	1,32	-0,21	1,41	-0,05
VRS Indireto via CTD	0,12	0,02	0,13	0,01	0,09	0,00	-0,36	0,41	0,10	0,05	-0,12	-0,20	-0,04	0,29
VRS Indireto via AG	-0,02	0,02	-0,04	0,00	-0,01	0,00	0,12	-0,03	-0,02	-0,04	0,05	0,00	0,08	-0,05
VRS Indireto via VRC	-0,02	0,08	-0,22	0,00	0,03	0,00	0,16	0,17	-0,05	-0,04	0,26	-0,01	0,17	0,20
VRS Total dos efeitos	0,03	-0,13	0,53*	0,00	-0,43	0,00	-0,74#	0,08	0,22	0,01	0,16	0,16	-0,24	0,12

#, \* indica significância a 1 % e 5 % de probabilidade pelo Teste t, respectivamente. WW: bem irrigado; WS: estresse hídrico. VP: volume de pipoca expandida por hectare (produto obtido entre produtividade de grãos e capacidade de expansão), MCG: massa de cem grãos, CME: comprimento espiga, DME: diâmetro de espiga, NGF: número de grãos por fileira, PRO: prolificidade, ASI: intervalo entre a antese masculina e feminina, CP: comprimento de pendão, NRP: número de ramificação de pendão, AP: altura de plantas, MS: matéria seca, SPAD: índice de verde, CTD: depressão da temperatura do dossel, AR: ângulo de raízes, VRC: volume de raízes de suporte e VRS: volume de raízes de suporte.