

HERANÇA DE CARACTERES DE IMPORTÂNCIA ECONÔMICA E
CAPACIDADE DE COMBINAÇÃO DE LINHAGENS S₇ DE MILHO-
PIPOCA SOB CONDIÇÃO DE DÉFICIT HÍDRICO

VALTER JÁRIO DE LIMA

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE
DARCY RIBEIRO – UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ
MARÇO – 2021

HERANÇA DE CARACTERES DE IMPORTÂNCIA ECONÔMICA E
CAPACIDADE DE COMBINAÇÃO DE LINHAGENS S₇ DE MILHO-
PIPOCA SOB CONDIÇÃO DE DÉFICIT HÍDRICO

VALTER JÁRIO DE LIMA

“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
MARÇO – 2021

FICHA CATALOGRÁFICA

UENF - Bibliotecas

Elaborada com os dados fornecidos pelo autor.

L732

Lima, Valter Jário de.

Herança de caracteres de importância econômica e capacidade de combinação de linhagens S₇ de milho-pipoca sob condição de déficit hídrico / Valter Jário de Lima. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2021.

109 f.

Bibliografia: 78 - 91.

Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias, 2021.
Orientador: Antonio Teixeira do Amaral Junior.

1. Melhoramento de plantas. 2. Seca. 3. Estresse hídrico. 4. Heterose. 5. Grau médio de dominância. I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD - 631.5233

HERANÇA DE CARACTERES DE IMPORTÂNCIA ECONÔMICA E
CAPACIDADE DE COMBINAÇÃO DE LINHAGENS S₇ DE MILHO-
PIPOCA SOB CONDIÇÃO DE DÉFICIT HÍDRICO

VALTER JÁRIO DE LIMA

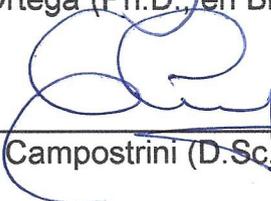
“Tese apresentada ao Centro de Ciências e
Tecnologias Agropecuárias da Universidade
Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro,
como parte das exigências para obtenção do
título de Doutor em Genética e Melhoramento
de Plantas.”

Aprovada em 10 de março de 2021.

Comissão Examinadora:



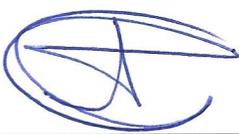
Jose Luis Araus Ortega (Ph.D., en Biología) - Universitat de Barcelona



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



Prof. Alexandre Pio Viana (D.Sc., Produção Vegetal) - UENF



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

À minha família, em especial aos meus amados pais, Maria do Socorro de Lima e Acido Lopes de Lima e aos meus irmãos Valter Julio, Valdejane e Vagner.

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 Mestre e Doutor em Genética e Melhoramento de Plantas e o desenvolvimento desta pesquisa.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior e Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro, pela concessão das bolsas de estudo e auxílio financeiro para realização da pesquisa. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

Ao meu orientador Professor Antônio Teixeira do Amaral Junior pela orientação e ensinamentos concedidos durante a execução do projeto, pelo apoio, incentivo e amizade no decorrer do curso.

Ao Samuel Henrique Kamphorst pela orientação e conselhos durante a condução da pesquisa e escrita da tese, pela amizade e apoio.

Aos meus conselheiros José Luis Araus Ortega, Marcelo Vivas, Alexandre Pio Viana, Eliemar Campostrini e Lauro Guimarães pelas valiosas contribuições na construção do projeto, condução da pesquisa e escritas dos trabalhos científicos.

À Equipe “Déficit hídrico” que participaram intensivamente na condução do experimento no campo e na construção desta tese, em especial, ao Jhean Torres,

Katia Schmitt, Rosimeire Bispo, Talles Santos, Valdinei Azeredo, Divino Rosa, Carolina Carvalho, Sergio Barros, Rachel Martins, Kevelin Xavier, Rafael Nunes.

Ao meu supervisor no Exterior Prof. Dr. José Luis Araus Ortega pela orientação, ensinamentos, por abrir as portas de seu laboratório “*Integrative Crop Ecophysiology Group*” e me receber da melhor maneira possível.

Ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas pelos ensinamentos e apoio. Agradeço aos Professores que contribuíram com a formação acadêmica, sobretudo a Antônio Teixeira do Amaral Júnior, Eliemar Campostrini, Messias G. Pereira, Rosana Rodrigues, Alexandre P. Viana, Telma N. S. Pereira e Valdirene M. Gomes.

Aos colegas do Grupo de Melhoramento de Milho-Pipoca que participaram deste trabalho e pelos momentos de convívio. Especialmente para Janeo Eustáquio, Adriano dos Santos, Pedro Diniz, Railan Kurosawa, Gabrielle Mafra, Juliana Saltires, Ismael Lourenço, Ismael Schegoscheski, Shahid Khan, Amanda Guimaraes, Ismael Schwantes, Uéilton Alves e Marcelo Moura.

Aos colegas da Universitat de Barcelona que colaboram diretamente da pesquisa conduzida no Exterior, em especial Omar Vergara, Adrian Gracia-Romero, Fatima Zahra, Melissa Chang, Luisa Buchailot, Joel Segarra e Jose Armando Gallego.

Ao secretário do Programa de Genética e Melhoramento de Plantas, José Daniel, pelos auxílios e conselhos.

Aos meus amigos pela amizade e pela agradável convivência durante os dois anos de mestrado e quatro anos de doutoramento. De maneira especial para Thâmara Cavalcanti, David Pessanha, Paola Bianchi, Camila Cordeiro, Gabriel Moreno, Luana Burg, Tâmara Rebecca, Ravena Vidal, Tamires Cruz e Mariana Ramos. Como também, deixo meu agradecimento especial para meus amigos de Barcelona, Rodrigo Romero, Jesid Vasquez, Angelo Martin, Raquel, Gil Verdun e Rosario Conislla.

Ao Núcleo de Estudos em Genética e Melhoramento de Plantas - Ganho Genético pelo aprendizado, que permitiu meu crescimento e grande experiência profissional. Agradeço todos os colegas que compartilharam e fizeram parte das gestões 2016/2017, 2017/218, 2018/2019 e 2019/2020.

À minha mãe Maria do Socorro por todo o esforço e dedicação. Mulher maravilhosa que nunca permitiu que fraquejasse. Ao meu pai Acido e meus

irmãos, Valter Julio, Valdejane e Vagner, por sempre me ajudarem e contribuírem para o meu sucesso. A toda minha família pelo apoio, em especial aos meus sobrinhos, Juninho, Deborah, Ana Julia, minha tia madrinha Fátima, a minha cunhada Aninha e meus primos, Aglésio e Eduardo.

Ao meu orientador de graduação, Silvério de Paiva Freitas Júnior, pelo incentivo para cursar esta pós-graduação, pelos anos de orientação, pela amizade, ajuda, conselhos e companheirismo.

À Universidade Federal do Cariri e à Escola Agrotécnica Federal de Crato, por possibilitarem minha formação acadêmica. Às Professoras do ensino fundamental Claudiana e Cleomar que tanto me incentivaram na dedicação dos estudos, as quais foram fundamentais no início da minha vida acadêmica.

A Deus pela vida e por possibilitar tramitar este caminho.

A todos que contribuíram direta ou indiretamente.

Muito obrigado!

SUMÁRIO

RESUMO	xiii
ABSTRACT	xv
1. INTRODUÇÃO	1
2. OBJETIVOS	4
3. REVISÃO DA LITERATURA	5
3.1. Aspectos gerais da cultura	5
3.2. Deficiência hídrica na cultura do milho	7
3.3. Deficiência hídrica e as implicações no melhoramento genético de plantas	8
3.4. Características relacionadas à deficiência hídrica	11
3.5. Estudo de herança relacionada à deficiência hídrica	15
3.6. Estudo de déficit hídrico em milho-pipoca na UENF	19
4. MATERIAL E MÉTODOS	21
4.1. Genótipos	21
4.1.1. Obtenção dos híbridos.....	21
4.2. Condição experimental e controle da irrigação.....	22
4.3. Delineamento experimental e tratos culturais.....	25
4.4. Características avaliadas.....	25

4.4.1. Características morfológicas.....	26
4.4.2. Características agronômicas	26
4.4.3. Características de índice de verde.....	27
4.5. Análises estatísticas	27
4.6. Estudo de herança para o caractere sob condição de déficit hídrico	28
4.6.1. Análise dialélica de Griffing (1956) e determinação da capacidade de combinação	29
4.6.2. Análise dialélica de Hayman.....	30
5. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	36
5.1. Caracterizando os ambientes sob déficit hídrico e irrigação normal.....	36
5.2. Comparação dos ambientes e a variabilidade genética sob déficit hídrico e irrigação normal	38
5.3. Capacidade de combinação de linhagens s ₇ de milho-pipoca sob condições de déficit hídrico e irrigação normal	44
5.3.1. Inferência dos efeitos de capacidade combinatória do dialelo sob <i>déficit</i> hídrico e irrigação normal	45
5.3.2. Concentração dos efeitos aditivos nos genitores sob déficit hídrico e irrigação normal	49
5.3.3. Concentração dos efeitos não-aditivos dos híbridos sob déficit hídrico e irrigação normal	53
5.4. Herança de caracteres de importância econômica linhagens s ₇ de milho- pipoca sob condições de déficit hídrico e irrigação normal.....	59
5.4.1. Ajuste do Modelo Aditivo-dominante.....	59
5.4.3. Mérito Genético dos Pais e Limites Teóricos de Seleção	67
5.5. Seleção de híbridos para condições de déficit hídrico.....	73
6. CONCLUSÕES.....	76
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	78

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Potencial hídrico do solo (-MPa) em dias após plantio na avaliação do dialelo completo de milho-pipoca, em condição de déficit hídrico (WS) e irrigadas normal (WW).24
- Figura 2.** Variação, em dias após a semeadura, da temperatura (°C), umidade relativa (%) e radiação solar ($\text{MJ m}^{-2}.\text{dia}^{-1}$) ao longo do período na avaliação do dialelo completo de milho-pipoca.25
- Figura 3.** Perda percentual das características morfológicas, agronômicas e de índice de verde das linhagens e híbridos de milho-pipoca sob condição de déficit hídrico (WS) em relação à condição irrigação normal (WW).41
- Figura 4.** Importância percentual dos componentes quadráticos – capacidade geral de combinação (CGC), capacidade específica de combinação (CEC) e residual (Resíduo) para as características morfológicas e agronômicas do milho-pipoca, sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW).48
- Figura 5.** Importância percentual dos componentes quadráticos – capacidade geral de combinação (CGC), capacidade específica de combinação (CEC) e residual (Resíduo) para índice de verde (SPAD) durante o ciclo do milho-pipoca, sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW).49

Figura 6. Estimativas dos efeitos da capacidade geral de combinação (CGC) entre linhagens S ₇ de milho-pipoca, sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW), para as características agronômicas e morfológicas.....	50
Figura 7. Estimativas dos efeitos da capacidade geral de combinação (CGC) entre linhagens S ₇ de milho-pipoca, sob condições de déficit hídrico (WS) e de irrigação normal (WW), para avaliações de índice de verde (SPAD) durante o ciclo da cultura.	51
Figura 8. Estimativas dos efeitos da capacidade específica de combinação (CEC) associadas aos cruzamentos entre linhagens S ₇ , sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW), para as características agronômicas e morfológicas.....	54
Figura 9. Estimativas dos efeitos da capacidade específica de combinação (CEC), associados ao cruzamento entre linhagens S ₇ de milho-pipoca, sob condições de déficit hídrico (WS) e de irrigação normal (WW), para avaliações de índice de verde (SPAD) durante o ciclo da cultura.....	58
Figura 10. Retas e parábolas estabelecidas pelas relações entre covariância entre médias de genitores e médias dos cruzamentos com o genitor (Wr), com a variância entre médias dos cruzamentos com o genitor (Vr), das características agronômicas do milho-pipoca, sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW).....	68
Figura 11. Mérito genético das linhagens decorrente da soma de covariância entre médias de genitores e médias dos cruzamentos do genitor (Wr), com a variância entre médias dos cruzamentos com o genitor (Vr) e sua relação aos limites teóricos da seleção para máxima concentração de alelos recessivos ($WR + VR$) e dominantes ($WD + VD$), para as características agronômicas do milho-pipoca, sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW).....	69
Figura 12. Valores genotípicos das médias das linhagens S ₇ para as características agronômicas do milho-pipoca, sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW).	70

Figura 13. Correlação entre o valor genotípico médio das linhagens S₇ (YR) e a medida de concentração de genes dominantes ou recessivos (WR+VR) para as características agronômicas do milho-pipoca, em condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW).71

Figura 14. Eficiência para produtividade de grãos (t.ha⁻¹) de 28 híbridos de milho-pipoca e desempenho comparativo das oito linhagens genitoras, sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW).74

Figura 15. Rendimento de grãos e capacidade de expansão dos híbridos selecionados como eficientes para produtividade de grãos, sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW).75

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Precipitação e irrigação (mm) aplicada na avaliação do dialelo completo de milho-pipoca na condição de irrigação normal (WW) e déficit hídrico (WS), em semanas após o plantio.23
- Tabela 2.** Resumo da análise da variância, com valores considerados significativamente diferentes com $P < 0.05$ e $P < 0.01$, médias gerais, coeficiente de variação experimental [CV(%)] sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW), de características morfológicas e agronômicas do milho-pipoca.39
- Tabela 3.** Resumo da análise da variância, com valores considerados significativamente diferentes com $P < 0.05$ e $P < 0.01$, médias gerais, coeficiente de variação experimental [CV(%)] sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW), das características de índice de verde do milho-pipoca. .40
- Tabela 4.** Resumo da análise dialélica conjunta e individual dos ambientes sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW), com valores considerados significativamente diferentes com $P < 0.05$ e $P < 0.01$ para as características morfológicas e agronômicas do milho-pipoca.45
- Tabela 5.** Resumo da análise dialélica conjunta e individual dos ambientes sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW), com valores

considerados significativamente diferentes com $P < 0.05$ e $P < 0.01$ para as características de índice de verde do milho-pipoca.46

Tabela 6. Testes de suficiência do modelo aditivo-dominância do dialelo de Hayman, baseado em análise de regressão linear de W em função de V , das características agronômicas do milho-pipoca, sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW).59

Tabela 7. Estimativas de parâmetros genéticos e não-genéticos, de acordo com a análise dialélica de Hayman (1954), das características agronômicas do milho-pipoca, sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW).61

Tabela 8. Estimativas dos componentes genéticos e não genéticos, de acordo com a análise dialélica de Hayman (1954), das características agronômicas do milho-pipoca, sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW).62

RESUMO

LIMA, Valter Jário; D.Sc.; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Março, 2021. Herança de caracteres de importância econômica e capacidade de combinação de linhagens S₇ de milho-pipoca sob condição de déficit hídrico. Orientador: Antônio Teixeira do Amaral Júnior. Conselheiros: José Luis Araus Ortega, Marcelo Vivas e Alexandre Pio Viana.

Para definir estratégias de melhoramento, a compreensão da herança de características é crucial. O objetivo deste estudo foi determinar a herança do milho-pipoca em diferentes regimes hídricos. Para tanto, foram utilizadas as metodologias dialélicas de Griffing e Hayman, com 8 genitores e 28 híbridos. O experimento foi conduzido em condições de irrigação normal (WW) e déficit hídrico (WS). Tanto os efeitos aditivos quanto os não-aditivos foram significativos, sendo os efeitos não-aditivos mais importantes para a determinação das características em ambas as condições hídricas. Para a capacidade de expansão (CE) em ambos os regimes hídricos foram observados os efeitos de dominância completa e maior importância dos componentes associados aos efeitos de dominância. Em contraste, o número de genes dominantes foi zero e o coeficiente de determinação no sentido restrito foi $> 50\%$; efeitos aditivos também estavam presentes. Para o número de grãos por linha (NGF), comprimento da espiga (CESP) e rendimento de grãos (RG) sob condições WS e WW, os efeitos de dominância foram os mais relevantes. Para estas características também foram observados o grau médio de dominância com efeitos de sobredominância e maior

relevância dos componentes associados aos efeitos de dominância. Os mesmos métodos de melhoramento podem ser aplicados nas condições WS e WW estudadas. Explorar a heterose para RG e componentes relacionados é uma maneira promissora de adaptar a pipoca ao WS. Para poder capitalizar os efeitos aditivos e de dominância, a seleção recorrente recíproca é recomendada.

ABSTRACT

LIMA, Valter Jário; D.Sc.; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. March, 2021. Inheritance of traits of economic importance and combination capacity of S₇ lines of popcorn under water deficit condition. Orientador: Antônio Teixeira do Amaral Júnior. Committee members: José Luis Araus Ortega, Marcelo Vivas e Alexandre Pio Viana.

To define breeding strategies, the understanding of trait inheritance is critical. The objective of this study was to determine the inheritance of popcorn under different water regimes. To this end, Griffing and Hayman's diallel methodology were used, with 8 parents and 28 hybrids. The experiment was carried out under well-watered conditions (WW) and water stress (WS). Both the additive and non-additive effects were significant, with the non-additive effects being more important for determining the traits in both water conditions. For popping expansion (CE) under both water regimes, the effects of complete dominance and greater importance of the components associated with the dominance effects were observed. In contrast, the number of dominant genes was zero and the determination coefficient in the narrow sense was > 50%; additive effects were also present. For the number of grains per row (NGF), ear length (CESP), and grain yield (RG) under WS and WW conditions, the dominance effects were the most relevant. For these traits, the mean degree of dominance with overdominance effects and greatest relevance of the components associated with this effect were also observed. The same breeding methods can be applied under the studied WS and WW conditions.

Exploiting heterosis for RG and related components is a promising way to adapt popcorn to WS. To be able to capitalize on additive and dominance effects, a reciprocal recurrent selection is recommended.

1. INTRODUÇÃO

A seca é o estresse ambiental que causa as maiores perdas na produção agrícola mundial (Araus et al., 2010; Adebayo et al., 2014; Daryanto et al., 2016; Fahad et al., 2017). Devido ao efeito severo causado por esse estresse abiótico ao crescimento e desenvolvimento vegetal, o melhoramento genético apresenta-se como uma ferramenta eficaz para reduzir a vulnerabilidade das culturas agrícolas (Challinor et al., 2016; Araus et al., 2018). Melhoristas têm desenvolvido pesquisas para compreender as respostas morfológicas, fisiológicas e agronômicas das plantas sob deficiência hídrica, bem como para a seleção de genótipos mais produtivos sob condição de seca para as principais culturas agrícolas (Araus et al., 2010; Adebayo et al., 2014; Altieri e Nicholls, 2017; Dias et al., 2018; Kamphorst et al., 2018a, 2020a) com o intento de mitigar os efeitos das mudanças climáticas, traduzidos, principalmente, pela má distribuição temporal e espacial de chuvas.

Os estresses abióticos são influências desvantajosas do meio sobre o ciclo de vida da planta, que impactam no crescimento e desenvolvimento de suas estruturas, impedindo a expressão do potencial genético (Dalal e Sharma, 2017). Nesse sentido, referindo-se a deficiência hídrica, perturbações fisiológicas e bioquímicas ocorrem nas plantas sob esta condição, 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 (Lopes et al., 2011; Dalal e Sharma, 2017; Blankenagel et al., 2018).

A compreensão da base genética de caracteres de importância agronômica e econômica é um dos passos iniciais em programas de melhoramento genético que visam a incrementos na produção em ambientes com estresse por déficit hídrico. Nesse sentido, os cruzamentos dialélicos têm sido amplamente utilizados para a seleção de genitores em condições de irrigação normal e de déficit hídrico (Adebayo et al., 2014, 2017). Entre eles, as análises dialélicas de Griffing são as mais empregadas no estudo dos efeitos genéticos envolvidos na determinação das características (Cruz et al., 2012). Por meio dela é possível estimar a existência de efeitos aditivos dos genitores e não-aditivos nos cruzamentos, como também, estimar a importância relativa dos efeitos aditivos, não-aditivos e ambientais sobre as características (Cruz et al., 2012). Entretanto, outras informações genéticas básicas sobre o mecanismo de ação e herança das características são escassas, dentre elas, o número de genes envolvidos, o grau médio de dominância e a herdabilidade. Para os tipos especiais de milho, como exemplo o milho-pipoca, são ainda mais escassos os estudos que busquem a adaptação ao *stress* hídrico (Kamphorst et al., 2018a, 2019, 2020a), bem como investigações sobre a ação gênica no controle das características de importância para a cultura.

Uma opção robusta para o estudo da herança é o emprego da metodologia de Hayman (1954). Este método não se baseia em modelos estatísticos previamente estabelecidos, mas no conhecimento da natureza ambiental e genética de estatísticas, como médias, variâncias e covariâncias, obtidas a partir de uma tabela dialélica. Trata-se de um procedimento interessante, sobretudo por não necessitar da obtenção da geração F_2 , mas apenas dos genitores e F_{1s} . Na sua aplicação, a metodologia exige algumas pressuposições, as quais foram impostas por Hayman (1954), quais sejam: a) segregação diplóide; b) homozigose parental; c) ausência de efeitos maternos; d) ausência de alelismo múltiplo; e) distribuição independente dos genitores; e f) ausência de epistasia (Cruz et al., 2012).

Em estudos sobre os efeitos gênicos no controle de características em milho-pipoca sob condições de irrigação normal (Burnham Larish e Brewbaker, 1999; Pereira e Amaral Júnior, 2001; Silva et al., 2010; Jele et al., 2014; Dar et al.,

2018; Coan et al., 2019), sob estresse biótico (Schwantes et al., 2017; Mafra et al., 2018) e deficiência nutricional (Gerhardt et al., 2019; Santos et al., 2019), e, dentre esses, os que incluíram a análise de herança por Hayman (Silva et al., 2010; Schwantes et al., 2018), têm revelado a ação genética do tipo aditiva para capacidade de expansão, enquanto a ação não-aditiva tem sido a mais importante na expressão de rendimento de grãos e seus componentes. Estas informações para o milho-pipoca, em ambientes com deficiência hídrica são inexistentes. Deste modo, surgem as seguintes questões científicas: Qual o modo de ação genética das características do milho-pipoca sob seca? O modo de ação das características são as mesmas sob condições normais de irrigação e de seca? Os mesmos métodos de melhoramento podem ser aplicados nas duas condições de cultivo?

Isto posto, julgou-se oportuno o desenvolvimento desta pesquisa, que visa estudar a base genética da tolerância ao déficit hídrico em milho-pipoca em esquema dialélico, utilizando uma coleção de oito linhagens, previamente selecionadas com base em distintos níveis de tolerância ao déficit hídrico. Para tanto, busca-se estimar as capacidades combinatórias das linhagens com base no modelo dialélico de Griffing e os padrões de herança da tolerância ao déficit hídrico por meio do dialelo de Hayman; e, assim, identificar as melhores estratégias para iniciar um programa de melhoramento que vise ao desenvolvimento de cultivares mais adaptadas ao estresse hídrico.

2. OBJETIVOS

1. Estimar as capacidades gerais e específicas de combinação das linhagens sob condição de déficit hídrico;
2. Determinar os padrões de herança da tolerância ao déficit hídrico quanto às capacidades gerais e específicas de combinação;
3. Determinar os padrões de herança da tolerância ao déficit hídrico com base nas estimativas genéticas e ambientais do dialelo de Hayman;
4. Comparar as duas metodologias de análise dialélica utilizadas, em relação às informações fornecidas por cada uma delas; e
5. Identificar híbridos superiores de milho-pipoca de maior tolerância ao déficit hídrico para a região Norte Fluminense.

3. REVISÃO DA LITERATURA

3.1. Aspectos gerais da cultura

O milho-pipoca (*Zea mays* L. var. *everta*), assim como os demais tipos de milho, pertence à espécie *Zea mays* L., à família Poaceae, sub-família Panicoideae, tribo Maydeae (Galinat et al., 1979; Borém, 2005). É uma planta herbácea, anual, monóica e alógama ($2n=2x=20$) (Gaut et al., 2000; Tenaillon, 2004). Quando comparado a milho comum; em geral, apresenta grãos menores, maior prolificidade, menor porte, colmo mais fino e frágil, menor número de folhas, maior suscetibilidade a doenças e menor resistência a estresses (Sawazaki, 2001). Todavia, a capacidade de expandir dos grãos é a principal diferença para os demais tipos de milho (Linares, 1987; Burnham Larish e Brewbaker, 1999).

A rigidez do pericarpo e a presença de óleo e umidade no grão são os fatores que fazem com que ocorra a expansão do grão (Ziegler, 2001). Segundo este autor, quando o grão de milho-pipoca é submetido a altas temperaturas, o aquecimento da umidade interna exerce forte pressão sobre o pericarpo, causando a hidrólise do amido, perda de água e extinção de toda a estrutura celular do endosperma, o que provoca a explosão do grão. Outros estudos destacaram a composição do amido e o arranjo das proteínas no endosperma como componentes importantes da expansão do grão (Park et al., 2000; Borrás et al., 2006; Soylyu e Tekkanat, 2007). Portanto, foi à capacidade de estourar deste

tipo de grão, devido a esse conjunto de atributos, que possibilitou classificar o milho-pipoca como um tipo especial de milho (Ziegler, 2001).

A origem do milho-pipoca ainda é incerta, uma das primeiras teorias postuladas sugere que o milho-pipoca tenha se originado de uma mutação natural do milho duro, resultando em um endosperma que se expandia quando submetido a altas temperaturas (Sawazaki, 2001). Entretanto, outras evidências sugerem que uma escala evolutiva, o tipo pipoca provavelmente corresponde ao primeiro e ao menor nível de domesticação da espécie (Wellhausen et al. 1951; Contreras et al., 2006). Esta afirmação se baseia no fato do milho-pipoca apresentar características consideradas mais “silvestres”, como o menor tamanho da semente, maior prolificidade, pericarpo muito rígido (Ziegler, 2001), além disso, seu ancestral (teosinto) também apresenta a capacidade de expandir (Contreras et al., 2006).

A capacidade de expansão do teosinto pode ter sido até mesmo responsável pelo início do processo de domesticação da espécie (Contreras et al., 2006), há vestígios arqueológicos de milho-pipoca com mais de 6.000 anos antes do presente, encontrados no Peru (Grobman et al., 2012). Além disso, a prática de aquecer para estourar o milho já estava presente em tribos indígenas da América bem antes da chegada de Colombo ao continente (Zinsly e Machado, 1987). No entanto, nenhum estudo sobre o processo evolutivo teve o milho-pipoca como foco ou apresentou a capacidade de expandir como base para a domesticação (Silva et al., 2020).

Já para o milho em geral, há várias teorias que explicam sua origem e evolução. Kistler et al., (2018) por meio de estudo que envolveu evidências genômicas, linguísticas, arqueológicas e paleoecológica destacam um complexo legado evolutivo do milho envolvendo a América do Sul, além da região sul do México. Esse estudo evidencia que o milho teria se originado do teosinto, por intermédio de intensa seleção praticada pelo homem no México, por volta de 9.000 anos antes do presente (ano AP), mas que de forma semidomesticada atravessou toda a América central, por volta de 7500 anos AP e se espalhou para a América do Sul, por volta de 6500 anos AP. Desta forma, antes que as características agrônômicas e de adaptação do milho fossem totalmente fixadas no centro de domesticação no México, raças “semidomesticadas” se espalharam

e evoluíram da forma independente em diferentes partes da América Central e do Sul, incluindo o sudoeste da Amazônia.

3.2. 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 presentes e previstas (Naumann et al., 2018; Cunha et al., 2019; Boretti e Rosa, 2019; Anderson et al., 2020; Malhi et al., 2021). Os períodos de escassez e má distribuição de chuvas, adicionalmente ao aquecimento global iminente, deverão se intensificar, desfavorecendo ainda mais o cenário de desenvolvimento das culturas agrícolas (Anderson et al., 2020; Malhi et al., 2021). Neste sentido, o Brasil vem registrando nos últimos anos reduções nos índices pluviométricos e as secas vêm afetando as diferentes regiões do país, impactando a segurança hídrica, alimentar e energética (Cunha et al., 2019). Enquanto, Vogel et al., (2019) relatam que as alterações globais de aumento da temperatura no estágio de crescimento e diminuição na precipitação média, são responsáveis por aproximadamente 30% das variações anuais no rendimento médio para as seis culturas mais cultivados no mundo, dentre elas, o milho.

Para a cultura do milho, os estudos dos impactos das mudanças climáticas em nível mundial revelam que as perdas de produção irão intensificar-se à medida que as temperaturas aumentam e as precipitações em regiões tropicais foram menos frequentes (Elliott et al., 2014; Altieri e Nicholls, 2017; Ramirez-Cabral et al., 2017). Prevê-se que a produção de milho em nível mundial diminua em 20 ~ 40% até 2050 (Leng e Huang, 2017; Leng e Hall, 2019). No mesmo sentido, Zilli et al. (2020), simulando as mudanças climáticas futuras para o Brasil, revelam condições desfavoráveis para a cultura do milho, na qual, o aumento da temperatura e a diminuição nas precipitações causará reduções na produtividade potencial, de cerca de 30% até 2050. Mesmo que uma maior temperatura leve ao aumento da concentração de CO₂ atmosférico, este não é um fator que favoreça o aumento da produção do milho, por a mesma se tratar de uma espécie que

tem mecanismo de fixação C4, o qual é estável e eficaz para absorção de carbono (Lopes et al., 2011).

A condição de deficiência hídrica acontece quando a disponibilidade de água no solo diminui ao nível que impede a absorção pela planta, devido em sua maior parte, à distribuição irregular das chuvas ao longo do ciclo de desenvolvimento das culturas agrícolas (Mir et al., 2012). O estresse hídrico afeta as relações hídricas das plantas em nível celular, de tecidos e órgãos, causando reações específicas e inespecíficas, danos e reações de adaptação (Beck et al., 2007).

Estudos do impacto do estresse hídrico sob o rendimento de grãos em milho encontraram variações que podem chegar aos 90% de perda, dependendo da severidade e da duração do período de estresse (Farooq et al., 2009). Quando este evento coincide com os estádios reprodutivos, ocasiona os casos mais graves de redução no rendimento de grãos em milho (Bergamaschi et al., 2006; Farooq et al., 2009). Farooq et al. (2009) relataram reduções no rendimento de grãos de 20 ~ 60% no milho induzida pela seca na fase vegetativa, enquanto na fase reprodutiva foram relatadas reduções de 30 ~ 90%.

Para contornar os impactos das mudanças climáticas na cultura do milho, destaca-se a importância da adesão de estratégias que incluem investimentos em cultivares mais tolerantes a seca, além do advento de tecnologias de irrigação econômicas mais eficientes no uso dos recursos hídricos (Costa et al., 2008; Lobell et al., 2008; Elliott et al., 2014; Altieri e Nicholls, 2017; Ramirez-Cabral et al., 2017). A tolerância à seca é definida como a capacidade de crescer, florescer e exibir rendimento sob fornecimento de água abaixo do ideal (Beck et al., 2007).

3.3. 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). O melhoramento de milho para tolerância a seca tem indicado claramente que uma

cultivar tolerante deriva da capacidade de manter a hidratação do tecido sob seca, ou seja, evitar a desidratação, em vez de manter a capacidade de sustentar a função biológica quando os tecidos estão desidratados, ou seja, tolerância à desidratação (Araus et al., 2012).

Ao considerar a resposta do milho ao estresse hídrico, é conveniente distinguir entre estresse moderado e severo. O rendimento sob condições de estresse moderado é altamente dependente do potencial de rendimento do cultivar. Para a maioria dos cereais, estresse moderado significa uma redução de rendimento menor que 50% em comparação com condições sem estresse, onde a tolerância à seca é menos problemática e está relacionado ao potencial de rendimento do cultivar (Blum, 2009; Araus et al., 2012). Nesta condição, existe uma tendência onde se observa que os genótipos que apresentarem maiores produtividade, tenderão a um bom desempenho, tanto nas condições ideais de irrigação, quanto nas condições de estresse hídrico (Zia et al., 2013). Entretanto, quando o rendimento é reduzido ao nível abaixo de 50% do potencial em condições normais, o potencial de rendimento do cultivar torna-se irrelevante (Blum, 2009; Araus et al., 2012). Portanto, a triagem de germoplasma na ausência de estresse hídrico, bem como em ambientes de estresse é geralmente necessária. Esta abordagem, com o uso simultâneo de seleção em diferentes ambientes contrastantes, foi implementada com sucesso na África Subsaariana, no desenvolvimento de híbridos pelo CIMMYT (Araus et al., 2012).

Além disto, as respostas das plantas à seca observadas em condições de campo são, de modo geral, muito mais complexas do que em condições ambientais controladas (casa de vegetação), devido a outros fatores que acompanham os déficits de água que influenciam a natureza da resposta ao estresse (Lopes et al., 2011). Segundo os mesmos autores, os déficits de água conduzem não apenas ao baixo estado da água do tecido das plantas e à desidratação celular, mas também a uma drástica redução da absorção de nutrientes e ao estresse osmótico e, muitas vezes, ao estresse por calor, associado à diminuição da transpiração.

Diante destes fatos, 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, sob 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 (Bolaños e Edmeades, 1993; Santos et al., 2003; Câmara et al., 2007). Dessa forma, a seleção direta pode ser 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 utilizado 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 elevado pode aumentar a eficiência da seleção em condição de estresse (Araus et al., 2018). Conforme Araus et al. (2018), uma característica secundária adequada é aquela que: i) apresenta alta herdabilidade; ii) é de baixo custo e fácil de mensurar; iii) é estável durante o período de mensuração; e principalmente, iv) é 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 (Masuka et al., 2012). Decorrente da dificuldade de ganhos por seleção direta, as características secundárias foram responsáveis pela maior parte do progresso dos principais cereais no melhoramento tradicional, via seleção indireta para rendimento de grãos (Araus et al., 2008). Neste processo, características agronômicas, morfológicas e fisiológicas foram identificadas e relatadas como mais importantes para a tolerância à seca (Araus et al., 2012). Em âmbito nacional, os estudos de avaliação de germoplasma tolerante, restringem-se, principalmente, aos caracteres agronômicos, prolificidade e intervalo entre florescimentos (Santos et al., 2003; Durães et al., 2004; Teixeira et al., 2010).

A Embrapa Milho e Sorgo, localizada em Sete Lagoas - MG vem desenvolvendo pesquisas para a identificação de genótipos que possam ser utilizados em programas de melhoramento visando à tolerância à seca. Nesse sentido, (Teixeira et al., 2010) avaliaram alguns acessos da Coleção-Núcleo de Milho do Banco Ativo de Germoplasma da Embrapa quanto à tolerância à seca. Como resultado da pesquisa destaca-se que os fatores ambientais, genotípicos e suas interações influenciaram a manifestação fenotípica; mesmo assim, a interação entre genótipos e regimes de irrigação não foi significativa, levando a não identificação de acessos com resposta diferenciada nas duas condições hídricas. Para o milho-pipoca, em relação ao melhoramento para tolerância ao déficit hídrico desta importante cultura, não são encontrados relatados na literatura que sejam externos ao grupo de pesquisa da UENF (Kamphorst et al., 2020a).

3.4. Características relacionadas à deficiência hídrica

Diversos estudos vêm sendo realizados para identificar genótipos de milho mais produtivos em condições de seca (Cairns et al., 2012; Zia et al., 2013; Adebayo et al., 2014; Ertiro et al., 2017). Neste contexto, em programas de melhoramento de milho que contemplam essa temática, para a avaliação de germoplasma, consideram como principais, os seguintes caracteres agrônômicos secundários associados ao estresse: i) menor intervalo entre florescimentos masculino e feminino – garante maior índice de fecundação; ii) senescência retardada das folhas e colmo (*stay-green*) – proporciona maior fotossíntese ao final do ciclo e conseqüentemente mais fotoassimilados para o grão e maior produtividade final; e iii) maior prolificidade (número de espigas por planta) – garante maior produtividade; e menor número de ramificações do pendão (Câmara et al., 2007) – menor demanda de fotoassimilados deste órgão dreno, o qual pode ser destinado ao grão.

Para muitos trabalhos de melhoramento visando à tolerância ao déficit hídrico, a principal característica secundária avaliada é o menor intervalo entre os florescimentos masculino e feminino (Li et al., 2003; Santos et al., 2003; Durães et al., 2004). 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 mostrado correlações significativas com rendimento de grãos sob estresse hídrico (Bolaños e Edmeades, 1996; Santos et al., 2003; Durães et al., 2004; Dias et al., 2018).

A senescência foliar tardia (*staygreen*) é outra característica que, sob condições estressantes de cultivo, pode estar relacionada com maior produtividade de grãos. O genótipo *staygreen* distingue-se por apresentar uma senescência retardada em relação à média dos genótipos-padrão da mesma espécie (Kamphorst et al., 2020b) e, assim, consegue um melhor enchimento dos grãos, devido ao acúmulo de assimilados no final do estágio de enchimento (Zaidi et al., 2004; Kamphorst et al., 2020b). Como resultado, observa-se maior número de grãos totalmente desenvolvidos na espiga, com peso médio mais elevado (Zaidi et al., 2004). A característica *staygreen* também está associada a outras vantagens agronômicas, como maior tolerância às pragas e às doenças, redução do percentual de plantas acamadas, possibilidade de maior adensamento da cultura; e, também, está relacionada ao aumento da produtividade de grãos (Câmara et al., 2007; Costa et al., 2008).

Outras características, como maior prolificidade (Bänzinger, 2000), menor tamanho do pendão e menor número de ramificação de pendão (Câmara et al., 2007) são consideradas importantes para os ideótipos de maiores tolerâncias à seca. 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 com o rendimento médio de grãos, como constatado por Edmeades et al. (1999). Por sua vez, a busca por um pendão de menor comprimento e por menores números de ramificações estão relacionados ao maior rendimento médio de grãos, devido ao aumento na interceptação de luz solar pelas folhas das plantas e diminuição da competição por fotoassimilados por estas estruturas da planta

(Edmeades et al., 1999; 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.

Além destas, características morfológicas que possuem reconhecida atuação no mecanismo de tolerância ao estresse hídrico são o enrolamento e ângulo foliar (Durães et al., 2004). 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). Entretanto, de acordo com os mesmos autores, esses caracteres foliares apresentam relação média à baixa para com rendimento de grãos.

Devido à complexidade do mecanismo de tolerância à seca, além da utilização de características agrônômicas e morfológicas no processo de melhoramento, muitos aspectos fisiológicos das plantas quando submetidas ao estresse são imprescindíveis para identificação de um ideótipo mais promissor nesta condição de estresse (Cattivelli et al., 2008; Monneveux et al., 2008; Araus et al., 2008; Farooq et al., 2009). Nesse sentido, 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 (Price e Courtois, 1999; Cairns et al., 2012; Zia et al., 2013; Adebayo et al., 2014; Vaughan et al., 2015; Kamphorst et al., 2018a, b).

A quantificação da temperatura do dossel de plantas por meio de termógrafos tem sido mais 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; Kamphorst et al., 2019). 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; Cairns et al., 2012; Zia et al., 2013; Kamphorst et al., 2019). 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 CO₂, essencial nesse fenômeno, com impactos na produção de grãos (Araus et al., 2018; Flexas et al., 2018).

Conforme relatado anteriormente, com o intento de selecionar germoplasma tolerante ao déficit hídrico, buscaram-se aqueles genótipos com senescência foliar retardada – *stay green* – nas condições limitadas (Bolaños e Edmeades, 1993; Tollenaar e Lee, 2006; Araus et al., 2010; Cairns et al., 2012; Adebayo et al., 2014). Nesse aspecto, a senescência foliar tardia também pode ser estimada por meio de assinatura espectral (NDVI), e 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 -1 a 1. Para valores próximo de 1, há a plenitude das folhas quanto às suas funções metabólicas e fisiológicas, enquanto valores negativos ou próximos a 0, expressam vegetação com funções metabólicas e fisiológicas debilitadas ou cessadas, água, solo, objetos inanimados, enfim, onde há pouca ou nenhuma atividade clorofiliana. 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). Alguns autores argumentam que o referido índice é adequado para monitorizar, indiretamente, o efeito do déficit hídrico no desenvolvimento vegetal (Weiss et al., 2004; Yuhas e Scuderi, 2009).

De modo similar, o caractere fisiológico índice de verde (SPAD), permite quantificar o conteúdo de verde em que estão os tecidos vegetais e esses valores são indicativos de sua funcionalidade, por serem correlacionados com concentração de clorofila a permitir melhores inferências da fotossíntese (Castro et al., 2014). O SPAD é uma característica amplamente utilizada devido à velocidade e facilidade de uso, por ser obtido por medidores de clorofila portáteis de fácil manuseio (Araus et al., 2008). Os valores de SPAD decrescem mais rapidamente em condições de estresse, sendo uma ferramenta importante no diagnóstico de genótipos mais tolerantes (Cairns et al., 2012; Castro et al., 2014; Kamphorst et al., 2019, 2020b).

A fisiologia e a morfologia das raízes também desempenham um papel crucial na resposta ao estresse por seca e, portanto, são fatores importantes a serem considerados na melhoria da tolerância à seca das plantas (Berger et al.,

2010). 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). Enquanto Gao e Lynch (2016) propõem um ideótipo radicular para plantas de milho comum com maior tolerância à seca, composto por três características principais: 'Steep, Cheap, and Deep' (íngreme, barato e profundo). Os autores descrevem 'barato', como a redução do custo metabólico da exploração do solo; 'profundo', que se refere à capacidade de alcançar regiões mais profundas do solo e 'íngreme', que significa possuir ângulos de crescimento da raiz próximo de 90° em relação ao solo. Devido a dificuldade de avaliar o sistema radicular completo em condições de campo, Trachsel et al. (2011) propuseram uma série de características arquitetônicas de raiz de milho (*Shovelomics*) correlacionados com este ideótipo, a serem avaliadas nos primeiros 20 cm da camada do solo. Estes autores descrevem que em ambientes com limitação hídrica, genótipos com ângulos maiores, em relação ao solo e redução número de ramificações de pelos absorventes das raízes, apresentam vantagens adaptativas para localizar água.

Kamphorst et al. (2018b, 2019, 2020a, b) realizaram um estudo detalhado da correlação entre estas características secundárias (morfológicas, agrônômicas, fisiológicas e radiculares) com o rendimento de grãos de linhagens de milho-pipoca sob condições de déficit hídrico. Neste estudo, o componente de rendimento, número de grãos por fileira da espiga, o maior *staygreen* e SPAD foram às características que melhor explicaram o rendimento do milho-pipoca. Além disso, a massa de grãos, comprimento de espiga e altura de planta foram associadas a um alto rendimento. Enquanto, as medidas "*Shovelomics*" indicaram aumento no ângulo em relação ao solo e diminuição na densidade das raízes de suporte e da coroa como características adaptativas ao estresse hídrico.

3.5. Estudo de herança relacionada à deficiência hídrica

A compreensão da base genética do modo de ação do rendimento de grãos e de outros caracteres secundários em genótipos de milho sob condições de estresse hídrico são fundamentais para a elaboração de estratégias mais eficientes em etapas iniciais de programas de melhoramento (Derera et al., 2008). Nesse sentido, vários estudos foram realizados para avaliar o desempenho dos genótipos e a ação gênica de diversas características sob déficit hídrico em milho

comum (Betrán et al., 2003; Derera et al., 2008; Dhliwayo et al., 2009; Ertiro et al., 2017), entretanto são inexistentes estudos de tolerância à seca em milho-pipoca.

Betran et al. (2003), utilizando linhagens e híbridos de milho oriundas de germoplasma tropical, revelaram que os efeitos gênicos não-aditivos foram os mais importantes para o controle da característica rendimento de grãos, sob limitações hídricas. A maior influência dos efeitos genéticos não-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). Todavia, 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 (Edmeades et al., 1999). Entretanto, 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 (Derera et al., 2008; Adebayo et al., 2014).

Na cultura do milho, a ação gênica não-aditiva em termos de heterose é apontada para superioridade dos híbridos de milho, em relação as 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, revelaram superioridade deste efeito para características como rendimento de grãos e seus componentes, indicando a superioridade dos híbridos em relação aos seus genitores, destacando-os como aqueles de maior tolerância. Nesse sentido, Chairi et al. (2016), estudando o efeito da heterose em estádios iniciais de plantas de milho em ambiente controlado, 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 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 seleção de linhagens para produção de híbridos elites (Cruz et al., 2014).

Entre os métodos mais comumente utilizados, citam-se os propostos por Griffing (1956), pelos quais se estima a capacidade geral de combinação (CGC) e a capacidade específica de combinação (CEC) 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 os desvios de combinações híbridas específicas em relação ao desempenho médio dos genitores no cruzamento e está relacionada a efeitos de dominância, epistasia e vários tipos de interações alélicas (Hallauer et al., 2010).

O estudo de capacidade geral e específica de combinação foi implementado em linhagens adaptadas e exóticas na Nigéria (Adebayo et al., 2014; Adebayo e Menkir, 2015), sob condições de estresse e normais de cultivo. Em ambos os trabalhos, os efeitos de capacidade geral de combinação representam mais de 70 % da variação entre os híbridos na condição de estresse. Os autores ainda descrevem que genitores masculinos e femininos revelaram efeitos semelhantes para capacidade geral de combinação para rendimento de grãos, sob condições de estresse, nesse conjunto de germoplasma.

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.

Apesar da eficácia dos métodos de Griffing (1956), informações genéticas básicas sobre o mecanismo de herança do caráter em estudo não são possíveis de serem estimadas. Neste sentido, uma opção exequível para estudo da herança em cruzamentos dialélicos é o emprego da metodologia de Hayman (1954). Este método não se baseia em modelos estatísticos previamente estabelecidos, mas no conhecimento da natureza ambiental e genética de estatísticas, como médias, variâncias e covariâncias, obtidas a partir de uma

tabela dialélica. Todavia, esse procedimento biométrico tem sido de pouca utilização pela comunidade científica, provavelmente pela complexidade analítica. Nesse aspecto, as restrições para a realização da análise têm sido motivo de intensas discussões (Cruz et al., 2012). De todo modo, trata-se de um procedimento interessante, sobretudo por não necessitar da obtenção da geração F_2 , mas apenas dos genitores e F_1 . Na sua aplicação, a metodologia exige algumas pressuposições, as quais foram impostas por Hayman (1954), quais sejam: a) segregação diplóide; b) homozigose parental; c) ausência de efeitos maternos; d) ausência de alelismo múltiplo; e) distribuição independente dos genitores; e f) ausência de epistasia.

Segundo Cruz et al. (2012), de modo geral, a maioria das restrições são plenamente satisfeitas, principalmente em estudos genéticos de autógamias. Entretanto, a falta de distribuição independente entre os genitores é a principal causa das falhas na análise dialélica. Se os genitores incluídos no dialelo foram selecionados negligenciando-se suas divergências genéticas, há possibilidade de ocorrência de uma distribuição direcionada dos alelos que regulam os caracteres que foram direta ou indiretamente utilizados como critérios de seleção. Entretanto, Hayman (1954) considera que, quando se trabalha com pequeno número de genitores ($p < 10$) e o modelo genético é fixo, as estimativas dos parâmetros genéticos são pouco comprometidas pelas falhas nas pressuposições (Cruz et al., 2012). De toda forma, para que não ocorram falhas de pressuposições na análise, são realizados testes que avaliam a suficiência do modelo aditivo-dominante e, assim, validam, ou não, os parâmetros genéticos e ambientais estimados. Ainda, se o teste acusar significância, é possível a remoção de genótipos ou a mudança de escalas das variáveis, para a suficiência do modelo ser estabelecida.

As inferências possíveis com a análise de Hayman (1954) tornam esse procedimento atrativo para ser empregado nesta pesquisa, com o intento de estimar o número de genes envolvidos na herança da tolerância à deficiência hídrica, bem como o grau médio de dominância e a herdabilidade das características, o que é fundamental para o desenvolvimento de programas de melhoramento para a obtenção de genótipos superiores.

3.6. Estudo de déficit hídrico em milho-pipoca na UENF

Devido a frequência e severidade de seca nas regiões Norte e Noroeste do estado do Rio de Janeiro (Oliveira-Júnior et al., 2018), como também em grande parte do Brasil (Cunha et al., 2019), o programa de melhoramento de milho-pipoca da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro iniciou estudos objetivando identificar genótipos de milho-pipoca tolerantes ao estresse hídrico (Kamphorst et al., 2018a,b; Kamphorst et al. 2019; Kamphorst et al., 2020a,b). O primeiro estudo realizou a caracterização de linhagens S₇ quanto à adaptação ao estresse, com um experimento na estação seca de 2016, em Campos do Goytacazes – RJ, durante os meses de abril a agosto. Para tanto, foi avaliada uma Coleção Germoplasma composta por 20 linhagens S₇, cuja genealogia deriva de genótipos melhorados para o país e de adaptação climática temperada e tropical. Tais genótipos foram cultivados em, WW – condições irrigadas (mantendo-se o potencial hídrico do solo na capacidade de campo) e WS – déficit hídrico, imposto no período reprodutivo com o corte da irrigação no estágio fenológico de pré-florescimento (Kamphorst et al., 2018a; Kamphorst et al., 2018b; Kamphorst et al., 2019; Kamphorst et al., 2020).

Os ensaios de competição avaliaram o potencial produtivo das linhagens, isto é, rendimento de grãos, seus componentes e capacidade de expansão, além de caracteres morfoagronômicos, fisiológicos e radiculares associados à tolerância à seca (Kamphorst et al., 2018a; Kamphorst et al., 2018b; Kamphorst et al., 2019; Kamphorst et al., 2020). Ao avaliar o rendimento de grãos (RG) e à capacidade de expansão (CE) houve redução de 55 % e 29 %, respectivamente (Kamphorst et al., 2018a). O estresse hídrico também causou altas perdas no volume expandido de pipoca por hectare (67,15 %), massa de 100 grãos (23,52 %), SPAD (29,31 %) e depressão da temperatura do dossel (87,15 %) e aumento no ângulo de raízes de suporte (24,54 %) e volume da raiz da coroa (44,89 %) (Kamphorst et al., 2019).

A fim de investigar como o milho-pipoca era afetado pela disponibilidade reduzida de água, foi realizada a discriminação das linhagens quanto à tolerância ao estresse hídrico (T) e eficiência agronômica do uso da água (WUE), bem como indicar cruzamentos promissores entre as linhagens a partir de diversidade genética estimada por marcadores EST-SSR (Kamphorst et al., 2018a). Tanto

para o rendimento de grãos, quanto para a capacidade de expansão, observou-se falta de relação entre WUE (mais produtivos) e de T (mais estáveis). Neste estudo foram identificadas as linhagens L61, L63 e L65 como fenotipicamente contrastantes para com as linhagens de maior WUE e T, enquanto as combinações L59/P7, L55/P1 e L71/P6 tiveram as maiores divergências genéticas (Kamphorst et al., 2018a).

Em seguida, foram investigadas as diferenças genotípicas entre 20 linhagens para determinar relações fenotípicas, genéticas e ambientais entre características agronômicas e de raízes (Kamphorst et al., 2018b). Como resposta adaptativa a WS, as linhagens apresentaram aumento no ângulo da raízes de suporte e da coroa (Kamphorst et al., 2018b; Kamphorst et al., 2020b) e associações genéticas negativas entre características agronômicas e densidade de raízes de suporte e da coroa (Kamphorst et al., 2018b).

Ao estimar os efeitos diretos e indiretos de características agrícolas, morfológicas, fisiológicas e radiculares de linhagens de milho-pipoca, Kamphorst et al. (2019) identificaram o número de grãos por fileira e SPAD como decisivas para a expressão do volume expandido de pipoca por hectare. A exploração dessas duas características por seleção indireta conduziria a incrementos em volume expandido de pipoca por hectare no WW e WS (Kamphorst et al., 2019). Da mesma forma, nas avaliações de correlações canônicas (CC) entre as características agronômicas, morfológicas da raiz e o índice SPAD em cinco datas diferentes durante o enchimento de grãos, o SPAD aos 29 dias após a antese foi o que melhor explicou o rendimento de grãos, independentemente da condição da água (Kamphorst et al., 2020)

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. Genótipos

Vinte e oito híbridos simples de milho-pipoca e seus oito genitores, em esquema de dialelo completo sem os recíprocos, foram avaliados em regimes hídricos contrastantes. Os genitores foram selecionados de um grupo de 20 linhagens do Banco de Germoplasma da UENF, sendo três de maior produtividade (P3, P6 e P7), três de menor produtividade (L61, L63 e L65) e dois intermediárias (L71 e L76) na condição de déficit hídrico (Kamphorst et al., 2018). Este arranjo de seleção dos genitores foi estabelecido para atender às pressuposições de simetria alélica para produção de grãos na condição de déficit hídrico, o qual é preconizado pela metodologia proposta por Hayman (1954).

4.1.1. Obtenção dos híbridos

A obtenção dos híbridos foi realizada durante o período de fevereiro a maio de 2017, no Colégio Estadual Agrícola Antônio Sarlo, em Campos dos Goytacazes, região Norte do Estado do Rio de Janeiro. Foram realizados cruzamentos aos pares entre as 8 linhagens descritas na Tabela 1, em esquema de dialelo completo, obtendo-se os 28 híbridos F₁s.

Para a obtenção dos híbridos, as oito linhagens S₇ foram plantadas em linhas aos pares, com um total de 18 fileiras por linhagens, cada qual contendo 6,00 m de comprimento, espaçada em 1,00 m da outra fileira e com espaçamento entre plantas de 0,40 m, totalizando 15 plantas por linha. Os cruzamentos foram realizados manualmente entre as plantas dos pares de fileiras. Para tanto, as espigas das linhagens foram previamente cobertas antes de liberar os estigmas, utilizando-se sacolas de plástico. Por conseguinte, os pendões maduros foram cobertos com saco de papel 'kraft', de determinada planta de uma fileira, sempre no dia anterior ao cruzamento a ser feito, cujo cuidado é necessário, uma vez que o pólen perde sua viabilidade após oito horas (Miranda Filho et al., 1987); assim, qualquer pólen viável que se encontre no saco de papel no dia seguinte apenas poderá ter sido proveniente do pendão coberto. No outro dia, foram realizados os cruzamentos com espigas aptas da fileira-par; em seguida, a espiga foi coberta com a própria sacola de papel 'Kraft' que continha o pólen, a qual ficou devidamente protegida até o ato de sua colheita. Foram realizadas polinizações em aproximadamente 40 espigas por par de linhagens, para a obtenção de quantidade suficiente de sementes para a continuidade do processo.

4.2. Condição experimental e controle da irrigação

Os experimentos foram implementados em período de baixa precipitação pluviométrica, ou seja, correspondente aos meses de maio a agosto (outono/inverno), no Colégio Estadual Agrícola "Antônio Sarlo", Campos dos Goytacazes, RJ, em 2018. A avaliação fenotípica ocorreu em dois níveis de disponibilidade de água, sendo o primeiro nível com condições adequadas de irrigação (WW), mantendo-se o solo sempre no potencial hídrico de capacidade de campo (CC) (-0,01MPa) e o segundo nível com condições de déficit hídrico (WS), distinguiu-se quanto à suspensão da irrigação no estágio de pré-pendoamento (VPT), precisamente 15 dias antes da média do florescimento masculino (dia 21 de junho de 2018).

O solo da Estação Experimental "Antônio Sarlo" é classificado como Argissolo Amarelo Distrófico Frágipânico Latossólico. Quanto aos atributos físicos, destacam-se: i) textura: apresenta teores elevados de argila e areia; ii) estrutura: friável ou muito friável, quando úmido, e ligeiramente duro ou duro, quando seco; iii) macroporosidade e microporosidade: apresenta, em média, macroporosidade

da ordem de $0,17 \text{ m}^{-3}$ e microporosidade de $0,33 \text{ m}^{-3}$, relativamente uniformes em todo o perfil (Kamphorst et al., 2019).

Para o controle da irrigação utilizou-se um sistema de gotejamento (vazão $2,3 \text{ mm h}^{-1}$) com um gotejador do tipo Katif por planta, em ambos os ambientes. O potencial hídrico do solo foi monitorado por meio de tensiômetros Decagon MPS-6, instalados entre plantas, a uma profundidade de $0,20 \text{ m}$. O ambiente com irrigação recomendada recebeu irrigação sempre que necessário, mantendo-o na capacidade de campo. As lâminas de irrigação aplicadas são apresentadas temporalmente em períodos semanais na Tabela 1. No entanto, no ambiente de déficit hídrico, a irrigação foi suspensa 15 dias antes da data do florescimento masculino, 7 semanas após o plantio. O ambiente WS recebeu $217,5 \text{ mm}$; e o ambiente WW, $335,1 \text{ mm}$ (Tabela 1).

Tabela 1. Precipitação e irrigação (mm) aplicada na avaliação do dialeto completo de milho-pipoca na condição de irrigação normal (WW) e déficit hídrico (WS), em semanas após o plantio.

Semana após o plantio	Precipitação	Quantidade de água (mm)			
		WW		WS	
		Aplicação (mm)	Total	Aplicação (mm)	Total
1	17.0	7.2	23.2	6.2	23.2
2	6.0	11.0	17.0	10.2	16.2
3	0.0	10.1	10.1	9.9	9.9
4	10.6	10.7	21.3	10.3	20.9
5	5.2	8.4	13.6	8.4	13.6
6	2.0	11.6	13.6	12.2	14.2
7	0.0	12.9	12.9	12.1	12.1
8	0.0	10.9	10.9		0.0
9	0.0	18.8	18.8		0.0
10	0.0	18.9	18.9		0.0
11	30.8	1.1	31.9		30.8
12	0.0	16.7	16.7		0.0
13	0.0	14.0	14.0		0.0
14	65.0	2.0	67.0		65.0
15	0.0	13.5	13.5		0.0
16	9.2	10.0	19.2		9.2
17	2.4	10.0	12.4		2.4
Total final	148.2 mm	186.9 mm	335.1mm	69.3 mm	217.5 mm

O potencial hídrico do solo foi monitorado durante todo o experimento (Figura 1). No ambiente com condição de déficit hídrico, registraram-se dois períodos em que o solo atingiu o ponto de murcha permanente (-1,5 MPa). O primeiro período ocorreu na fase de florescimento (68 dias depois da semeadura) e o segundo ocorreu na fase de enchimento de grãos (90 dias depois da semeadura).

Os dados climáticos foram registrados a partir da estação meteorológica automática pertencente ao Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), instalada no local do experimento. Os eventos de chuva durante a condução do experimento foram quantificados e são apresentados na Tabela 1. As variações na temperatura, umidade relativa do ar e radiação solar durante a condução do experimento são apresentadas na Figura 2. A temperatura média foi de 22 °C, a umidade relativa do ar foi de 77 % e a radiação solar foi de 3153 MJ/m² (Figura 2).

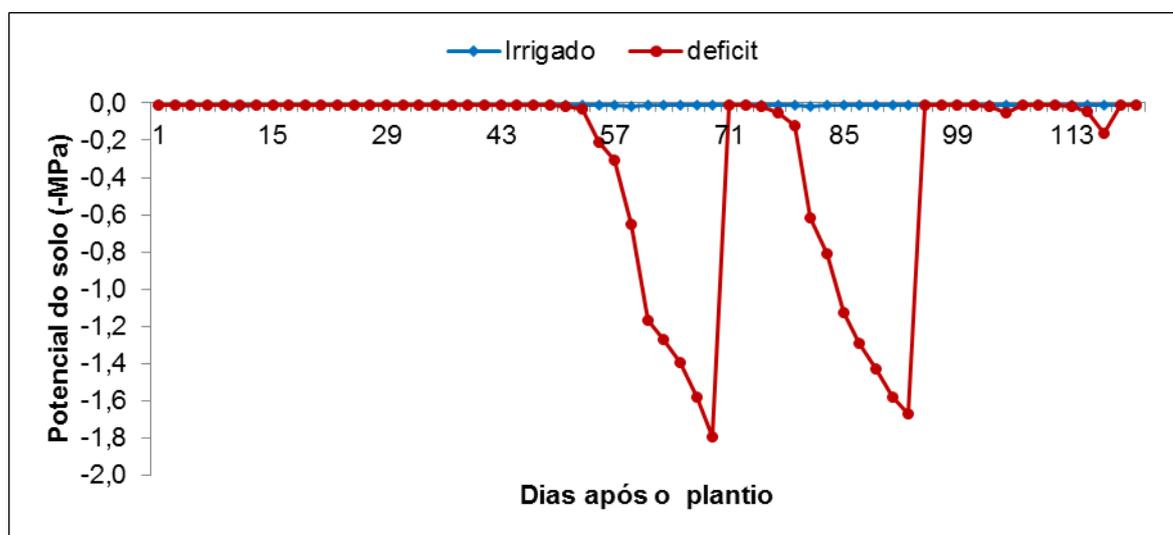


Figura 1. Potencial hídrico do solo (-MPa) em dias após plantio na avaliação do dialelo completo de milho-pipoca, em condição de déficit hídrico (WS) e irrigadas normal (WW).

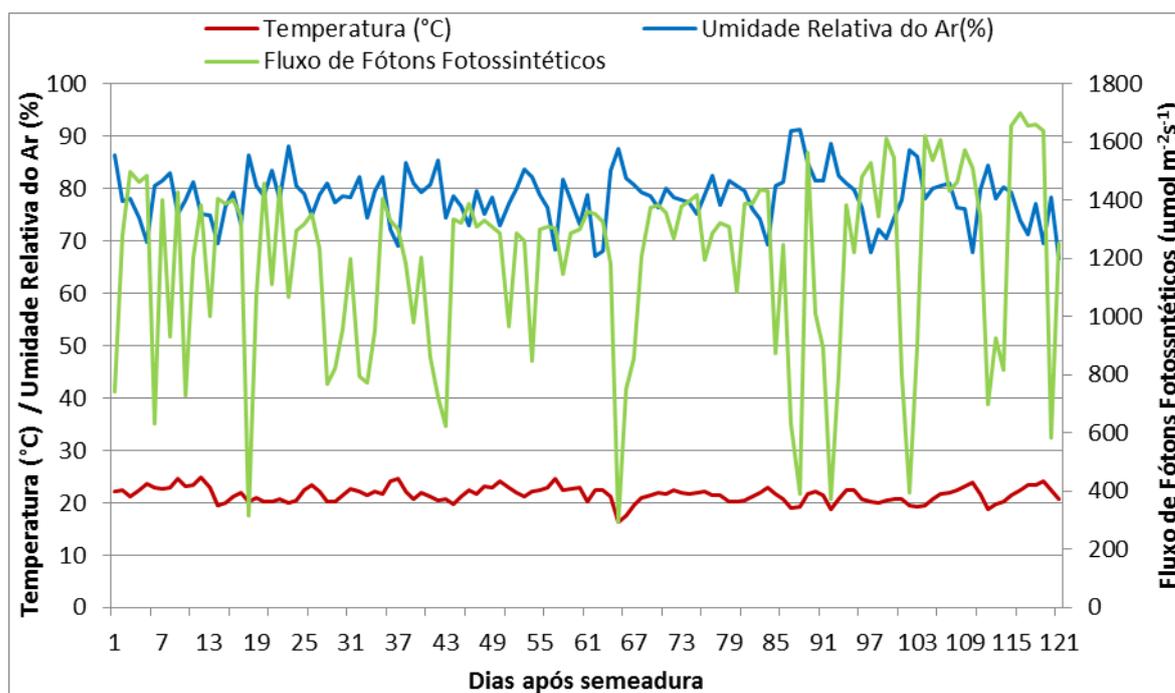


Figura 2. Variação, em dias após a semeadura, da temperatura (°C), umidade relativa (%) e radiação solar ($\text{MJ m}^{-2}\cdot\text{dia}^{-1}$) ao longo do período na avaliação do dialelo completo de milho-pipoca.

4.3. Delineamento experimental e tratos culturais

O delineamento experimental foi blocos completos casualizados com três repetições. Cada parcela foi constituída de uma linha de 4,80 m, com espaçamento de 0,20 m entre plantas e 0,80 m entre linhas, totalizando 23 plantas por linha. A semeadura foi realizada no sistema de plantio convencional, com três sementes por cova. No momento da semeadura, aplicou-se adubação de base disponibilizando 30 kg ha^{-1} de N (na forma de uréia), 60 kg ha^{-1} de P_2O_5 (superfosfato triplo) e 60 kg ha^{-1} de K_2O (cloreto de potássio). No estágio de duas folhas definitivas, foi realizado o desbaste para definir o estande de cinco plantas por metro. Cerca de 30 dias após a semeadura disponibilizaram-se 100 kg ha^{-1} de N (na forma de uréia).

4.4. Características avaliadas

Foram elencadas uma série de caracteres morfológicas, agrônômicas e de índice de verde, caracterizadas como mais importantes ou que melhor definiram o

rendimento de grãos em milho-pipoca sob condições de seca segundo Kamphorst et al. (2018b, 2019, 2020).

4.4.1. Características morfológicas

A avaliação dos caracteres morfológicos foi realizada no período de enchimento de grãos. As características avaliadas foram comprimento médio do pendão (CP), em centímetro (cm); altura média de planta (AP), em metros (m); e diâmetro médio de colmo (DC), em milímetros (mm). O CP foi medido da folha bandeira até a sua extremidade ráquis; AP, medida do solo até a folha bandeira; e DC, medido na parte mediana do internódio abaixo da espiga principal. As características morfológicas foram estimadas a partir de uma amostra de cinco plantas da área útil da parcela.

4.4.2. Características agronômicas

O caractere agronômico número médio de grãos por fileira (NGF) foi determinado pela sua contagem. O diâmetro de espiga (DESP) foi estimado na região central, em milímetros (mm); e o comprimento de espiga (CESP) foi mensurado de uma extremidade a outra, em centímetros (cm). As avaliações das características anteriores foram realizadas a partir de uma amostra de cinco espigas da área útil da parcela. A massa de cem grãos (P100) foi determinada pela média da pesagem (g) de duas subamostras de 100 grãos. O rendimento de grãos (RG), obtido após debulha das espigas de cada parcela, corrigido para 13 % de umidade e expresso em $t\ ha^{-1}$. A capacidade de expansão (CE) 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 dez segundos. O volume da pipoca foi medido em proveta (mL). A capacidade de expansão (CE) foi determinada pelo quociente do volume obtido de pipoca e massa do grão, expressa em $mL\ g^{-1}$.

Adicionalmente, obteve-se a estimativa do volume de pipoca expandida por hectare (VP), obtida pela multiplicação entre a produtividade média da parcela (transformada por ha) e a capacidade de expansão, gerando o volume médio de pipoca expandida por hectare de plantio, expresso em $m^3\ ha^{-1}$.

4.4.3. Características de índice de verde

O índice de vegetação por diferença normalizada (NDVI) foi mensurado por meio de sensor óptico portátil FIELDSCOUT® CM1000, com tecnologia "apontar e disparar" para medir instantaneamente o NDVI. O medidor CM1000 detecta a luz em comprimentos de onda de 660 nm e 840 nm para estimar a saúde das plantas. A luz ambiente é refletida em cada comprimento de onda é medida. A clorofila absorve luz de 660 nm e, como resultado, a reflexão desse comprimento de onda da folha é reduzida em comparação com a luz refletida de 840 nm. A luz com um comprimento de onda de 840 nm não é afetada pelo conteúdo de clorofila da folha e serve como uma indicação de quanta luz é refletida devido às características físicas da folha, como a presença de uma superfície de folha cerosa ou pilosa. Um valor NDVI é calculado a partir de uma escala de -1 a 1. O valor NDVI é uma medida do verde relativo da folha. É calculado como $[(\% \text{ infravermelho próximo} - \% \text{ vermelho}) / (\% \text{ infravermelho próximo} + \% \text{ vermelho})]$. Foram realizadas 10 medidas seguidas por cada parcela, de uma extremidade a outra, a uma altura de cerca 60 cm acima do dossel das plantas e um campo de visão de 6,4 cm de diâmetro por mensuração. As medidas de NDVI foram realizadas durante as fases florescimento (R1) e grãos farináceos (R4).

O caractere índice de verde (SPAD) foi estimado por meio da média de três leituras realizadas no terço médio da terceira folha abaixo da folha bandeira, em seis plantas da área útil de cada parcela, com auxílio de medidor portátil de clorofila modelo SPAD – 502 "*Soil Plant Analyser Development*". As mensurações do SPAD foram realizadas nas fases de pré-pendoamento (VPT), florescimento (R1), grãos leitosos (R2), pastosos (R3), farináceos (R4), farináceos-duros (R5) e maturidade fisiológica (R6). As fases reprodutivas (R2 – R6) não foram avaliadas no estudo, apenas foi feita sua estimativa, em dias após o florescimento seguindo a escala de Magalhaes e Durães (2006).

4.5. Análises estatísticas

As análises de variância individuais e conjunta dos experimentos (condições hídricas) foram realizadas pelo programa GENES (Cruz, 2013).

A análise de variância conjunta dos ambientes, sendo os ambientes formados pela combinação de déficit hídrico e controle, tendo como principal objetivo determinar possíveis interações de genótipos com as condições hídricas, 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;

μ : 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 $(0, \sigma^2)$;

GA_{ij} : efeito fixo da interação entre o i-ésimo genótipo com o j-ésimo ambiente com NID $(0, \sigma^2)$; e

ε_{ijk} : erro aleatório experimental médio associado à observação Y_{ijk} , com NID $(0, \sigma^2)$.

Por conseguinte, foi realizada uma análise individual para cada ambiente de acordo com o seguinte modelo estatístico:

$$Y_{ij} = \mu + g_i + b_j + \varepsilon_{ij}$$

em que:

Y_{ij} : valor observado do i-ésimo genótipo no j-ésimo bloco;

μ : constante geral;

g_i : efeito fixo atribuído ao i-ésimo genótipo;

b_j : efeito do bloco j; e

ε_{ij} : erro aleatório associado à observação Y_{ij} , com NID $(0, \sigma^2)$.

4.6. Estudo de herança para o caractere sob condição de déficit hídrico

A partir do dialelo completo, composto por genitores e seus cruzamentos, desconsiderando os híbrido F_1 's recíprocos foi estimado os efeitos de capacidade combinatório, por meio da análise dialélica de Griffing e estimado dos efeitos genéticos e ambientais do dialelo análise de Hayman.

4.6.1. Análise dialélica de Griffing (1956) e determinação da capacidade de combinação

A análise da capacidade combinatória foi realizada de acordo com o Método II de Griffing (1956), em que são avaliados os $p(p + 1)/2$ tratamentos, correspondentes aos genitores e seus cruzamentos, desconsiderando os híbridos F_1 s recíprocos. Fez-se o desdobramento dos efeitos de tratamentos em capacidade geral de combinação (CGC), capacidade específica de combinação (CEC) (Cruz et al., 2012). Neste caso, foram utilizados os 8 genitores e 28 F_1 s obtidos por meio dos cruzamentos dialélicos. As análises foram realizadas pelo programa GENES (Cruz et al., 2013).

Para a análise conjunta de dialelo completo foi empregado o seguinte modelo genético-estatístico:

$$Y_{ij} = m + g_i + g_j + s_{ij} + a_k + ga_{ik} + ga_{jk} + sa_{ijk} + e_{ij}$$

em que:

Y_{ijk} = valor médio da combinação híbrida ($i \neq j$) ou do genitor ($i = j$);

μ = média geral;

g_i, g_j = efeitos da capacidade geral de combinação do i -ésimo e j -ésimo genitor ($i, j = 1, 2, \dots, 10$);

s_{ij} = efeito da capacidade específica de combinação para os cruzamentos entre o i -ésimo e j -ésimo genitor;

ga_{ik} e ga_{jk} = efeitos da interação entre a capacidade geral de combinação do i -ésimo e j -ésimo genitor e o k -ésimo ambiente ($i, j = 1, 2, \dots, 10$);

sa_{ijk} = efeito da interação entre a capacidade específica de combinação para os cruzamentos entre o i -ésimo e j -ésimo genitor e o k -ésimo ambiente; e

e_{ijk} = erro experimental médio associado à observação de ordem ijk .

Para a análise individual para cada ambiente do dialelo completo foram, empregando-se o seguinte modelo genético-estatístico:

$$Y_{ij} = m + g_i + g_j + s_{ij} + e_{ij}$$

em que:

Y_{ij} = valor médio da combinação híbrida ($i \neq j$) ou do genitor ($i = j$);

μ = média geral;

g_i e g_j = efeitos da capacidade geral de combinação do i -ésimo e j -ésimo genitor ($i, j= 1, 2, \dots, 10$);

s_{ij} = efeito da capacidade específica de combinação para os cruzamentos entre os genitores de ordem i e j ; e

e_{ij} = erro experimental médio associado à observação de ordem ij .

4.6.2. Análise dialélica de Hayman

. As análises foram realizadas pelo programa GENES (Cruz et al., 2013). Ao contrário de metodologia proposta por Griffing (1954) que se baseia em modelos estatísticos previamente estabelecidos, a análise de Hayman (1954) está associada com o conhecimento da natureza ambiental e genética de estatísticas, tais como médias, variâncias e covariâncias. Este método impõe as seguintes pressuposições:

- 1 – genitores homozigóticos;
- 2 - segregação diplóide;
- 3 - ausência de efeito materno;
- 4 - ausência de alelismo múltiplo;
- 5 - genes independentemente distribuídos entre os pais; e
- 6 - ausência de epistasia.

Os parâmetros são obtidos a partir de uma tabela dialélica envolvendo p genitores homozigotos. Supõe-se que estes diferem em um loco (T/t), ainda existindo uma proporção u_t de genitores com alelos favoráveis e outra, v_t com alelos desfavoráveis (Cruz et al., 2012). Considera-se ainda, que os genes em questão apresentam distribuição independente entre os genitores, e os valores genotípicos relacionados aos genótipos TT , Tt e tt são, respectivamente, dt , ht e $-dt$.

Assume-se que, normalmente, entre os híbridos e seus recíprocos, não há diferenças. Sendo assim, utilizam-se, na tabela dialélica a simetria, na qual a combinação híbrida é representada por $(Y_{ij} + Y_{ji})/2$. Assim, considerando-se apenas os componentes ambientais (residuais), tem-se: $E(Y^2_{ii}) = \epsilon$; $E(Y^2_{ij}) = 1/2 \epsilon$, em que ϵ e ϵ' são as variâncias residuais associadas, respectivamente, aos genitores e aos híbridos.

De acordo com Cruz et al. (2012), com base na tabela de dados são estimados os componentes genéticos e ambientais (residuais) associados às médias, variâncias e covariâncias no dialelo de Hayman e são obtidos as seguintes estimativas dos parâmetros:

a) médias, variâncias e covariâncias

i- média dos genitores

$$\bar{Y}_p = \frac{1}{p} \sum Y_{ii}$$

ii- média dos híbridos

$$\bar{Y}_H = \frac{2}{(p^2 - p)} \sum Y_{ij}$$

iii- média geral do dialelo

$$\bar{Y}_{..} = \frac{1}{p^2} \sum Y_{ij}$$

iv- estatística M^2

$$M^2 = (Y_p - Y_H)$$

v- variância entre genitores

$$\hat{V}_p = \frac{1}{(p-1)} \left[\sum Y_{ii}^2 - \frac{1}{p} Y_p^2 \right]$$

em que: $Y_p = \sum Y_{ii}$

vi- variância dentro de linha

$$\hat{V}_p = \frac{1}{(p-1)} \left[\sum Y_{ij}^2 - \frac{1}{p} Y_i^2 \right]$$

vi.i - Média da variância entre linhas

$$\hat{V} = \frac{1}{(p-1)} \sum \hat{V}_p$$

vii – variância entre as médias das linhas

$$\hat{V}_M = \frac{1}{p-1} \left[\sum \bar{Y}_i^2 - \frac{1}{p} \left(\sum \bar{Y}_i \right)^2 \right]$$

viii- covariância entre progenitores da í-esima linha

$$\hat{W}_i = \frac{1}{(p-1)} \left[\sum Y_{ij} Y_{.j} - \frac{1}{p} \sum_j Y_{ij} \sum_j \bar{Y}_j \right]$$

viii.i - média da variância entre linhas

$$\bar{W} = \frac{1}{p} \sum_i \hat{W}_j$$

b) teste de suficiência do modelo aditivo-dominante

As pressuposições impostas para uso deste modelo foram discutidas anteriormente no início desta sessão. Uma consequência das pressuposições é que $\hat{W}_i - \hat{V}_i$ seja constante, ou seja, independentes de i e iguais a $\frac{1}{4} (\mathbf{D} - \mathbf{h}^2)$. Assim, no presente trabalho, para verificar a suficiência do modelo o teste de suficiência baseia-se em análise de regressão linear de \bar{W} em função de \hat{V} . Dois testes para coeficiente de regressão, pelo teste T, foram realizados:

No primeiro, foi testado se o coeficiente de regressão não difere de 1 e, assim confirmar a hipótese como validada.

O teste de coeficiente de regressão foi feito considerando-se a equação:

$$\hat{W}_j = \hat{a} + \hat{b} \cdot \hat{V}_j$$

Para testar a hipótese $H_0: b = 1$ em nível de significância α , associados a $p - 2$ graus de liberdade utilizou-se a estatística:

$$t = \frac{\hat{b} - 1}{\sqrt{\hat{V}(\hat{b})}}$$

em que,

$$V(b) = \frac{S^2}{\sum_j (\hat{V}_j - \bar{\hat{V}})^2}$$

em que:

S^2 = quadrado médio do desvio da regressão.

O segundo teste é baseado na estatística t, em que se ponderam \widehat{W}_i e \widehat{V}_i por meio de uma rotação de 45° nos eixos representados por \widehat{W}_i e \widehat{V}_i . Com base nos novos valores de \widehat{W}_i e \widehat{V}_i , testa-se a hipótese $H_0: b' = 0$ (b' é o coeficiente de regressão após a rotação) pelo teste t ou F associado a **1** e **p-2** graus de liberdade. A expressão para t^2 , ou F, é a seguinte:

$$t_c^2 = F_{c(1,p-2)} = \frac{p-2}{4} \left[\frac{[\widehat{V}(\widehat{V}) - \widehat{V}(\widehat{W})]^2}{\widehat{V}(\widehat{W})\widehat{V}(\widehat{V}) - C\hat{v}^2(\widehat{V}.\widehat{W})} \right]$$

c) Estimativas dos componentes genéticos

São obtidas as seguintes estimativas:

i- componente variância ambiental;

$$\tilde{\epsilon} = QMR$$

ii- componente variância associado aos efeitos aditivos;

$$\tilde{D} = \widehat{V} - \tilde{\epsilon}$$

iii- componente variância associados aos desvios de dominância;

a) relação dominante/recessivo

$$\tilde{H}_1 = \widehat{V}_p - 4\overline{\widehat{W}} + 4\overline{\widehat{V}} - \frac{(3p-2)}{p}\tilde{\epsilon}$$

b) número de genes com dominância

$$\tilde{H}_2 = 4\overline{\widehat{V}} - 4\widehat{V}_M - 2\tilde{\epsilon}$$

iv- componente quadrático determinado pela diferença de média entre híbridos e pais;

$$\tilde{h}^2 = 2\widehat{M}^2 - \frac{4(p-1)}{p^2}\tilde{\epsilon}$$

v- componente associado à covariância entre efeitos aditivos e não-aditivos;

$$\tilde{F} = 2\widehat{V}_p - 4\overline{\widehat{W}} - \frac{2(p-2)}{p}\tilde{\epsilon}$$

vi- componente que expressa a diferença entre efeitos gênicos aditivos e dominantes.

$$\tilde{D} - \tilde{H}_1$$

A significância de cada efeito foi testada pela estatística t, obtida pela divisão da estimativa do efeito pelo seu respectivo desvio-padrão. Consideram-se estimativas de t acima de 1,96 como significativas em 5 % de probabilidade (Singh e Chaudhary, 1979), pelo fato de que os graus de liberdade associados a essa estatística não estão bem estabelecidos (Cruz et al., 2012).

d) informações genéticas

i- distribuição de alelos entre os genitores, foi estimado por meio de:

$$S = \frac{\tilde{H}_2}{4\tilde{H}_1}$$

ii- grau médio de dominância

$$gmd = \sqrt{\frac{\tilde{H}_1}{\tilde{D}}}$$

iii- concentração de alelos dominantes e recessivos nos genitores

A soma de valores $\hat{W}_i + \hat{V}_i$ é o indicador de concentração relativa de alelos dominantes e recessivos nos genitores.

iv- relação média do número de genes dominantes e recessivos nos genitores

$$\frac{K_D}{K_r} = \frac{\sqrt{4\tilde{D}\tilde{H}_1} + \tilde{F}}{\sqrt{4\tilde{D}\tilde{H}_1} - \tilde{F}}$$

v- limites teóricos da seleção

Refere-se ao valor médio esperado para o genitor completamente dominante ou recessivo, para os genes segregantes no dialelo. A equação de predição do valor médio de um genitor foi dada pela equação de regressão de Y_{ii} em função de $\hat{W}_i + \hat{V}_i$.

vi- relação entre alelos favoráveis e dominância

Foi dada pelo coeficiente de correlação r, estimada pela expressão:

$$r = \frac{C \hat{v} (\hat{w} + \hat{V} \cdot Y_{ii})}{\sqrt{\hat{V}(\hat{W} + \hat{V})\hat{V}_p}}$$

vii- número de genes que exibem dominância

$$\eta = \frac{\tilde{h}^2}{\tilde{H}_2}$$

viii- coeficiente de determinação genotípicas

Este coeficiente, à semelhança do coeficiente de herdabilidade, é dado por:

viii.i- coeficiente de determinação no sentido restrito:

$$\tilde{h}_R^2 = \frac{\tilde{D} - \tilde{F} + \tilde{H}_1 - \tilde{H}_2}{\tilde{D} - \tilde{F} + \tilde{H}_1 - \left(\frac{1}{2}\right)\tilde{H}_2 + 2\tilde{\epsilon}}$$

viii.ii- coeficiente de determinação no sentido amplo:

$$\tilde{h}_A^2 = \frac{\tilde{D} - \tilde{F} + \tilde{H}_1 - \left(\frac{1}{2}\right)\tilde{H}_2}{\tilde{D} - \tilde{F} + \tilde{H}_1 - \left(\frac{1}{2}\right)\tilde{H}_2 + 2\tilde{\epsilon}}$$

5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

5.1. Caracterizando os ambientes sob déficit hídrico e irrigação normal

O florescimento médio masculino ocorreu no dia 04 (~ 67 dias depois do plantio) e 06 (~ 69 dias depois do plantio) de julho de 2018, no ambiente WS e WW, respectivamente (dados não mostrados). As fases reprodutivas (R2 – R6) não foram avaliadas no estudo, apenas foi feita sua estimativa, em dias após o florescimento seguindo a escala de Magalhaes e Durães (2006). Em todo caso, observou-se um encurtamento do ciclo fonológico em uma semana dos genótipos no ambiente WS, ou seja, uma semana antes do WW, os genótipos no WS atingiram o ponto de colheita. Da mesma forma, no experimento realizado por Kamphorst et al. (2020a), nas linhagens de milho-pipoca, no qual foram selecionados os genitores deste estudo em ambientes similares, também foi observado o encurtamento do ciclo fonológico de uma semana.

A imposição déficit hídrico foi interrompida por chuvas. Com isso, foram registrados dois períodos em que o solo atingiu menos -1,5 MPa (Figura 1), potencial em que a planta não é capaz de absorver água, levando ao ponto de murcha permanente (PMP). O primeiro déficit hídrico (DH1), mais longo, ocorreu na fase de florescimento (R1) (68 dias depois do plantio) e o segundo (DH2) na fase de grãos farináceos (R4) (90 dias depois do plantio).

No DH1, quatro dias após o corte da irrigação, o solo apresentou sinais nítidos de perda de potencial (-0,21 MPa). O solo atingiu o potencial de PMP 15 dias após o corte da irrigação, justamente quando ocorreu a média de

florescimento. Seis dias após atingir o potencial de PMP (21 dias após a suspensão da irrigação), quando o potencial atingiu $-1,80$ MPa, ocorreu uma forte chuva de $30,80$ mm que interrompeu o déficit hídrico, retornando o solo ao potencial de CC ($-0,01$ MPa). No DH2, sete dias após a chuva, o solo apresentou sinais de perda de potencial ($-0,05$ MPa). O solo atingiu o potencial de PMP 19 dias após a chuva, na fase de grãos farináceos (R4). Três dias após atingir o potencial de PMP (21 dias após a chuva), quando o potencial atingiu $-1,67$ MPa, ocorreu um período de chuva, entre 02 a 07 de agosto (final do R4), com 65 mm acumulados. Novamente, o solo retornou ao potencial de CC. Durante R5 e R6 houve períodos sem chuva, de nove e oito dias, respectivamente. Nestas fases, apenas leves quedas no potencial hídrico foram registradas (R5: $-0,05$ MPa e R5: $-0,17$ MPa).

As precipitações totais acumuladas para os meses de julho e agosto, período de imposição do déficit hídrico, foram de $30,8$ mm e de $77,4$ mm, respectivamente, enquanto os valores médios para este local durante os últimos 20 anos foram $40,5$ mm e 28 mm, respectivamente (<https://portal.inmet.gov.br>). Estes valores representam uma redução de 34 % para junho e um aumento de 76 % para agosto do que seria esperado para estes respectivos meses. Segundo Cunha et al. (2019) o sudeste do Brasil tem registrado menores volumes de chuva desde 2011.

Mesmo com ocorrência de chuva durante o período de déficit hídrico, o efeito do estresse foi comprovando pela perda de $41,44$ % na produtividade de grãos. O número de grãos por espiga (representado por número de grãos por fileira) foi o componente de rendimento mais reduzido ($27,61$ %), mostrando que o estresse durante o florescimento (DH1) foi o que afetou mais gravemente o rendimento, já que a falta de água pode afetar a fecundação e, por conseguinte, a formação dos grãos. Além do que, o menor impacto do DH2 também pode ser visto pela pequena redução no peso de grãos ($9,10$ %), componente que reflete o efeito do estresse no enchimento de grãos. Por outro lado, nos estudos realizados por Kamphorst et al. (2018a), o peso de grãos foi o componente de rendimento mais afetado pelo déficit hídrico ($23,52$ %), enquanto a redução do NGF foi de $18,79$ %. Ao contrário deste estudo, o estresse hídrico no estudo de Kamphorst et al. (2018a) foi mais intenso no período de enchimento de grãos (R2 – R5). Os efeitos do déficit hídrico sobre a produtividade de grão das linhagens também

foram maiores no estudo de Kamphorst et al. (2018) (55,29 %), mesmo considerando apenas a média das perdas das linhagens (47,24 %) do presente estudo. Contudo, efeitos do déficit hídrico, em ambos os estudos, foram altamente significativos.

5.2. Comparação dos ambientes e a variabilidade genética sob déficit hídrico e irrigação normal

O efeito de ambiente foi significativo para todas as características avaliadas (Tabela 2 e 3), com exceção de SPAD-VPT (Tabela 3). Este resultado para SPAD-VPT era esperado, pois se tratava da medida realizada no dia que a irrigação foi cortada e não havia diferenças entre as duas condições estudadas. Portanto, podemos inferir que os ambientes foram divergentes, evidenciando que todas as características sofreram perdas devido ao déficit hídrico. As maiores perdas percentuais entre características agronômicas e morfológicas, na comparação entre os ambientes, foram no RG e VP (41,44 % e 46,39 %, respectivamente) e menores para P100, CE e CP (9,19 %, 9,10 % e 7,79 %, respectivamente) (Figura 3). Entre as características de índice foliar, as maiores perdas ocorrem nas avaliações de SPAD, durante o DH1 (R1, 27,21 %), imediatamente depois da chuva (R2, 25,53 %) e nas fases finais do ciclo (R5 e R6, 20,34 % e 24,57 %, respectivamente), que corresponderam também ao período depois do DH2. Em contraste, a avaliação do NDVI durante o DH2 teve a maior perda (23,36 %) (Figura 3).

Tabela 2. Resumo da análise da variância, com valores considerados significativamente diferentes com $P < 0.05$ e $P < 0.01$, médias gerais, coeficiente de variação experimental [CV(%)] sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW), de características morfológicas e agronômicas do milho-pipoca.

Fonte de variação	RG	CE	VP	NGF	DESP	CESP	P100	AP	CP	DC
Ambiente	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,02	0,01
Genótipo	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Linhagem	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Híbrido	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Gen x Amb	0,00	1,00	0,02	0,22	0,26	0,26	0,12	0,05	0,00	1,00
Lin x Amb	0,00	0,29	0,00	0,30	1,00	1,00	1,00	1,00	0,02	0,35
Hib x Amb	0,00	1,00	0,37	0,34	0,24	0,31	0,10	0,06	0,06	1,00
WS										
Genótipo	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Linhagem	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,02	0,00	0,01	0,00	0,00
Híbrido	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03
Média	1,79	24,30	43,31	18,86	28,13	10,64	14,10	1,50	41,36	11,18
CV(%)	17,39	13,14	22,45	21,23	5,96	9,85	7,48	8,13	7,45	8,08
WW										
Genótipo	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Linhagem	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,03	0,01	0,00	0,00
Híbrido	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04
Média	3,05	26,76	80,79	26,05	31,60	12,44	15,51	1,65	44,85	12,51
CV(%)	12,65	11,34	17,76	13,03	4,91	7,80	6,49	6,20	5,45	8,69

RG: rendimento de grãos; CE: capacidade de expansão; VP: volume de pipoca expandida por hectare; NGF: número médio de grãos por fileira; CESP: comprimento de espiga; P100: massa de 100 grãos; AP: altura média de planta; CP: comprimento médio do pendão; e DC: diâmetro médio de colmo.

Tabela 3. Resumo da análise da variância, com valores considerados significativamente diferentes com $P < 0.05$ e $P < 0.01$, médias gerais, coeficiente de variação experimental [CV(%)] sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW), das características de índice de verde do milho-pipoca.

Fonte de variação	SPAD							NDVI	
	VPT	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R1	R4
Ambiente	1,00	0,00	0,00	0,01	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00
Genótipo	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Linhagem	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,28
Híbrido	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Gen x Amb	1,00	0,00	0,00	1,00	0,28	0,05	0,00	0,02	0,00
Lin x Amb	1,00	0,11	1,00	1,00	0,39	0,20	0,06	0,02	0,04
Hib x Amb	1,00	0,05	0,00	0,31	0,38	0,06	0,01	0,20	0,00
WS									
Genótipo	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Linhagem	0,37	0,00	0,02	0,11	0,00	0,00	0,00	0,03	0,14
Híbrido	0,20	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Média	40,65	32,49	33,99	39,96	39,15	32,86	25,64	0,68	0,59
CV(%)	8,55	8,35	11,33	8,49	7,42	9,55	13,66	6,76	6,76
WW									
Genótipo	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02
Linhagem	0,18	0,00	0,00	0,00	0,01	0,11	0,06	0,07	0,22
Híbrido	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,03
Média	40,82	44,64	45,64	45,62	44,42	41,25	33,99	0,78	0,77
CV(%)	8,77	6,58	7,05	6,83	7,30	10,74	12,88	5,75	5,12

SPAD: índice de verde, medidos nas fases de pré pendoamento (VPT), florescimento (R1), grãos leitosos (R2), pastosos (R3), farináceos (R4), farenaceos-duros (R5) e maturidade fisiológica (R6); NDVI: índice de vegetação por diferença normalizada, medidos nas fases florescimento (R1) e grãos farináceos.

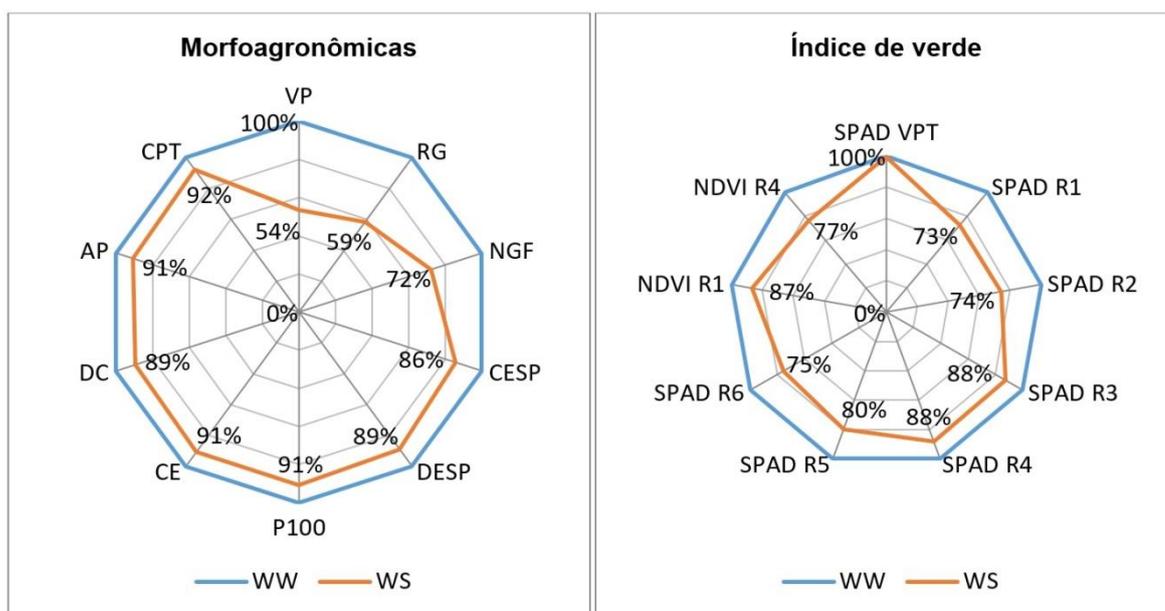


Figura 3. Perda percentual das características morfológicas, agrônômicas e de índice de verde das linhagens e híbridos de milho-pipoca sob condição de déficit hídrico (WS) em relação à condição irrigação normal (WW).

RG: rendimento de grãos; CE: capacidade de expansão; VP: volume de pipoca expandida por hectare; NGF: número médio de grãos por fileira; CESP: comprimento de espiga; P100: massa de 100 grãos; AP: altura média de planta; CP: comprimento médio do pendão; e DC: diâmetro médio de colmo. SPAD: índice de verde, medidos nas fases de pré pendoamento (VPT), florescimento (R1), grãos leitosos (R2), pastosos (R3), farináceos (R4), farenaceos-duros (R5) e maturidade fisiológica (R6); NDVI: índice de vegetação por diferença normalizada, medidos nas fases florescimento (R1) e grãos farináceos.

Globalmente, o milho, a principal espécie de cereal fixadora de carbono C₄ produzido no mundo, é mais sensível em comparação com o trigo, a principal espécie de cereal fixadora de carbono C₃ (Daryanto et al., 2016). No geral, o milho tem uma redução de 40 % no rendimento devido à seca, enquanto o trigo tem uma perda média de 20 % (Daryanto et al., 2016). Segundo os mesmos autores, embora as plantas C₄ tenham maior potencial fotossintético, essa maior perda é parcialmente atribuída ao fato do milho ser originário de regiões mais úmidas, o que provavelmente contribui para maior perda de produtividade em condições de estresse hídrico.

Reduções na produtividade de grãos entre 25 % e 92 % foram relatadas em estudo com seca em milho-comum (Farooq et al., 2009). A perda de 41,44 % no RG do estudo pode ser considerada alta e atribuída à redução combinada dos componentes de rendimento (DESP, CESP, NGF e P100). Dentre esses, NGF foi o que apresentou a maior perda (27,61 %), ao passo que os componentes de tamanho de espiga (DESP, CESP) foram os menos afetados.

Em estudos realizados por Cairns et al. (2012) e Kamphorst et al. (2018a), em linhagens de milho-comum e milho-pipoca, respectivamente, com experimentos conduzidos de forma similar ao presente estudo, foram identificadas reduções ínfimas para tamanho de espiga e alta para número de grãos por fileira. Para esses autores, a redução na produtividade de grãos se deve, em grande parte, à diminuição no número de grãos produzidos, sobretudo quando o estresse ocorre na polinização, impedindo a fecundação (Cairns et al., 2012; Kamphorst et al., 2018a).

A massa do grão é o segundo componente de rendimento mais afetado pelo déficit hídrico em período reprodutivo, já que o estresse afeta intimamente o enchimento dos grãos (Cairns et al., 2012; Kamphorst et al., 2018a). Entretanto, nesta pesquisa, P100 foi o menos afetado pelo déficit. Este resultado se deve à redução do efeito do estresse sobre a característica, já que houve chuvas entre o final do florescimento (R1) e o período inicial do enchimento de grãos (R2). Corroborando com estes resultados, é possível observar uma maior média de verde das plantas, pelas medidas de SPAD, nas fases R2 – R4 em relação a R1, o que pode caracterizar um melhor *status* hídrico dos genótipos neste período. No estudo realizado por Kamphorst et al. (2018a), com linhagens de milho-pipoca, P100 foi o componente de rendimento mais afetado. Mesmo observando apenas a redução das linhagens neste estudo (dados não mostrados), não houve aumento na redução do P100. A principal razão para alta redução de P100 no estudo de Kamphorst et al. (2018a) foi o período de enchimento de grãos ocorrer praticamente em sua totalidade com estresse hídrico (de R2 – R5), diferentemente do trabalho aqui realizado.

As divergências entre os períodos de ocorrência de estresse e as perdas da P100, conduzem à explicação de um segundo contraste entre as duas pesquisas. Ao passo que Kamphorst et al. (2018a) observaram elevada perda para CE (28,76 %); no presente estudo, a redução foi de apenas 9,10 %. Também para este caso, mesmo observando apenas a redução da CE nas linhagens (dados não mostrados), não houve aumento na perda para a característica. Em ambos os casos, os valores de redução de P100 e CE foram equivalentes, ou seja, as duas características reduziram proporcionalmente. Por outro lado, estas duas características são de correlação tipicamente negativa e

a redução de uma conduz ao aumento da outra (Cabral et al., 2016). Entretanto, nas condições apresentadas, as perdas provocadas em P100 e CE são causadas por má formação do grão, devido à falta de água, a qual leva a redução na massa e na capacidade do grão expandir.

Ao analisar a nocividade da limitação hídrica sobre as características morfológicas (AP, CP, DC), observam-se percentuais abaixo de 11 %. Este grupo foi aquele que sofreu menos com efeito do déficit hídrico entre as características avaliadas. O corte da irrigação ocorreu em período pré-endoamento e Durães et al. (2004) descrevem que nesse estágio as plantas estão próximas do final de desenvolvimento vegetativo, pouco afetando os caracteres citados.

Medidas de NDVI e SPAD decrescem mais rapidamente em condições WS (Cairns et al., 2012), uma vez que a limitação hídrica causa degradação das clorofilas, reduzindo a intensidade de verde das folhas (Castro et al., 2014). O decréscimo na medida de SPAD foi mais alto durante o DH1. Em todo caso, o potencial hídrico do solo era mais limitante na avaliação de SPAD no primeiro estresse (-1,49 Mpa) do que no segundo (-1,36 Mpa). Em ambos os estresses, altas reduções de SPAD se mantiveram presentes mesmo depois de chuvas (R2 e R5). Por outro lado, após o primeiro estresse, os genótipos mostraram uma taxa de recuperação do verde (redução da perda e aumento da média, em R3). Entretanto, após último estresse (R5 e R6), não houve recuperação do verde das plantas e as perdas em SPAD continuaram aumentando. Neste último caso, os decréscimos no SPAD também foram associados ao encurtamento do ciclo fonológico e a senescência mais precoce dos genótipos devido ao efeito do estresse hídrico, conforme já discutido no item 5.1. Ao contrário do SPAD e com percentuais não equivalentes, as perdas do NDVI foram menores no DH1 (13,18 %) e mais acentuadas no estágio DH2 (23,36 %). Apesar de serem características que indicam intensidade de verde das folhas (Castro et al., 2014), com alta correlação (Camara et al., 2007; Costa et al., 2008), estes contrastes são decorrentes das diferenças no protocolo de avaliação; nesse aspecto, enquanto SPAD foi avaliado na terceira folha abaixo da folha bandeira, as medidas de NDVI foram tomadas acima do dossel das plantas. Desta forma, as perdas devido ao primeiro estresse foram detectadas em maior intensidade nas

folhas mais velhas (SPAD). Por sua vez, as medidas feitas por NDVI em folhas mais novas, revelaram uma queda progressiva em decorrência do estresse.

A fonte de variação genótipos foi composta por linhagens e híbridos, assim, era esperado efeito significativo para essa fonte, o que de fato ocorreu para todas as características avaliadas. Em decorrência, para uma melhor compreensão do comportamento dos genótipos, avaliaram-se os efeitos isolados de genitor (linhagens) e híbridos. Isto posto, observam-se que estas duas fontes de variação apresentaram efeitos significativos para todas as características avaliadas, exceto NDVI-R4 para linhagens. Foram observadas respostas diferentes ($p < 0,01$) entre genótipo x ambiente, linhagem x ambiente e híbrido x ambiente em RG e NDVI-R4, entre genótipo x ambiente e linhagem x ambiente em VP, CPT e NDVI-R1, entre genótipo x ambiente e híbrido x ambiente em SPAD-R1, SPAD-R2 e SPADR6 e entre genótipo x ambiente para AP e SPAD-R5. Observou-se também, que não houve nenhuma interação significativa com o ambiente para CE, NGF, DESP, CESP, P100, DC, SPAD-VF, SPAD-R3 e SPAD-R4, ou seja, a classificação relativa dos genótipos para estas características foi semelhante em déficit hídrico e irrigação normal. Este resultado é indício de que estas variáveis possuem controle genético análogo nas duas disponibilidades de água.

Nas análises de variância para cada ambiente, as características diferiram estatisticamente ($p < 0,01$) para genótipos (Tabela 2). Para a fonte de variação linhagens, as características DESP, SPAD-VF e NDVI-R4 não expressaram efeito significativo nos dois regimes hídricos, além de SPAD-R3 no déficit hídrico e de SPAD R5 e R6 e NDVI-R1 no ambiente irrigado. Para todas as demais características é possível a identificação de pais superiores em ambos os regimes hídricos. Já entre os híbridos, apenas o SPAD-VF não apresentou diferenças significativas no déficit hídrico, assim, na totalidade, é possível identificar e selecionar híbridos superiores para todas as características avaliadas, em ambos os ambientes.

5.3. Capacidade de combinação de linhagens *s7* de milho-pipoca sob condições de déficit hídrico e irrigação normal

5.3.1. Inferência dos efeitos de capacidade combinatória do dialelo sob déficit hídrico e irrigação normal

Efeitos altamente significativos ($p < 0,01$) para a fonte de variação genótipos foram constatados nas Tabelas 2 e 3, para todas as características, evidenciando a existência de variabilidade genética. Gera-se, pois, assim, uma perspectiva de sucesso na seleção de genitores e combinações superiores, com possibilidade de identificação de tipos fenotípicos de interesse para ambos os ambientes estudados (Tabela 4 e 5). Os efeitos de capacidade geral de combinação (\hat{g}_i) são relativos aos efeitos aditivos ou à frequência de alelos favoráveis; já a capacidade específica de combinação (\hat{s}_{ij}) refere-se aos efeitos gênicos não-aditivos (dominância e epistasia) e é estimada como o desvio do comportamento em relação ao que seria esperado com base na CGC.

Tabela 4. Resumo da análise dialélica conjunta e individual dos ambientes sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW), com valores considerados significativamente diferentes com $P < 0.05$ e $P < 0.01$ para as características morfológicas e agrônômicas do milho-pipoca.

Fonte de variação	RG	CE	VP	NGF	DESP	CESP	P100	AP	CP	DC
CGC	0,007	0,000	0,014	0,003	0,035	0,000	0,000	0,001	0,000	0,003
CEC	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,005
CGC x A	0,001	1,000	0,024	0,144	0,038	1,000	0,211	0,290	0,005	0,212
CEC x A	0,001	1,000	0,082	0,329	1,000	0,097	0,140	0,049	0,000	1,000
WS										
CGC	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
CEC	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	1,000
WW										
CGC	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
CEC	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,167

RG: rendimento de grãos; CE: capacidade de expansão; VP: volume de pipoca expandida por hectare; NGF: número médio de grãos por fileira; CESP: comprimento de espiga; P100: massa de 100 grãos; AP: altura média de planta; CP: comprimento médio do pendão; e DC: diâmetro médio de colmo.

Tabela 5. Resumo da análise dialélica conjunta e individual dos ambientes sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW), com valores considerados significativamente diferentes com $P < 0.05$ e $P < 0.01$ para as características de índice de verde do milho-pipoca.

Fonte de variação	SPAD							NDVI	
	VF	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R1	R4
CGC	0,010	0,003	0,001	0,002	0,000	0,007	0,049	0,095	1,000
CEC	0,000	0,127	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,159	1,000
CGC x A	1,000	0,170	0,016	0,422	1,000	0,043	0,007	0,109	0,114
CEC x A	1,000	0,004	0,000	1,000	0,224	0,125	0,030	0,018	0,000
WS									
CGC	0,002	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000		
CEC	0,296	0,006	0,000	0,008	0,000	0,000	0,000		
WW									
CGC	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000		
CEC	0,005	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000		

SPAD: índice de verde, medidos nas fases de pré-pendoamento (VPT), florescimento (R1), grãos leitosos (R2), pastosos (R3), farináceos (R4), farináceos-duros (R5) e maturidade fisiológica (R6); NDVI: índice de vegetação por diferença normalizada, medidos nas fases florescimento (R1) e grãos farináceos.

A significância dos efeitos da \hat{g}_i indica que pelo menos um dos genitores difere dos demais na quantidade de alelos, enquanto a significância de \hat{s}_{ij} faz inferência à existência de complementação alélica entre os genitores nos locos com algum grau de dominância. Os efeitos de CGC e CEC na análise conjunta foram significativos para todas as características morfoagronômicas. Entre as características fisiológicas foliares, os efeitos da CGC e CEC não foram significativos apenas para ambas as medidas de NDVI e a CEC para SPAD-R1 e SPAD-R2. As medidas de NDVI também não apresentaram efeito significativo para a interação CGC com o ambiente (Tabela 5). Por isso, as medidas de NDVI foram desconsideradas das demais análises dialélicas. Já a significância dos efeitos para as demais características deixa evidente a existência de variabilidade genética aditiva e não-aditiva entre os genótipos avaliados.

Os efeitos das interações CGC x AMB e CEC x AMB foram significativas para RG, CPT, SPAD-R2, SPAD-R6, além da interação CGC x AMB significativa para VP, DESP e SPAD-R5 e da interação CEC x AMB significativa para AP e SPAD-R1 (Tabela 4 e 5). Nestes casos, quando a existência de interação CGC com o ambiente é significativa é indicativo de que não há consistência entre os efeitos aditivos observados em cada estado hídrico, ou seja, um genitor que apresenta maiores efeitos aditivos em uma condição pode não apresentar a mesma superioridade na outra. Do mesmo modo, a interação CEC com ambiente é indicativo de alteração na complementação alélica entre os genitores nos locos com algum grau de dominância. Os resultados para estas características, principalmente para RG, característica mais importante para seleção, sugerem que a seleção de genótipos superiores deve ser específica para cada estado hídrico e não em função da média geral. Este fato pode dificultar a seleção de genótipos promissores para ambas as condições, irrigação normal e déficit hídrico. Isso ocorre porque os alelos que controlam a expressão da característica em uma condição de estudo são diferentes ou parcialmente diferentes dos alelos que controlam essa mesma característica na outra condição (Hao et al., 2010; Lu et al., 2011), ou seja, as características em déficit hídrico não contém apenas os genes expressos sob condições ideais de irrigação, e sim, genes podem ter sido expressos e/ou silenciados (Hao et al., 2010; Lu et al., 2011; Rahman et al., 2011). Deste modo, devem-se observar os resultados dos genitores (\hat{g}_i) e cruzamentos (\hat{s}_{ij}) em cada ambiente, praticando a seleção de genótipos para cada condição.

Os efeitos de CGC e CEC, para cada condição, foram significativos para todas as características, exceto a CEC do DC em ambas as condições e de SPAD-VF no WS. A significância da \hat{g}_i e \hat{s}_{ij} para maioria das características indicam que, tanto os efeitos aditivos, quanto os não-aditivos são importantes para o estudo. Assim, a magnitude dos componentes quadráticos pode evidenciar se a concentração de alelos favoráveis nos genitores ou a complementação alélica entre os genitores é o melhor caminho para seleção de genótipos superiores. Neste sentido, de modo geral, as magnitudes dos componentes quadráticos evidenciaram maior importância dos efeitos não-aditivos, para praticamente todas as características avaliadas, em ambos os regimes hídricos (Figura 4 e 5). Apenas CPT, em WW, os efeitos aditivos foram mais importantes.

Nos casos em que a CEC não foi significativa (DC no ambiente WW; e WS e SPAD-VF no regime WS), mesmo a CGC sendo significativa, as causas não-genéticas tiveram efeito superior. SPAD-VPT mesmo tendo ambos os efeitos positivos no WW, os efeitos não genéticos foram elevados e superiores aos efeitos da CGC. Em todo caso, estes resultados indicam que a seleção de híbridos com alta complementação alélica é o melhor caminho para ganhos mais promissores em condições de déficit hídrico e de irrigação normal.

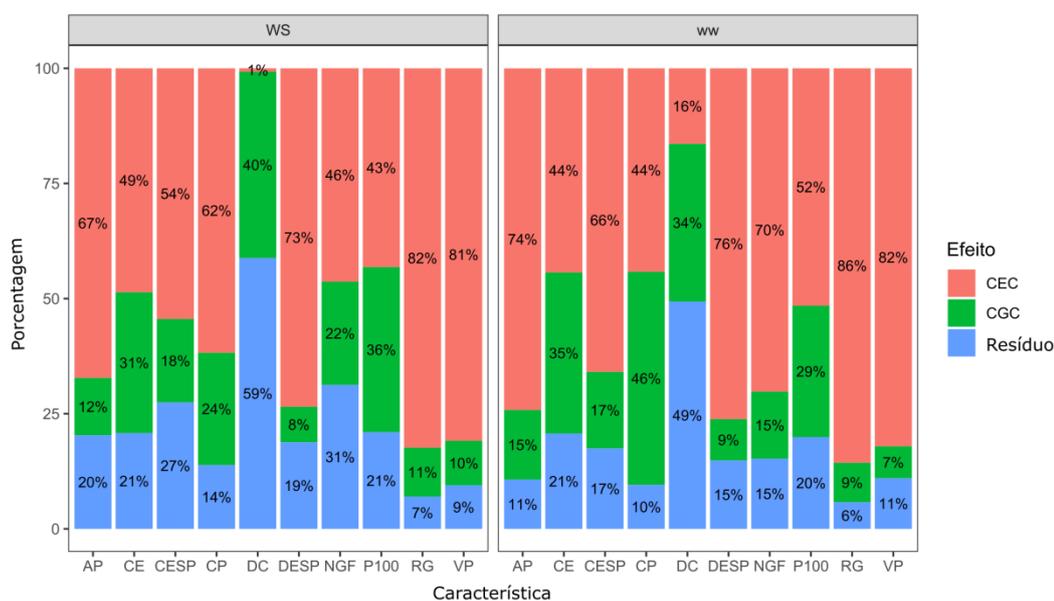


Figura 4. Importância percentual dos componentes quadráticos – capacidade geral de combinação (CGC), capacidade específica de combinação (CEC) e residual (Resíduo) para as características morfológicas e agrônômicas do milho-pipoca, sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW).

RG: rendimento de grãos; CE: capacidade de expansão; VP: volume de pipoca expandida por hectare; NGF: número médio de grãos por fileira; CESP: comprimento de espiga; P100: massa de 100 grãos; AP: altura média de planta; CP: comprimento médio do pendão; e DC: diâmetro médio de colmo.

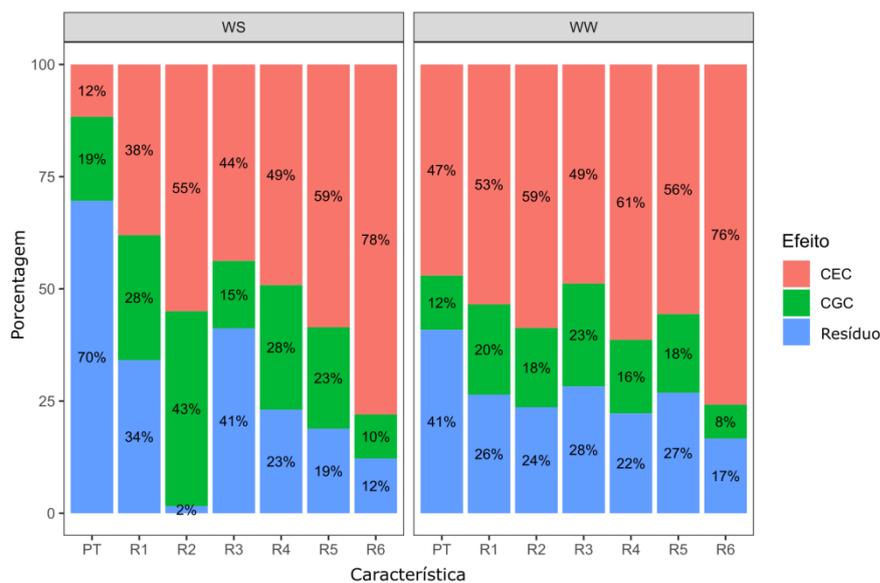


Figura 5. Importância percentual dos componentes quadráticos – capacidade geral de combinação (CGC), capacidade específica de combinação (CEC) e residual (Resíduo) para índice de verde (SPAD) durante o ciclo do milho-pipoca, sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW).

SPAD: índice de verde, medidos nas fases de pré-pendoamento (PT), florescimento (R1), grãos leitosos (R2), pastosos (R3), farináceos (R4), farináceos-duros (R5) e maturidade fisiológica (R6).

Vale ressaltar ainda que, os componentes quadráticos não-aditivos da CE foram superiores (Figura 4). A CE é uma característica tipicamente aditiva, em que os efeitos da CEC são normalmente baixos ou não significativos (Burnham Larish e Brewbaker, 1999; Jele et al., 2014; Cabral et al., 2015; Schwantes et al., 2017; Mafra et al., 2018). Entretanto, vêm-se observando que os efeitos não aditivos também podem estar presentes na característica e proporcionar alterações no desempenho médio das combinações em relação ao que seria esperado da CGC (Babu et al., 2006; Oliveira et al., 2018; Coan et al., 2019; Santos et al., 2020).

5.3.2. Concentração dos efeitos aditivos nos genitores sob déficit hídrico e irrigação normal

As estimativas dos efeitos da capacidade geral de combinação proporcionam informações sobre a concentração de genes de efeitos aditivos. Assim sendo, os genitores que apresentam os maiores valores de \hat{g}_i são os mais favoráveis para seleção. Apesar de haver significância na interação CGC x EH

para RG, pode-se observar que os genitores L76, P3 e P7 destacaram-se, tanto no ambiente com déficit hídrico, quanto no irrigado, bem como na média entre as duas condições hídricas. No mesmo sentido, as outras características com interação CGC x EH significativa (VP, DESP, CPT, SPAD-R2, SPAD-R5 e SPAD-R6) também não apresentaram grandes alterações entre os regimes hídricos. Nos casos em que houve alteração, apenas alguns dos genitores apresentaram efeitos favoráveis em uma condição e desfavorável na outra, a saber: P3 para VP, L61 e P3 para DESP, L63 para CPT (Figura 6), L65 e P7 para SPAD-R2 e SPAD-R5 e P6 e L76 para SPAD-R6 (Figura 7).

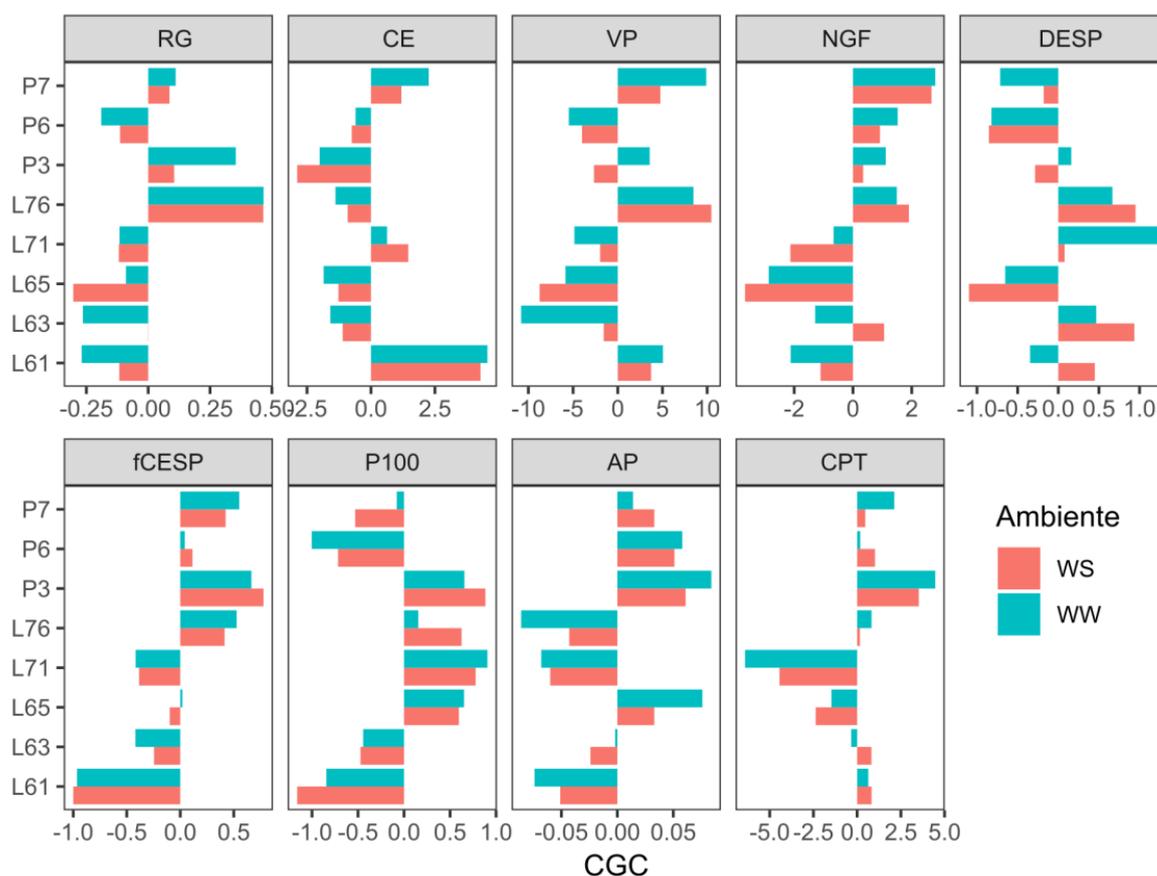


Figura 6. Estimativas dos efeitos da capacidade geral de combinação (CGC) entre linhagens S₇ de milho-pipoca, sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW), para as características agrônômicas e morfológicas. RG: rendimento de grãos; CE: capacidade de expansão; VP: volume de pipoca expandida por hectare; NGF: número médio de grãos por fileira; CESP: comprimento de espiga; P100: massa de 100 grãos; AP: altura média de planta; CP: comprimento médio do pendão; e DC: diâmetro médio de colmo.

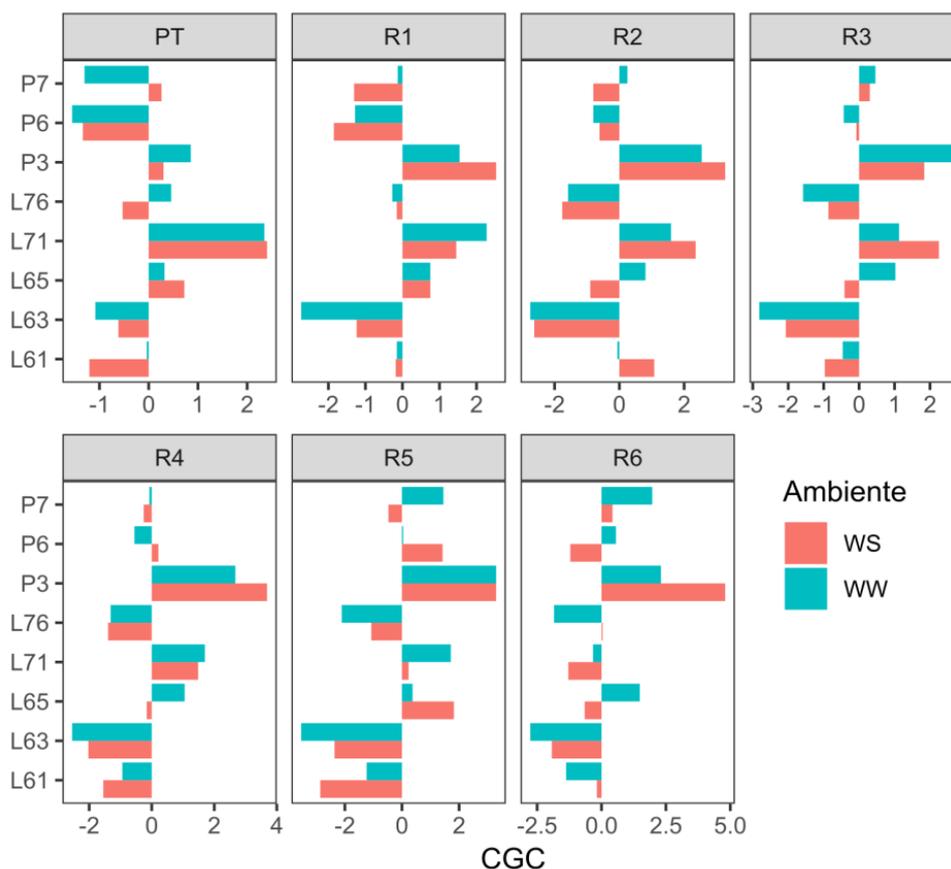


Figura 7. Estimativas dos efeitos da capacidade geral de combinação (CGC) entre linhagens S₇ de milho-pipoca, sob condições de déficit hídrico (WS) e de irrigação normal (WW), para avaliações de índice de verde (SPAD) durante o ciclo da cultura.

SPAD: índice de verde, medidos nas fases de pré-pendoamento (VPT), florescimento (R1), grãos leitosos (R2), pastosos (R3), farináceos (R4), farináceos-duros (R5) e maturidade fisiológica (R6).

Os genitores L61, L71 e P7 destacaram-se com estimativas positivas de CGC para CE (Figura 6). Entre eles, P7 foi o único com estimativas positivas para RG. Consequentemente, P7 também apresentou estimativas positivas para VP. Além dele, L76 (maior CGC para RG) e L61 (maior CGC para CE) foram os genitores de maior estimativa positiva para VP. Estes resultados são indicativos de que cruzamentos com estes genitores podem proporcionar maiores volumes de pipoca, tanto em condição de cultivo em déficit hídrico, quanto em cultivo sob condição irrigada.

Com ênfase nos genitores com melhores estimativas de CGC, tem-se que a linhagem P7, além de estimativas positivas para RG, CE e VP, também expressou CGC positiva e alta para NGF e CESP, bem como para todas as características morfológicas (AP, CPT e DC) (Figura 6) e para as medidas de

SPAD ao final do ciclo (Figura 7), indicando perspectiva de aumento no *stay green* dos híbridos. O genitor L76 apresentou estimativas de CGC positivas para rendimento de grãos e seus componentes, nos dois regimes hídricos, o mesmo ocorrendo com CPT e DC. Já o genitor L61, apesar dos valores positivos expressos para CE e VP, não apresentou estimativas positivas para as outras características, apenas uma alta CGC negativa para P100. Este resultado indica que a linhagem L61 tende a proporcionar redução no tamanho dos grãos nos híbridos, o que pode provocar aumento proporcional na capacidade de expansão, devido a forte e negativa correlação entre as duas características (Cabral et al., 2016). Por fim, vale destacar o genitor P3, que apesar de apresentar estimativas mais negativas de CGC para CE, o que provavelmente provocou a ocorrência de valores negativos CGC para VP no déficit hídrico, foi um genitor com elevadas estimativas positivas de CGC para os componentes de rendimento, características morfológicas e todas as medidas de SPAD, para ambos os regimes hídricos.

Considerando o monitoramento do verde da planta por SPAD, observou-se que os genitores P3 e L71 nas condições normais de irrigação apresentaram uma alta CGC positiva, o que tende a proporcionar híbridos com maior índice de verde durante todo o ciclo, exceto L71 no final do ciclo (SPAD-R6), cujos resultados de CGC não diferiram muito da média geral dos cruzamentos, ou seja, nos cruzamentos com L71 o período de *stay green* foi em geral, médio (Figura 7). Por outro lado, os genitores P7, L65 e P6 apresentaram uma maior CGC ao final do ciclo, mantendo os híbridos verdes por mais tempo, ao passo que L63, L76 e L61 apresentaram baixas estimativas de CGC e/ou altas estimativas negativas, principalmente L63 e no final do ciclo, demonstrando inferioridade destes últimos em relação aos demais. De modo geral, não houve alteração desses resultados entre os dois regimes hídricos estudados. Apenas, no déficit hídrico, P3 foi muito superior aos demais genitores ao final do ciclo (maior estimativa de CGC positiva para *stay green*). As estimativas de CGC para o genótipo L71 reduziram mais precocemente, sendo próxima a média em R5 e altamente negativa em R6. As linhagens L65 e P6 apresentam estimativas de CGC que contribuem para aumentar o *stay green* dos genótipos, mas em período anterior, especificamente no estágio de grãos farináceos-duros (SPAD-R5). Os demais genitores

apresentaram valores com baixas estimativas ou negativas de CGC, principalmente L63, demonstrando inferioridade em ambos os ambientes.

5.3.3. Concentração dos efeitos não-aditivos dos híbridos sob déficit hídrico e irrigação normal

As estimativas dos efeitos da capacidade específica de combinação fornecem informações sobre a concentração de genes de efeitos não-aditivos e podem ser interpretados como o desvio do híbrido ao que seria esperado com base na CGC dos seus genitores. Apesar de haver significância na interação CEC x AMB para RG (Tabela 4), as principais diferenças nas estimativas de CEC entre os regimes hídricos recaíram sobre três híbridos com maiores estimativas no WW (L65/L76, L71/L76 e L61/L63), bem como o de maior estimativa no WS (L76/P7) e uma combinação que apresentou bidirecionalidade de sinal (L71/P3), com baixos valores absolutos (Figura 8). Além disso, os híbridos de maiores estimativas positivas de CEC em um regime hídrico não foram os mesmos no outro. Por outro lado, as combinações com valores negativos de CEC para RG apresentavam o mesmo comportamento no outro regime hídrico ou estimativas com baixos valores absolutos (Figura 8). Portanto, mesmo que a seleção dos melhores híbridos baseada na CEC não seja eficiente para os dois regimes hídricos, a eliminação daqueles com piores desempenhos pode ser eficaz.



Figura 8. Estimativas dos efeitos da capacidade específica de combinação (CEC) associadas aos cruzamentos entre linhagens S₇, sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW), para as características agrônômicas e morfológicas.

RG: rendimento de grãos; CE: capacidade de expansão; VP: volume de pipoca expandida por hectare; NGF: número médio de grãos por fileira; CESP: comprimento de espiga; P100: massa de 100 grãos; AP: altura média de planta; CP: comprimento médio do pendão; e DC: diâmetro médio de colmo.

Rendimento de grãos é uma característica tipicamente dominante e altas produções dos híbridos são decorrentes de grandes desvios de dominância. Não por acaso, os híbridos com as maiores estimativas de CEC para RG nos dois

estados hídricos foram L71/L76 e L61/L65. L71/L76 apresentou entre as maiores médias de produção (2,35 t.ha⁻¹ no WS e 4,31 t.ha⁻¹ no WW) (Figura 8). Por sua vez, a média de produção de L61/L65 ficou abaixo da média geral no WS e próximo a ela no ambiente WW. Contudo, em ambos os casos, as estimativas de CEC para CE foram negativas, com média abaixo do recomendado (< 30 mL.g⁻¹) (MAPA, 2020).

Os efeitos de CEC foram significativos para CE, além de que a magnitude dos componentes quadráticos indicarem maior importância para os efeitos não-aditivos. Por outro lado, a interação entre ambientes não foi significativa, não havendo, pois, efeitos diferenciais da restrição de água no solo em cultivo com milho-pipoca sobre as estimativas dos efeitos de s_{ij} da capacidade de expansão dos grãos (Tabela 4). Os híbridos L65/P7, L61/L76 e L76/P7 apresentaram as médias de CEC mais elevadas entre os regimes hídricos. Todos expressaram valores superiores a 28 mL.g⁻¹ e foram compostos por um genitor com estimativa de CGC positiva (L61 e P7). Já a combinação L71/P7 apresentou o maior desvio negativo da CEC e, curiosamente, esse cruzamento foi oriundo dos genitores de maiores estimativas de CGC. Ademais, estes quatro híbridos foram às combinações que apresentaram os valores mais discrepantes do que seria esperado com base na média da CEC parental. Assim sendo, a grande maioria dos cruzamentos apresentaram estimativas de CEC com valores absolutos baixos para CE (< 2,95). Portanto, houve poucas combinações com efeitos elevados de CEC. Mesmo assim, a complementação alélica gerou tanto desvios positivos quanto negativos sobre a característica, provocando dominância bidirecional. Entretanto, não é possível, com base nas informações de CEC, trazer à baila melhores explicações sobre a ocorrência de efeitos não-aditivos superiores para CE, considerando-se sê-la predominantemente aditiva (Burnham Larish e Brewbaker, 1999; Pereira e Amaral Júnior, 2001; Jele et al., 2014; Cabral et al., 2015; Schwantes et al., 2017; Mafra et al., 2018). De todo modo, sabe-se que a morfologia do grão e sua composição físico-química (não avaliadas neste estudo) têm grande influência sobre a capacidade de expansão (Sharma e Pandey, 2016; Ziegler et al., 2020). As interações que podem ocorrer entre cruzamentos, modificando estas características, talvez sejam a chave para explicar a presença ou a ausência da dominância na CE. Isto posto, os efeitos de dominância para CE

precisam ser mais bem entendidos, identificando as causas da dominância e de como podem ser explorados em um programa de melhoramento de milho-pipoca.

O volume de pipoca expandida por hectare (VP) é obtido pela multiplicação entre o rendimento de grãos e a capacidade de expansão (Amaral Júnior et al., 2016). Apesar de haver significância na interação CEC x AMB para RG, esta interação não foi significativa para VP (Tabela 4). Este resultado facilitou a seleção dos melhores híbridos para os dois regimes hídricos (L61/L76, L65/P7 e L76/P7) (Figura 8). Além disso, estes maiores valores corresponderam aos híbridos com estimativas de CEC positivas para RG e CE, concomitantemente. Apesar disto, a relação entre VP e RG foi muito maior, para quase todas as estimativas de CEC ambas as características apresentaram o mesmo sinal, em ambos os ambientes. Apenas um híbrido no ambiente WS e dois no regime WW apresentaram sinais trocados para essas duas características (Figura 8). Em todo caso, a principal condicional para a seleção dos melhores híbridos por meio de VP é a observação dos valores individuais RG e CE, assim, não seria selecionado um híbrido com estimativa baixa ou negativa para uma dessas características (Lima et al., 2016). Com isso, uma combinação a destacar entre os melhores híbridos foi o par L65/P7, que apresentou baixa estimativa de CEC para RG no ambiente WW, além do que sua estimativa de média para RG no ambiente WS esteve abaixo da média geral.

Em ambos os regimes hídricos, quando os efeitos de CEC eram positivos para RG, no geral, eles eram positivos para os componentes de rendimento (NGF, DESP, CESP e P100) e para AP (Figura 8). L65/P7 e L76/P7 foram os híbridos com valores mais elevados e positivos de estimativas de CEC para RG nos ambientes WW e WS. Também, para WW e WS, respectivamente, essas mesmas combinações apresentaram elevadas estimativas positivas de CEC para NGF, DESP, CESP, P100 e AP. Os valores de CEC para CPT não mostraram correspondência com os valores de CEC para RG, vez que tanto estimativas positivas quanto nas negativas foram encontradas nos híbridos com CEC elevada para RG. Esta correspondência entre estimativas de CEC positivos da CE e VP com as demais características não ocorrem (CE) ou foram pouco evidentes (VP).

No geral, as estimativas de CEC para SPAD foram mais elevadas nas avaliações finais (R5 e R6), demonstrando que os efeitos não-aditivos podem ser mais importantes para o *stay green* (Figura 9). O híbrido L65/P7 (melhor CEC

para RG no ambiente WW) apresentou estimativa de CEC para SPAD mais elevada no *stay green* no ambiente WW. As CECs para as avaliações de SPAD no WS não estiveram associadas às estimativas positivas para RG no WW; entretanto, no geral, os híbridos com os maiores valores de CEC para RG (L76xP7, L71/L76 e L61/L65) apresentaram estimativas de CEC positivas para SPAD (Figura 9). A combinação L76/P7 (maior CEC para RG no ambiente WS), apesar de apresentar estimativas positivas em todas as avaliações de SPAD, não foi o híbrido com os valores mais elevados durante o *stay green* (SPAD R5 e R6), mas apresentou maiores estimativas de CEC para os períodos de estresse hídricos mais elevados (SPAD R1 e R4). Neste sentido, as maiores estimativas de CEC podem ter reduzido à degradação da clorofila do híbrido, mantendo um potencial fotossintético no período de estresse, o qual pode ter condicionado a maiores CEC para RG.

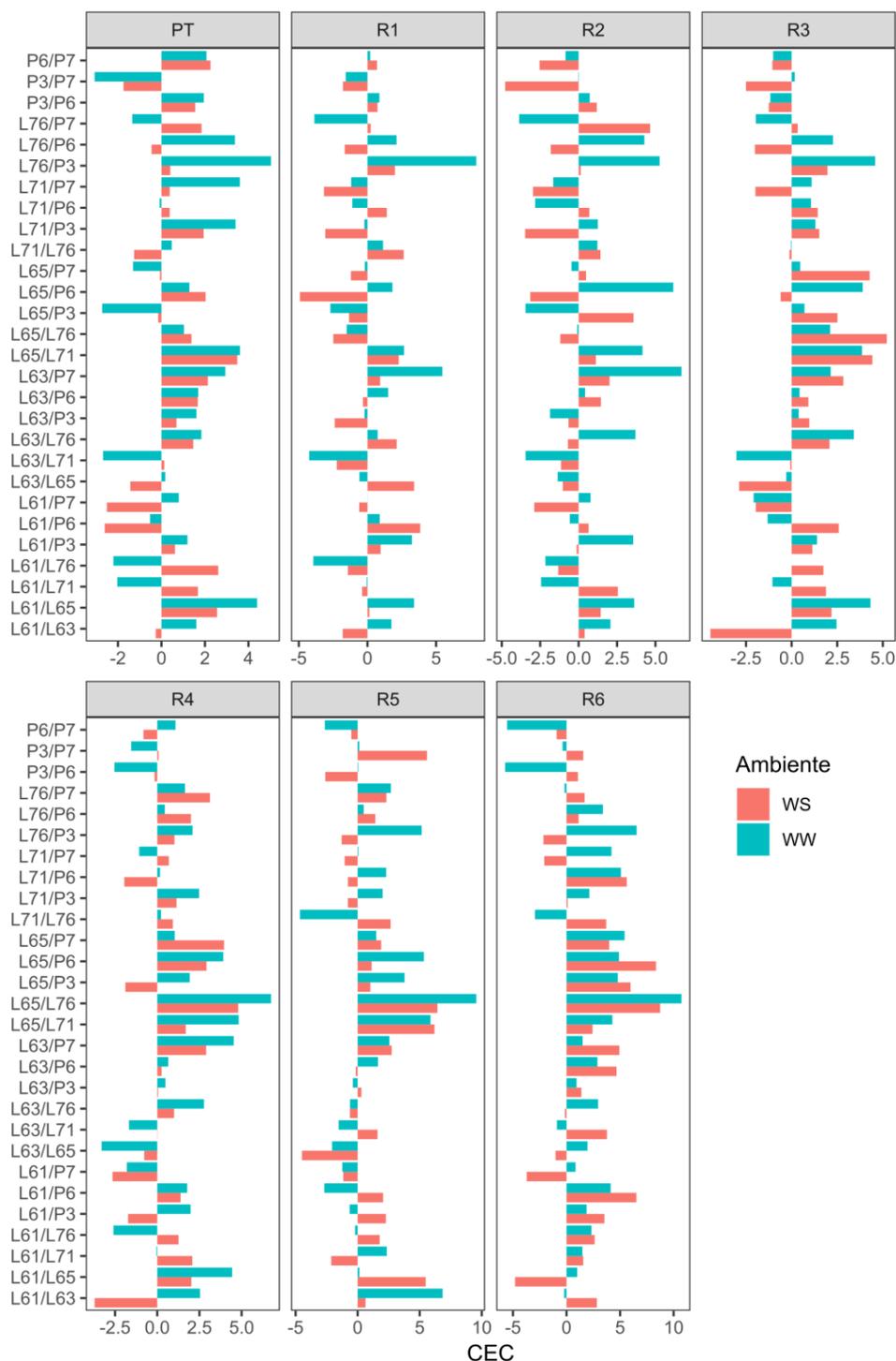


Figura 9. Estimativas dos efeitos da capacidade específica de combinação (CEC), associados ao cruzamento entre linhagens S₇ de milho-pipoca, sob condições de déficit hídrico (WS) e de irrigação normal (WW), para avaliações de índice de verde (SPAD) durante o ciclo da cultura.

SPAD: índice de verde, medidos nas fases de pré-pendoamento (VPT), florescimento (R1), grãos leitosos (R2), pastosos (R3), farináceos (R4), farináceos-duros (R5) e maturidade fisiológica (R6); NDVI: índice de vegetação por diferença normalizada, medidos nas fases florescimento (R1) e grãos farináceos.

5.4. Herança de caracteres de importância econômica linhagens s7 de milho-pipoca sob condições de déficit hídrico e irrigação normal

5.4.1. Ajuste do Modelo Aditivo-dominante

As restrições impostas para a utilização do modelo proposto por Hayman (1954) foram avaliadas por testes de suficiência do modelo aditivo-dominante. Dessa forma, com exceção de VP, em WS, de P100, em WW e de DESP, em ambos os ambientes, a não rejeição da hipótese $H_0: b:1$ para a regressão e de $H_0: B:b-1:0$, após a rotação dos eixos, evidencia a validade das pressuposições impostas pela metodologia (Tabela 6). Isso indica à validade do modelo aditivo-dominante nos estudos genéticos da quase a totalidade das características avaliadas, tendo sido desconsideradas nas demais análises as características que não atenderam às pressuposições do modelo.

Tabela 6. Testes de suficiência do modelo aditivo-dominância do dialelo de Hayman, baseado em análise de regressão linear de \widehat{W} em função de \widehat{V} , das características agronômicas do milho-pipoca, sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW).

Característica	WS		WW	
	Regressão	Rotação dos Eixos	Regressão	Rotação dos Eixos
	t ($H_0: \beta = 1$)	F = t ² ($H_0: \beta = 0$)	t ($H_0: \beta = 1$)	F = t ² ($H_0: \beta = 0$)
CE	-1,18 ^{ns}	-0,27 ^{ns}	-1,44 ^{ns}	0,01 ^{ns}
RG	-0,20 ^{ns}	-0,53 ^{ns}	-0,28 ^{ns}	-0,42 ^{ns}
VP	-2,67 [*]	0,94 ^{ns}	-0,87 ^{ns}	0,10 ^{ns}
CESP	-0,84 ^{ns}	0,32 ^{ns}	0,12 ^{ns}	0,79 ^{ns}
DESP	-1,96 [*]	1,13 ^{ns}	-2,18 [*]	1,09 ^{ns}
NGF	-0,99 ^{ns}	0,30 ^{ns}	-0,16 ^{ns}	-0,33 ^{ns}
P100	-1,04 ^{ns}	0,62 ^{ns}	-2,14 [*]	1,36 ^{ns}

*: significativo em 5 % de probabilidade; e ^{ns}: não significativo pelo teste *t* e *F*. CE: capacidade de expansão; RG: rendimento de grãos; VP: volume de pipoca expandida por hectare; CESP: comprimento de espiga; DESP: diâmetro de espiga; NGF: número médio de grãos por fileira; e P100: peso de 100 grãos.

De modo geral, na análise dialélica de Hayman (1954) a maioria das restrições impostas pelo modelo são plenamente atendidas para a característica base para a seleção, quando um pequeno número de genitores ($p < 10$) está envolvido, utiliza-se do efeito fixo para genótipos; assim, as estimativas dos parâmetros genéticos são pouco comprometidas pelas falhas nas pressuposições (Cruz et al., 2012). Entretanto, quando várias características são analisadas ao mesmo tempo, dificilmente as pressuposições do modelo aditivo-dominante serão atendidas para todas as variáveis. De acordo com Cruz et al. (2012), neste caso, pode haver uma distribuição direcionada dos alelos que regulam a característica, ocasionando o não enquadramento ao modelo aditivo-dominante.

5.4.2. Efeitos Aditivos e de Dominância

Por meio das estimativas do grau médio de dominância, verificou-se efeitos de dominância completa para CE, em ambas as condições hídricas e para P100, para a condição de déficit hídrico. Para as demais características, em WS e WW, o grau médio de dominância foi superior a 1,2, indicando efeitos de sobredominância (Tabela 7). Estes resultados estão em concordância com as estimativas dos componentes associados aos efeitos de dominância e aditividade (Tabela 8), na qual, houve evidência de maior importância, na maioria das vezes, dos componentes associados aos efeitos da dominância (\tilde{H}_1 , \tilde{H}_2 e \hat{h}^2) do que dos componentes associados aos efeitos aditivos (\tilde{D}), em ambos os ambientes, para todas as características avaliadas, o que é confirmado pelos valores negativos de $\tilde{D} - \tilde{H}_1$, para todas as características, em WW e WS. Nestes casos, a dominância é o tipo de ação gênica principal que está atuando sobre as características estudadas.

Tabela 7. Estimativas de parâmetros genéticos e não-genéticos, de acordo com a análise dialélica de Hayman (1954), das características agrônômicas do milho-pipoca, sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW).

WS	CE	RG	CESP	NGF	P100
Grau Médio da Dominância ($\sqrt{\tilde{H}_1/\tilde{D}}$)	1,15	2,73	1,52	1,79	1,07
Distribuição dos Alelos-Simetria ($\tilde{H}_2/4\tilde{H}_1$)	0,19	0,20	0,24	0,22	0,20
Relação Dominantes/Recessivos ($\sqrt{4\tilde{D}\tilde{H}_1} + \tilde{F} / \sqrt{4\tilde{D}\tilde{H}_1} - \tilde{F}$)	1,74	1,47	1,20	1,23	1,36
Número mínimo de Genes ou bloco gênicos com Dominância (\tilde{h}^2/\tilde{H}_2)	-0,04	3,34	2,48	2,22	1,62
Coeficiente de determinação no sentido Restrito	0,5	0,32	0,33	0,37	0,57
Coeficiente de determinação no sentido Amplo	0,84	0,93	0,78	0,87	0,87
WW	CE	RG	CESP	NGF	VP
Grau Médio da Dominância ($\sqrt{\tilde{H}_1/\tilde{D}}$)	1,02	2,19	1,35	1,28	2,41
Distribuição dos Alelos-Simetria ($\tilde{H}_2/4\tilde{H}_1$)	0,14	0,22	0,22	0,23	0,22
Relação Dominantes/Recessivos ($\sqrt{4\tilde{D}\tilde{H}_1} + \tilde{F} / \sqrt{4\tilde{D}\tilde{H}_1} - \tilde{F}$)	2,48	1,62	1,62	1,70	1,42
Número mínimo de Genes ou bloco gênicos com Dominância (\tilde{h}^2/\tilde{H}_2)	-0,08	3,74	3,81	4,85	4,15
Coeficiente de determinação no sentido Restrito	0,56	0,2	0,33	0,32	0,19
Coeficiente de determinação no sentido Amplo	0,83	0,94	0,81	0,83	0,87

CE: capacidade de expansão; RG: rendimento de grãos; CESP: comprimento de espiga; NGF: número médio de grãos por fileira; P100: peso de 100 grãos; e VP: volume de pipoca expandida por hectare.

Tabela 8. Estimativas dos componentes genéticos e não genéticos, de acordo com a análise dialélica de Hayman (1954), das características agronômicas do milho-pipoca, sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW).

Parâmetro	CE	RG	CESP	NGF	P100
$\tilde{\epsilon}$	2,94	0,03	0,34	3,12	0,29
\tilde{D}	26,20	0,17	1,24	16,58	2,78
\tilde{H}_1	34,74	1,27	2,88	52,86	3,21
\tilde{H}_2	26,08	1,00	2,76	46,27	2,59
\tilde{h}^2	-1,04	3,35	6,86	102,64	4,19
\tilde{F}	16,31	0,18	0,34	6,12	0,92
$\tilde{D} - \tilde{H}_1$	-8,54	-1,10	-1,64	-36,28	-0,43

WW					
Parâmetro	CE	RG	CESP	NGF	VP
$\tilde{\epsilon}$	3,07	0,04	0,31	3,57	62,27
\tilde{D}	34,47	0,46	1,92	27,46	248,96
\tilde{H}_1	36,16	2,23	3,48	45,21	1445,54
\tilde{H}_2	20,08	1,94	3,08	41,40	1298,81
\tilde{h}^2	-1,51	7,26	11,73	200,87	5394,04
\tilde{F}	29,99	0,48	1,23	18,24	210,20
$\tilde{D} - \tilde{H}_1$	-1,69	-1,76	-1,56	-17,75	-1196,57

CE: capacidade de expansão; RG: rendimento de grãos; CESP: comprimento de espiga; NGF: número médio de grãos por fileira; P100: peso de 100 grãos; e VP: volume de pipoca expandida por hectare. $\tilde{\epsilon}$: componente de variância ambiental; \tilde{D} : componente de variância associado aos efeitos aditivos; \tilde{H}_1 e \tilde{H}_2 : componentes de variância associados aos desvios de dominância; \tilde{h}^2 : componente quadrático determinado como a diferença média entre híbridos e pais; \tilde{F} : componente associado à covariância entre efeitos aditivos e não-aditivos; e $\tilde{D} - \tilde{H}_1$: componente que expressa a diferença entre efeitos genéticos aditivos.

A maioria das características apresentaram valores de simetria alélica próximo a 0,25 (Tabela 7), o que indica que os alelos estão distribuídos de maneira simétrica entre os genitores. Entretanto, CE apresentou valores muito abaixo de 0,25 o que pode indicar que os alelos não estão distribuídos de maneira simétrica. Diante disso, na relação entre genes dominantes/recessivos (Tabela 7), a característica CE apresentou predominância das formas homozigotas dominantes – 1,74 no WS e 2,47 em WW – o que confirma que os alelos não estão distribuídos de maneira simétrica. As demais características apresentaram

valores maiores que um, embora próximo, demonstrando uma leve tendência ao predomínio de genes dominantes nos genitores, mas muito próximos à simetria.

Por meio das estimativas de número de genes, destaca-se que, em geral, no ambiente WS, o número de genes/blocos gênicos envolvidos no controle dos caracteres foi inferior quando comparados com o ambiente WW (Tabela 7). Em ambos os ambientes, a CE não apresentou genes ou genes/blocos gênicos com dominância. A característica RG, em WS, apresentou em torno de três genes; para as demais características, próximo a dois genes/blocos gênicos foram estimados. Em WW, o número de genes envolvidos foi em torno de cinco para NGF e próximo de quatro para as demais características (Tabela 7).

O coeficiente de determinação no sentido restrito para o caractere CE, em WW, foi moderadamente superior (0,56) àquele valor encontrado em WS (0,50) (Tabela 7). Para os demais caracteres observados, esse mesmo coeficiente expressou maiores valores em WS (Tabela 7). Por outro lado, para o coeficiente de determinação no sentido amplo observou-se que apenas o caractere NGF expressou valor superior no WS (0,87), quando comparado ao WW (0,83). Os valores de coeficiente de determinação no sentido restrito variaram de 0,32 para RG a 0,57 para P100, em WS e de 0,19 para VP a 0,56 para CE, em WW. O coeficiente de determinação no sentido amplo variou de 0,84 para CE a 0,93 para RG, em WS, e de 0,81 para CESP a 0,94 para RG, em WW (Tabela 7).

Todas as características avaliadas expressaram valores em magnitudes próximas entre as condições hídricas para todos os parâmetros (Tabela 7) e componentes genéticos (Tabela 8). Por outro lado, para CE (Tabelas 7 e 8) os resultados foram controversos em relação à expressão dos efeitos aditivos e de dominância. O grau médio de dominância (Tabelas 7) e estimativas dos componentes genéticos (Tabelas 8) expressaram superioridade da dominância, enquanto o número de genes com dominância e o alto coeficiente de determinação no sentido restrito (Tabelas 7) indicam aditividade.

Diante dos resultados apresentados anteriormente, o grau médio de dominância revelou efeitos de dominância completa sobre CE em ambas às condições hídricas. Isso indica que a média dos híbridos se assemelha à média do melhor genitor em cruzamento. Entretanto, Silva et al. (2010) e Schwantes et al. (2017), estudando a herança dessa característica em condições de irrigação normal, diagnosticaram efeitos de dominância parcial. Estes valores de

dominância parcial também são sugeridos pela maioria dos estudos dialélicos com milho-pipoca, que em quase sua totalidade, têm revelado a ação aditiva para CE (Burnham Larish e Brewbaker, 1999; Jele et al., 2014; Cabral et al., 2015; Schwantes et al., 2017; Mafra et al., 2018), como já discutido na seção 5.3.1. Todavia, Babu et al. (2006) avaliando esse mesmo caractere utilizando de mapeamento por marcadores SSR, revelaram que há QTLs tanto de ação gênica dominante quanto parcialmente dominante. Por sua vez, Oliveira et al. (2018) e Santos et al. (2020), em estudos dialélicos sobre CE, revelaram ação gênica de dominância.

Em contraste com o preconizado por Oliveira et al. (2018) e Santos et al. (2020), CEC e com os valores de grão médio de dominância, no que se refere a CE, o número de genes dominantes foi próximo a zero (-0,04 no WS e -0,08 no WW), revelando não existir alelos que expressem dominância nos genes que controlam a CE. Aliado a este resultado, os valores de coeficiente de determinação no sentido restrito foram superiores a 50 %, portanto, por estas estimativas o efeito aditivo está presente em maior proporção em relação aos efeitos não-aditivos, independente da condição hídrica. Estes resultados são similares aos encontrados por Silva et al. (2010) e Schwantes et al. (2017). Nestes casos, Silva et al. (2010) sugerem a ocorrência de herança do tipo aditiva, na qual os métodos intrapopulacionais serão mais eficazes no melhoramento da característica. Esse fato também foi preconizado por trabalhos base em milho-pipoca, como Burnham Larish e Brewbaker (1999) e Pereira e Amaral Júnior (2001), definindo a capacidade de expansão como de efeito aditivo.

Baseado nos resultados encontrados para CE, tanto os efeitos aditividade quanto dominância estavam presentes na característica. Coan et al. (2019) estudando herança da capacidade de expansão, por meio de cruzamentos entre milho-pipoca e milho comum do tipo *flint*, sugerem que podem ocorrer dois tipos de herança para a característica: um grande gene com ação aditiva, em conjunto com poligenes com ação gênica aditiva e de dominância (herança mista), e outra apenas com poligenes aditivos e de dominância. Em ambos os tipos, as duas formas de ação gênica estão presentes (herança mista). Assim, a ação gênica de aditividade parece ainda ser o modo principal sobre CE, apesar da possibilidade de se observar dominância em igual ou menor proporção. Estes resultados

também entram em consonância com os achados de Babu et al. (2006). Portanto, sugere-se a ocorrência de herança mista na expressão da CE.

Ressalta-se, por outro lado, que normalmente a CE é característica que apresenta correlação negativa com RG (característica base para seleção dos genitores) e segundo Cabral et al. (2016) a correlação pode ser altamente negativa a moderada ou até mesmo nula (Ematné et al., 2016). Como também, a simetria alélica para a característica não ter sido atendida, mesmo que os testes de suficiência do modelo não tenham mostrado isso. Para que sejam tomadas conclusões mais assertivas no que diz respeito à herança da CE, o ideal seria a construção de um dialelo com a seleção dos genitores baseados nessa característica. Nenhum dos estudos de herança realizados que fazem inferência sobre CE foram obtidos por meio da seleção dos genitores discrepantes para CE (Silva et al., 2010; Schwantes et al., 2017), incluindo esta pesquisa.

Os efeitos de sobredominância são os mais importantes para RG, CESP e NGF nos dois ambientes e VP no WW e, por isso, explorar a heterose é uma solução genética promissora para mitigar o estresse ambiental causado por seca. A heterose foi um dos fatores mais importantes para o aumento exponencial no rendimento de grãos em milho nas últimas décadas (Tollenaar e Lee, 2006; Adebayo et al., 2017). Esse efeito gênico foi descrito para melhorar adaptação do milho comum a condições de estresse (Tollenaar, 2004; Tollenaar e Lee, 2006; Adebayo et al., 2017), dentre eles, a seca (Araus et al., 2010; Adebayo et al., 2017).

Os efeitos não-aditivos são mais importantes para rendimento de grãos e seus componentes (CESP e NGF). Genes expressando dominância, com baixos valores de coeficiente de determinação no sentido restrito e maior importância dos componentes associados aos efeitos da dominância sustentam essa afirmação. Com isso, a ação gênica de dominância, fator principal para determinar alta heterose, pode maximizar o ganho genético em condição de déficit hídrico (Adebayo et al., 2017). Portanto, a heterose é o fator a ser explorado para melhorar a adaptação ao estresse ambiental por seca em milho-pipoca para produção de grãos e seus componentes.

Dentre os componentes de rendimento de grãos, o P100 foi o único, em condição WS, que não apresentou efeito de sobredominância. Araus et al. (2010) estudaram a adaptação do milho comum sob condições de deficiência hídrica e

revelaram que a heterose com desvio para sobredominância para P100 é importante apenas sob condições de irrigação normal. Os autores explicam que os genitores, em WS, sofrem com a falta de fotoassimilados suficientes para enchimento dos grãos causado pelo seu menor *stay green*, sendo o híbrido menos efetivo no enchimento dos grãos neste ambiente. Acredita-se, assim, que no WS apesar do híbrido apresentar melhor poder adaptativo, o estresse é o limitante em seu desenvolvimento. Neste sentido, no presente trabalho, pode-se preconizar que os híbridos tiveram quase as mesmas limitações no enchimento dos grãos no WS as linhagens, visto que, em média, os híbridos apresentaram 9% a mais no P100. Entretanto, o número de grãos dos híbridos foi 39 % mais alto que as linhagens no WS. Nestes casos, Holá et al. (2017) sugerem que o maior desenvolvimento do híbrido se torna uma desvantagem quando o suprimento de água for limitado. Isso pode ser relacionado diretamente com a perda da capacidade fotossintética ou com a perda do potencial para translocar assimilados aos grãos na seca (Cairns et al., 2012).

A perda de vigor dos híbridos devido à falta de sobredominância do P100, um importante componente do RG, na condição WS pode ser prejudicial ao rendimento final. Araus et al. (2010) e Cairns et al. (2012) relataram que a redução no número e peso dos grãos são os principais fatores entre os componentes da produção que afetam a RG. Assim, a falta de sobredominância para P100 no WS pode ser apontada como um fator limitante para o RG, apesar de não ter ocorrido perdas elevadas para a característica neste estudo.

Observa-se uma redução no número de genes ou blocos gênicos envolvidos na expressão das características em WS, em relação ao WW. Esta redução pode estar relacionada com o menor rendimento dos genótipos na condição WS, não expressando seu potencial genético máximo (Fahad et al., 2017). O déficit hídrico causa menor desenvolvimento e produtividade das plantas, o que pode ser determinado em grande parte pelas relações negativas entre o potencial de produção e a capacidade de sustentar o rendimento sob escassez de água (Blum, 2009).

A exploração de híbridos é a opção para melhor adaptação do milho-pipoca ao déficit hídrico, sobretudo para RG e seus componentes. Todavia, deve-se considerar a herança mista da CE. A obtenção de linhagens a partir de genótipos melhorados, com maior frequência de alelos favoráveis para CE e que possibilite

maior valor *per se* da linhagem, é uma estratégia efetiva. Neste aspecto, o método de seleção recorrente recíproca torna-se uma estratégia mais apropriada, por capitalizar os efeitos aditivos e de dominância. Este método favorece a concentração de alelos aditivos com os ganhos dentro de cada população em melhoramento e permite ganhos entre populações com a dominância, explorando híbridos (Blum et al., 2009). Desta forma, é possível garantir uma melhor adaptação do milho-pipoca à deficiência hídrica, proporcionando um melhor rendimento, consorciado com uma melhor qualidade da pipoca pela maior capacidade de expansão.

5.4.3. Mérito Genético dos Pais e Limites Teóricos de Seleção

Os gráficos das análises de regressão linear de \widehat{W}_i (covariância entre médias de genitores e médias da *i*-ésima linhagem) em função de \widehat{V}_i (variância entre médias dentro da *i*-ésima linhagem, respectivamente) (Figura 10), permitem analisar a proporção de alelos aditivos e dominantes *D/R* por meio de distribuição dos genitores ao longo da reta de regressão para cada característica. Dessa forma, possibilita ordenar os genitores em ordem decrescente de dominância. Esta distribuição está baseada no princípio de que os genitores com maior número de genes dominantes apresentarão genótipos com mínima variância entre si (\widehat{V}_R , \widehat{V}_D) e mínima covariância genitor-progênie (\widehat{W}_R , \widehat{W}_D). Assim, quanto mais próxima a localização dos genótipos da origem da reta no gráfico de regressão linear, maior será a concentração de alelos dominantes. Esta informação de concentração dos alelos nos genitores também pode ser observada por meio do valor da soma $\widehat{W}_R + \widehat{V}_R$, na Figura 11, na qual, quanto maior o valor, maior é a concentração de alelos recessivos.

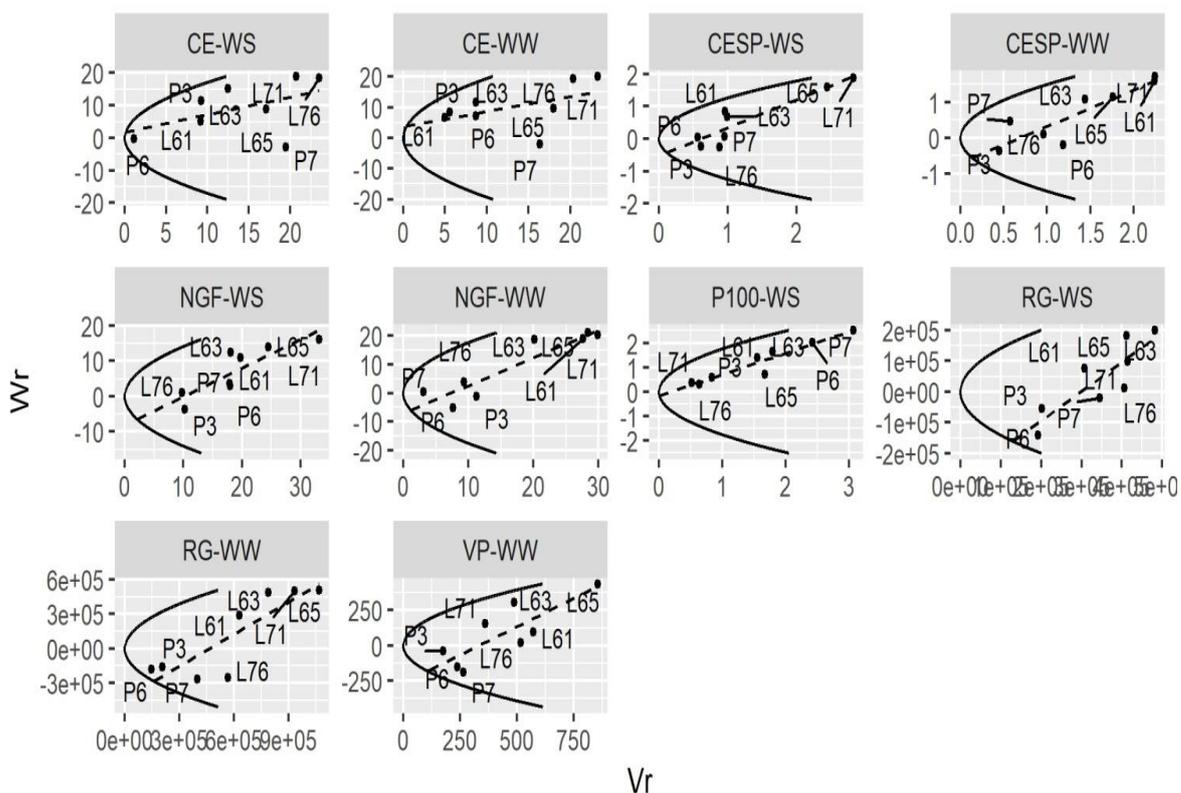


Figura 10. Reta e parábola estabelecidas pelas relações entre covariância entre médias de genitores e médias dos cruzamentos com o genitor (W_r), com a variância entre médias dos cruzamentos com o genitor (V_r), das características agrônômicas do milho-pipoca, sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW).

CE: capacidade de expansão; CESP: comprimento de espiga; NGF: número médio de grãos por fileira; P100: peso de 100 grãos; RG: rendimento de grãos; e VP: volume de pipoca expandida por hectare.

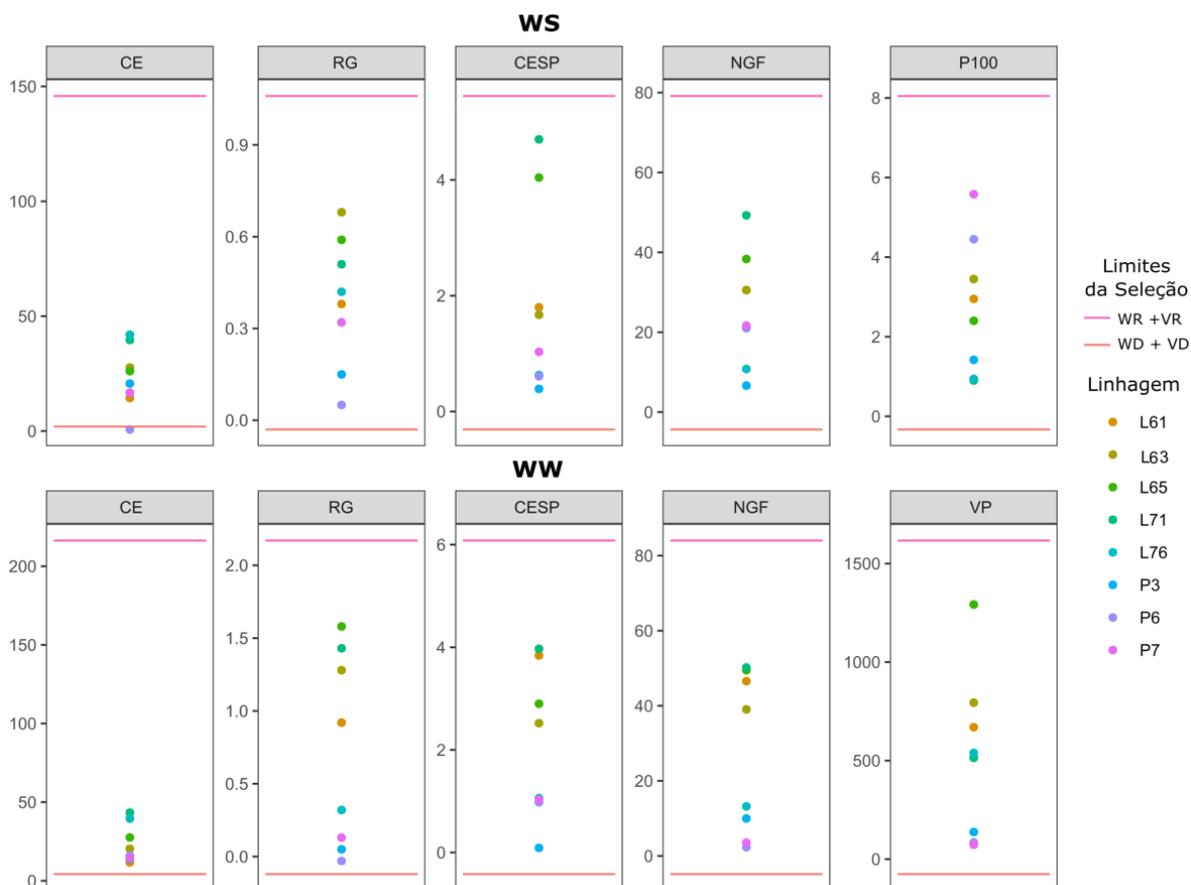


Figura 11. Mérito genético das linhagens decorrente da soma de covariância entre médias de genitores e médias dos cruzamentos do genitor (\widehat{W}_r), com a variância entre médias dos cruzamentos com o genitor (\widehat{V}_r) e sua relação aos limites teóricos da seleção para máxima concentração de alelos recessivos (WR + VR) e dominantes (WD + VD), para as características agrônômicas do milho-pipoca, sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW).
 CE: capacidade de expansão; RG: rendimento de grãos; CESP: comprimento de espiga; NGF: número médio de grãos por fileira; P100: peso de 100 grãos; e VP: volume de pipoca expandida por hectare.



Figura 12. Valores genotípicos das médias das linhagens S_7 para as características agrônômicas do milho-pipoca, sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW).

CE: capacidade de expansão; RG: rendimento de grãos; CESP: comprimento de espiga; NGF: número médio de grãos por fileira; P100: peso de 100 grãos; e VP: volume de pipoca expandida por hectare.

Em relação ao caractere CE, o genitor L71 apresentou a maior concentração de alelos recessivos no WW e a segunda maior no WS (Figura 11), situados próximo ao final da reta no gráfico (Figura 10) e, assim, é o detentor das maiores médias nos dois ambientes (Figura 12). Ademais, esse genitor foi aquele que apresentou a maior média e as maiores concentrações de alelos dominantes para P100 no WS. Estes resultados foram similares aos apresentados para CGC na Tabela 13.

Para os caracteres RG e seus componentes (Figura 11), os genitores com maior concentração de genes dominantes, próximo à origem da reta no gráfico de regressão linear (Figura 10) e, portanto, aqueles que apresentam os menores $\hat{W}_R + \hat{V}_R$, foram P6 para o caractere RG, em WS e WW e para NGF em WW; P3 para CESP em ambos os ambientes e NGF, em WS; e P7 para VP, em WW

(Figura 11). Em relação à média geral, os melhores genitores foram P3 para a característica RG em WS e WW; NGF e CESP em WS; e P7 para VP, CESP e NGF no WW (Figura 12). Estes resultados também foram similares aos apresentados para CGC na Figura 7.

A correlação entre Y_R e $(\widehat{W}_R + \widehat{V}_R)$ indica qual tipo de interação alélica intraloco é mais importante para a característica, isto é, dominante quando a correlação é negativa, ou recessiva quando a correlação é positiva (Tabela 14). Pelas análises de correlação entre Y_R e $(\widehat{W}_R + \widehat{V}_R)$, percebe-se que a CE apresentou valor próximo a zero, com ligeira tendência dos alelos recessivos serem mais importantes para a característica nos dois ambientes hídricos, isto é, em WS de $r : 0,01$ e em WW de $r : 0,06$ (Figura 13). Para os demais caracteres, em ambas as condições hídricas, os valores observados para a correlação foram altamente negativos, indicando que os alelos dominantes são os mais importantes (Figura 13).

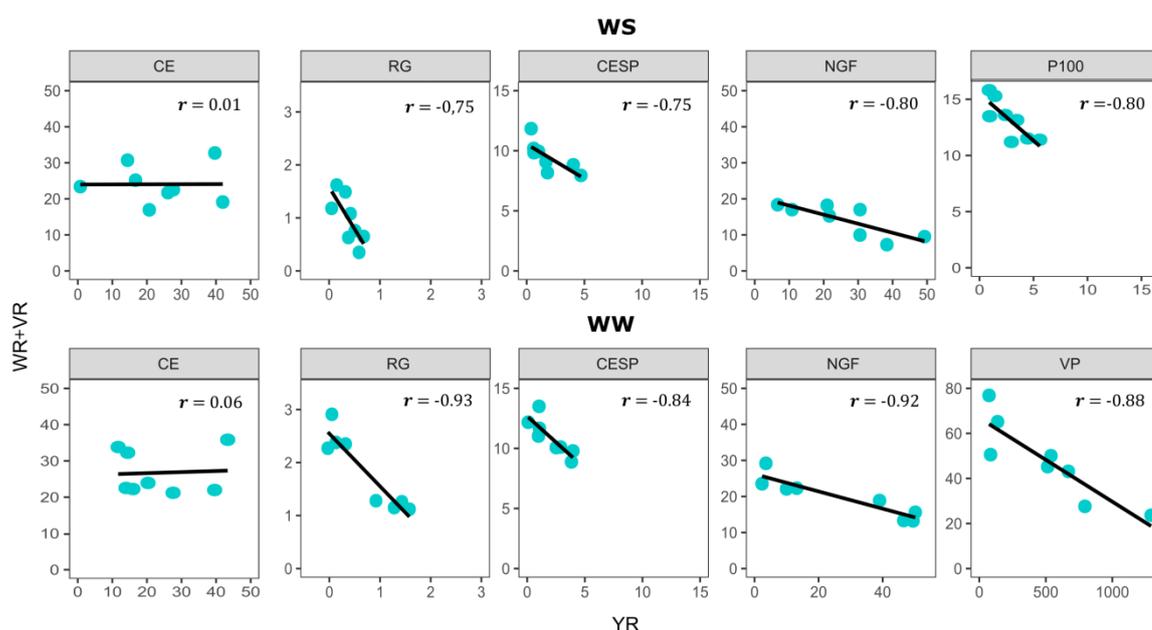


Figura 13. Correlação entre o valor genotípico médio das linhagens S₇ (YR) e a medida de concentração de genes dominantes ou recessivos (WR+VR) para as características agrônômicas do milho-pipoca, em condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW).

CE: capacidade de expansão; RG: rendimento de grãos; CESP: comprimento de espiga; NGF: número médio de grãos por fileira; P100: peso de 100 grãos; e VP: volume de pipoca expandida por hectare.

Considerando os limites teóricos da seleção, para a característica CE nos dois ambientes, há possibilidade de obtenção de linhagens com maior concentração de alelos nos segregantes dos genitores estudados, visto que os genitores não apresentaram $\widehat{W}_R + \widehat{V}_R$ (Figura 11) com valores superiores às estimativas de $\widehat{W}_R + \widehat{V}_R$ da Tabela 14. Para as demais características, tanto no WS quanto no WW, também há possibilidade de obtenção de segregantes superiores para todos os caracteres, visto que os genitores não apresentaram $\widehat{W}_R + \widehat{V}_R$ com valores inferiores às estimativas de $\widehat{W}_D + \widehat{V}_D$ da (Figura 11).

Os genes recessivos determinam a expressão da capacidade de expansão. Uma maior correlação positiva entre Y_R e $(\widehat{W}_R + \widehat{V}_R)$ foi mais evidente nos trabalhos de Silva et al. (2010) e Schwantes et al. (2018), mostrando que a grande maioria de genes recessivos determinam a expressão da característica. Considerando os genes recessivos como os mais importantes, o genitor L71 foi aquele que apresentou alta concentração de alelos recessivos (alto $\widehat{W}_R + \widehat{V}_R$) e alta média, sendo assim, o genitor de maior mérito para a característica, em ambos os ambientes. Os limites teóricos da seleção para genes recessivos $(\widehat{W}_R + \widehat{V}_R)$ são superiores ao encontrado no genitor, indicando que há possibilidade de obtenção de genitores com maiores valores de CE nas populações segregantes.

A baixa correlação entre Y_R e $(\widehat{W}_R + \widehat{V}_R)$ para CE é decorrente de algumas peculiaridades dos genitores nos ambientes de estudo – as linhagens com as melhores médias para a característica apresentaram, ora alta concentração de alelos recessivos, ora baixa concentração de alelos recessivos. O desempenho dos genitores foi similar no ambiente de déficit hídrico e em condições de irrigação normal. O número de genes que expressam dominância foi próximo a zero nos ambientes WS e WW para o caractere CE, reforçando a proeminência da ação aditiva para esta característica, embora não se descarte a influência da dominância, porém, de forma diminuta, consequenciando em herança mista para CE.

Os genes dominantes são aqueles determinantes da expressão da característica RG e seus componentes, independente da condição hídrica. Silva et al. (2010), em condição de irrigação normal, corroboram com esses resultados. As linhagens P3, P6 e P7 destacam-se como os genitores com as maiores concentrações de alelos dominantes, as quais apresentam baixa estimativa de $\widehat{W}_R + \widehat{V}_R$ e altas médias. Dessa forma, estes foram os genitores de elevado mérito

genético para as características, em ambos os ambientes avaliados. Os limites teóricos da seleção para genes dominantes ($\widehat{W}_D + \widehat{V}_D$) são inferiores aos encontrados para os genitores estudados, indicando que há possibilidade de obtenção de genótipos com maiores rendimentos nas populações segregantes derivadas do dialelo.

O genitor L71, de elevado desempenho para CE e P100, é um genótipo interessante para o melhoramento de plantas em ambas as condições hídricas, visto que pode melhorar a qualidade da pipoca com o aumento da expansão e do componente de rendimento da P100 em WS. Por outro lado, os genitores P3, P6 e P7 são os mais indicados para aumentos no rendimento de grãos e seus componentes.

Por conseguinte, a obtenção de linhagens das populações segregantes derivadas do dialelo pode proporcionar a geração de melhores genitores para as características estudadas no milho-pipoca. Essa pode ser uma estratégia exitosa para o programa de melhoramento, uma vez que os limites de seleção poderão ser atingidos em ambas as condições hídricas.

5.5. Seleção de híbridos para condições de déficit hídrico

A fim de selecionar os melhores híbridos, considerou-se a existência da falta de relação entre eficiência agronômica do uso da água (EUA) (mais produtivos) com a tolerância ao estresse hídrico (mais estáveis) (Kamphorst et al., 2018a). Assim, a seleção foi baseada na maior eficiência produtiva dos híbridos em ambas as condições estudadas. Para isso, os híbridos foram representados em um gráfico por meio da relação entre a produtividade de grãos sob a condição de WS e WW. A produtividade de grãos média dos híbridos em cada condição hídrica (CH) foi plotada para a formação dos quadrantes, sendo a – média superior a média geral em CH WS e WW; b – média superior a média geral em CH WS; c – média superior a média geral em CH WW; e d – média inferior a média geral em CH WS e WW. Adicionalmente, as médias das oito linhagens S7 genitoras também foram representadas no gráfico (grupo e) (Figura 14). Os híbridos L61/L76, L61/P3, L63/L76, L63/P3, L63/P7, L65/L76, L71/L76, L71/P7 e L76/P3 (Grupo a) foram classificados como EUA na condição WS e WW, quais foram considerados como superiores. O grupo “b” foi formado por genótipos que apresentam EUA apenas sob condição WS, enquanto, o grupo “c” foi formado por

híbridos EUA apenas nas condições de WW. Por fim, o grupo “d” foram os híbridos de menor EUA em ambas as CH. Todas as linhagens alocaram-se no quadrante iv, juntamente com os híbridos ineficientes, mostrando seu baixo desempenho *per se* para produtividade de grãos.

Por conseguinte, os híbridos alocados no grupo A, eficientes para RG para ambas às condições hídricas, foram comparados quanto à capacidade de expandir (Figura 15), Entre aqueles selecionados como superiores, apenas a combinação L61/L76 atendeu ao requisito mínimo de capacidade de expansão $> 30 \text{ mL.g}^{-1}$ (MAPA, 2021). Além disso, este híbrido apresentou a maior tolerância (mais estável entre as CH) dentro do grupo, com 35% de perda RG dada comparação em as CH. Portanto, recomenda-se a utilização do híbrido L61/L76 para as condições da região Norte fluminense.

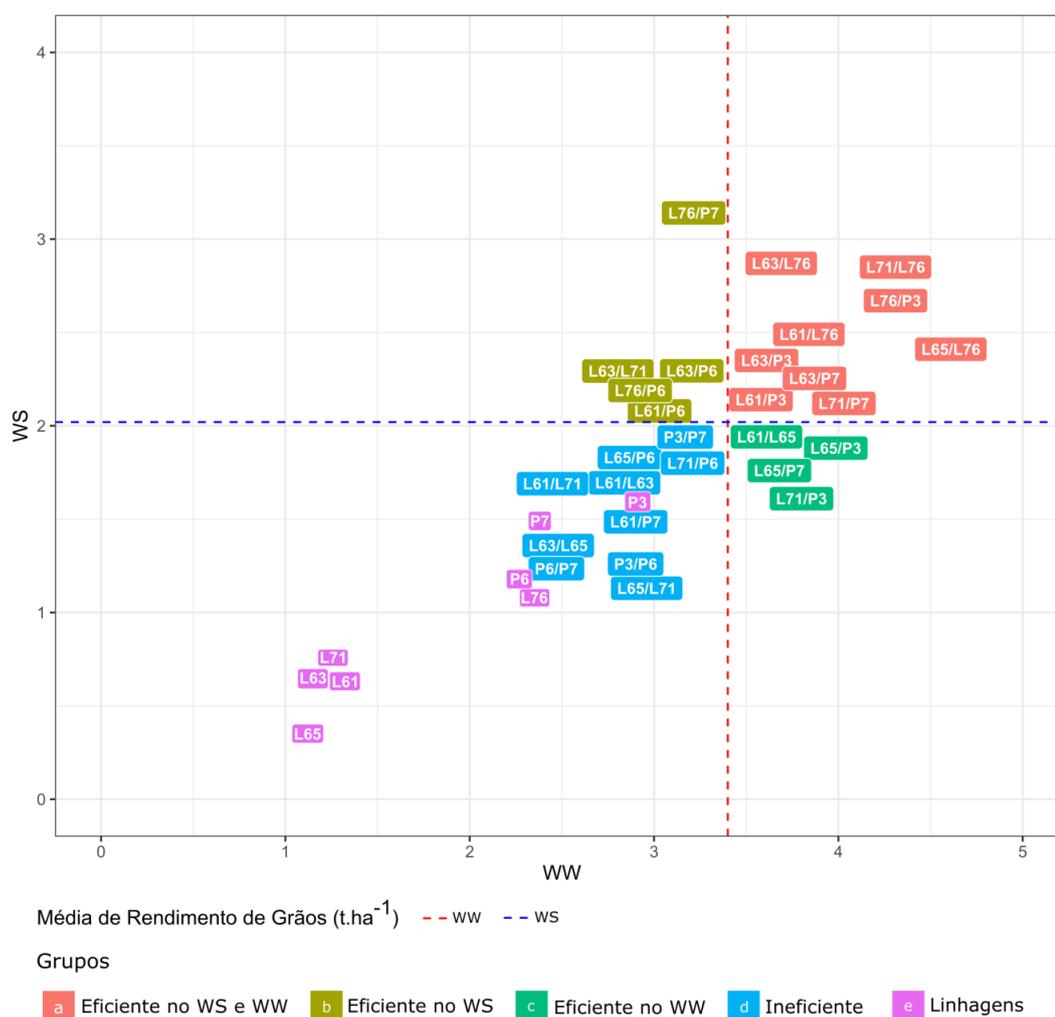


Figura 14. Eficiência para produtividade de grãos (t.ha^{-1}) de 28 híbridos de milho-pipoca e desempenho comparativo das oito linhagens genitoras, sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW).

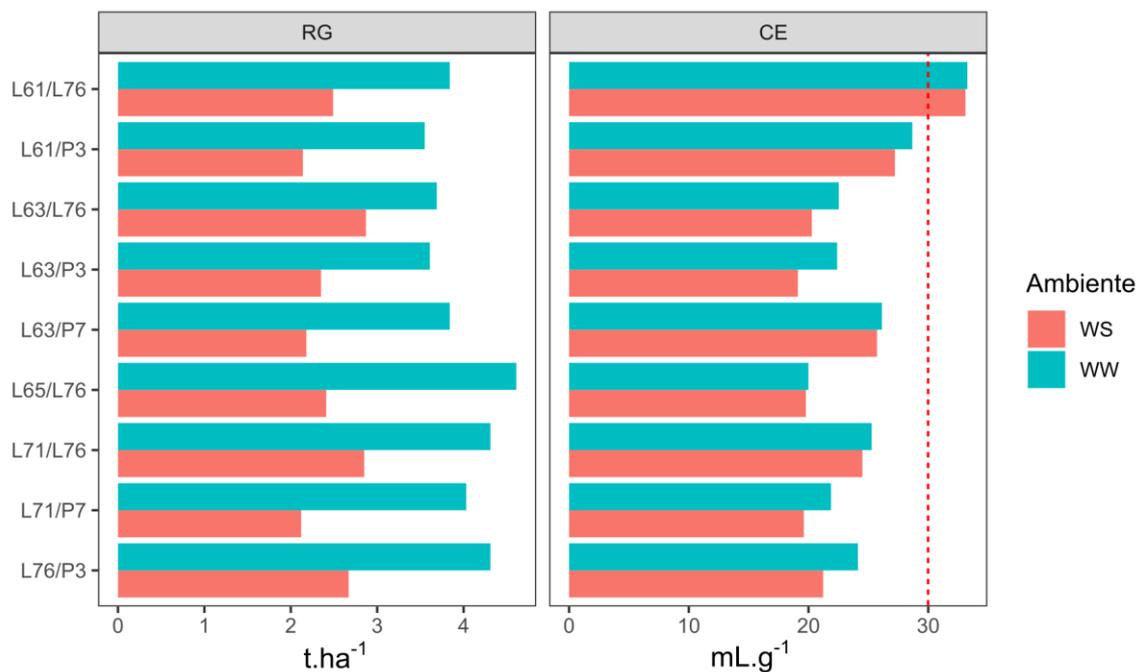


Figura 15. Rendimento de grãos e capacidade de expansão dos híbridos selecionados como eficientes para produtividade de grãos, sob condições de déficit hídrico (WS) e irrigação normal (WW).

A linha tracejada indica o mínimo recomendado para a capacidade de expansão.

6. CONCLUSÕES

Os mesmos métodos de melhoramento aplicados ao milho-pipoca em condições de irrigação normal podem ser aplicados para desenvolver genótipos superiores sob condição de déficit hídrico.

Tanto os efeitos aditivos quanto os não aditivos tiveram relevância na determinação das características morfológicas, agronômicas e de índice de verde no ambiente com e sem déficit hídrico. Entretanto, os efeitos não-aditivos foram mais importantes para a determinação das características em ambas as condições hídricas.

A sobredominância foi o efeito gênico predominante na expressão de rendimento de grãos e seus componentes, independentemente do regime hídrico. Nesse caso, ganhos genéticos podem ser alcançados explorando a heterose.

Para a capacidade de expansão, os efeitos de dominância e aditividade foram predominantes (herança mista). Assim, os métodos de seleção recorrente interpopulacional podem ser uma opção promissora para a obtenção de ganhos de seleção.

Os limites teóricos de seleção não foram ultrapassados e linhagens com melhores desempenhos podem ser obtidos a partir das populações segregadas do dialelo.

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 rendimento, sobretudo em ambiente com déficit hídrico.

Assim, recomenda-se a utilização do híbrido L61/L76 como eficiente no uso da água, para as condições da região Norte fluminense.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adebayo, M.A., Menkir, A. (2015) Combining ability of adapted and exotic drought-tolerant maize inbred lines under full irrigation and rainfed conditions in Nigeria. *J Crop Improv* 29: 117–130.
- 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.
- Altieri, M.A., Nicholls, C.I. (2017) The adaptation and mitigation potential of traditional agriculture in a changing climate. *Clim Change* 140: 33–45.
- Amaral Júnior, A.T., Santos, A., Gerhardt, I.F.S., Kurosawa, R.N.F., Moreira, N.F., Pereira, M.G., Gravina, G.A., Silva, F.H.L. (2016) Proposal of a super trait for the optimum selection of popcorn progenies based on path analysis. *Genet Mol Res* 15: 1–9.
- Anderson, R., Bayer, P.E., Edwards, D. (2020) Climate change and the need for agricultural adaptation. *Curr Opin Plant Biol* 56: 197–202.
- 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.
- Araus, J.L., Serret, M.D., Edmeades, G.O. (2012) Phenotyping maize for adaptation to drought. *Front Physiol* 3: 1–20.
- Araus, J.L., Slafer, G.A., Royo, C., Serret, M.D. (2008) Breeding for yield potential and stress adaptation in cereals. *CRC Crit Rev Plant Sci* 27: 377–412.
- Babu, R., Nair, S.K., Kumar, A., Rao, H.S., Verma, P., Gahalain, A., Singh, I.S., Gupta, H.S. (2006) Mapping QTLs for popping ability in a popcorn × flint corn cross. *Theor Appl Genet* 112: 1392–1399.
- Bänzinger, M. (2000) Breeding for drought and nitrogen stress tolerance in maize: From theory to practice.
- Beck, E.H., Fettig, S., Knake, C., Hartig, K., Bhattarai, T. (2007) Specific and unspecific responses of plants to cold and drought stress. *J Biosci* 32: 501–510.
- Bergamaschi, H., Dalmago, G.A., Comiran, F., Bergonci, J.I., Müller, A.G., França, S., Santos, A.O., Radin, B., Bianchi, C.A.M., Pereira, P.G. (2006) Deficit hídrico e produtividade na cultura do milho. *Pesqui Agropecuária Bras* 41: 243–249.
- Berger, B., Parent, B., Tester, M. (2010) High-throughput shoot imaging to study drought responses. *J Exp Bot* 61: 3519–3528.
- Betrán, F.J., Beck, D., Bänzinger, M., Edmeades, G.O. (2003) Secondary traits in parental inbreds and hybrids under stress and non-stress environments in tropical maize. *F Crop Res* 83: 51–65.
- Blankenagel, S., Yang, Z., Avramova, V., Schön, C.-C., Grill, E. (2018) Generating plants with improved water use efficiency. *Agronomy* 8: 194.
- Blum, A. (2009) Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE)

- is the target of crop yield improvement under drought stress. *F Crop Res* 112: 119–123.
- 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.
- Borém, A. (2005) Melhoramento de espécies cultivadas.
- Boretti, A., Rosa, L. (2019) Reassessing the projections of the World Water Development Report. *npj Clean Water* 2: 15.
- Borras, F., Seetharaman, K., Yao, N., Robutti, J.L., Percibaldi, N.M., Eyherabide, G.H. (2006) Relationship Between Popcorn composition and expansion volume and discrimination of corn types by using zein properties. *Cereal Chem J* 83: 86–92.
- Burnham Larish, L.L., Brewbaker, J.L. (1999) Diallel analyses of temperate and tropical popcorns. *MAYDICA* 44: 279--284.
- Cabral, P.D.S., Amaral Júnior, A.T., Freitas, I.L.J., Ribeiro, R.M., Silva, T.R.C. (2016) Cause and effect of quantitative characteristics on grain expansion capacity in popcorn. *Rev Ciência Agronômica* 47: 108–117.
- Cabral, P.D.S., Amaral Júnior, A.T., Pio Viana, A., Duarte Vieira, H., Freitas, I.L.J., Vittorazzi, C., Vivas, M. (2015) Combining ability between tropical and temperate popcorn lines for seed quality and agronomic traits. *Aust J Crop Sci* 9: 256.
- Cabrera-Bosquet, L., Albrizio, R., Nogués, S., Araus, J.L. (2011) Dual $\Delta^{13}C/\delta^{18}O$ response to water and nitrogen availability and its relationship with yield in field-grown durum wheat. *Plant Cell Environ* 34: 418–433.
- 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. (2007) Parâmetros genéticos de caracteres relacionados à tolerância à deficiência hídrica em milho tropical. *Bragantia* 66: 595–603.
- Castro, F.A., Campostrini, E., Netto, A.T., Gomes, M.M.A., 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.
- Cattivelli, L., Rizza, F., Badeck, F.-W., Mazzucotelli, E., Mastrangelo, A.M., Francia, E., Marè, C., Tondelli, A., Stanca, A.M. (2008) Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics. *F Crop Res* 105: 1–14.
- 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.
- Challinor, A.J., Koehler, A.-K., Ramirez-Villegas, J., Whitfield, S., Das, B. (2016) Current warming will reduce yields unless maize breeding and seed systems adapt immediately. *Nat Clim Chang* 6: 954–958.
- Coan, M.M.D., Pinto, R.J.B., Kuki, M.C., Amaral Júnior, A.T., Figueiredo, A.S.T., Scapim, C.A., Warburton, M. (2019) Inheritance study for popping expansion in popcorn vs. flint corn genotypes. *Agron J* 111: 2174–2183.
- Contreras, T.R., Díaz, L.G., Reyes, G.R. (2006) Geografía e historia cultural del maíz palomero toluqueño (*Zea mays everta*). *Cienc ergo-sum, Rev Científica Multidiscip Prospect* 13: 47–56.
- Costa, E.F.N., Santos, M.F., Moro, G.V., Alves, G.F., Souza Júnior, C.L. (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., Regazzi, A.J., Carneiro, P.C.S. (2012) *Modelos Biométricos Aplicados ao Melhoramento Genético*. Viçosa: UFV, 514p.
- Cunha, A.P.M.A., Zeri, M., Deusdará Leal, K., Costa, L., Cuartas, L.A., Marengo, J.A., Tomasella, J., Vieira, R.M., Barbosa, A.A., Cunningham, C., Cal Garcia, J.V., Broedel, E., Alvalá, R., Ribeiro-Neto, G. (2019) Extreme Drought Events over Brazil from 2011 to 2019. *Atmosphere (Basel)* 10: 642.
- 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
- Dar, Z.A., Lone, A.A., Alie, B.A., Ahangar, M.A., Ali, G., Abidi, I., Gazal, A., Lone, R.A. (2018) Combining ability analysis for yield and yield contributing traits in Popcorn (*Zea mays everta* L.) under temperate conditions. *J Pharm Phytochem* 7: 361–366.
- Daryanto, S., Wang, L., Jacinthe, P.-A. (2016) Global Synthesis of Drought Effects on Maize and Wheat Production. *PLoS One* 11: e0156362.
- 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.
- Dhliwayo, T., Pixley, K., Menkir, A., Warburton, M. (2009) Combining Ability, Genetic Distances, and Heterosis among Elite CIMMYT and IITA Tropical Maize Inbred Lines. *Crop Sci* 49: 1201.
- Dias, K.O.D.G., Gezan, S.A., Guimarães, C.T., Parentoni, S.N., Guimarães, P.E.O., Carneiro, N.P., Portugal, A.F., Bastos, E.A., Cardoso, M.J., Anoni, C. de O., Magalhães, J.V., 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.

- 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 a Seca em Milho para Uso em Melhoramento, Estudos Genômicos e Seleção Assistida por Marcadores. *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.
- Elliott, J., Deryng, D., Müller, C., Frieler, K., Konzmann, M., Gerten, D., Glotter, M., Flörke, M., Wada, Y., Best, N., Eisner, S., Fekete, B.M., Folberth, C., Foster, I., Gosling, S.N., Haddeland, I., Khabarov, N., Ludwig, F., Masaki, Y., Olin, S., Rosenzweig, C., Ruane, A.C., Satoh, Y., Schmid, E., Stacke, T., Tang, Q., Wisser, D. (2014) Constraints and potentials of future irrigation water availability on agricultural production under climate change. *Proc Natl Acad Sci* 111: 3239–3244.
- Ematné, H.J., Nunes, J.A.R., Dias, K.O.G., Prado, P.E.R., Souza, J.C. (2016) Estimate of genetic gain in popcorn after cycles of phenotypic recurrent selection. *Genet Mol Res*. doi: 10.4238/gmr.15026860
- Ertiro, B.T., Beyene, Y., Das, B., Mugo, S., Olsen, M., Oikeh, S., Juma, C., Labuschagne, M., Prasanna, B.M. (2017) Combining ability and testcross performance of drought-tolerant maize inbred lines under stress and non-stress environments in Kenya. *Plant Breed* 136: 197–205.
- Fahad, S., Bajwa, A.A., Nazir, U., Anjum, S.A., Farooq, A., Zohaib, A., Sadia, S., Nasim, W., Adkins, S., Saud, S., Ihsan, M.Z., Alharby, H., Wu, C., Wang, D., Huang, J. (2017) Crop Production under Drought and Heat Stress: Plant Responses and Management Options. *Front Plant Sci* 8: 1–16.
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., Basra, S.M.A. (2009) Plant Drought Stress: Effects, Mechanisms and Management. *In: Sustainable Agriculture*. Dordrecht: Springer Netherlands, p. 153–188
- Flexas, J., Carriquí, M., Nadal, M. (2018) Gas exchange and hydraulics during drought in crops: who drives whom?. *J Exp Bot* 69: 3791–3795.

- Galinat, W.C., Ciba-Geigy AG, B.S., Eberhart, S.A., Pendleton, J.W., Wijewardene, R., Moehr, P.J., others. (1979) Maize; Ciba-Geigy agrochemicals.
- 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.
- Gaut, B.S., d'Ennequin, M.L.T., Peek, A.S., Sawkins, M.C. (2000) Maize as a model for the evolution of plant nuclear genomes. *Proc Natl Acad Sci* 97: 7008–7015.
- Gerhardt, I.F.S., Amaral Junior, A.T., Pena, G.F., Guimarães, L.J.M., Lima, V.J., Vivas, M., Santos, P.H.A.D, Ferreira, F.R.A, Freitas, M.S.M., Kamphorst, S.H. (2019) Genetic effects on the efficiency and responsiveness to phosphorus use in popcorn as estimated by diallel analysis. *PLoS One* 14: e0216980.
- Griffing, B. (1956) Concept of General and Specific Combining Ability in Relation to Diallel Crossing Systems. *Aust J Biol Sci* 9: 462–493.
- Grobman, A., Bonavia, D., Dillehay, T.D., Piperno, D.R., Iriarte, J., Holst, I. (2012) Pre-ceramic maize from Paredones and Huaca Prieta, Peru. *Proc Natl Acad Sci* 109: 1755–1759.
- Hallauer, A.R., Carena, M.J., Miranda Filho, J.B. (2010) *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Springer,
- Hao, Z., Li, X., Liu, X., Xie, C., Li, M., Zhang, D., Zhang, S. (2010) Meta-analysis of constitutive and adaptive QTL for drought tolerance in maize. *Euphytica* 174: 165–177.
- Hayman, B.I. (1954) The analysis of variance of diallel tables. *Biometrics* 10: 235–244.
- Holá, D., Benešová, M., Fischer, L., Haisel, D., Hnilička, F., Hniličková, H., Jedelský, P.L., Kočová, M., Procházková, D., Rothová, O., Tůmová, L., Wilhelmová, N. (2017) The disadvantages of being a hybrid during drought: A combined analysis of plant morphology, physiology and leaf proteome in

- maize. *PLoS One* 12: e0176121.
- Jele, P., Derera, J., Siwela, M. (2014) Assessment of popping ability of new tropical popcorn hybrids. *Aust J Crop Sci* 8: 831–839.
- Kaman, H., Kirda, C., Sesveren, S. (2011) Genotypic differences of maize in grain yield response to deficit irrigation. *Agric Water Manag* 98: 801–807.
- Kamphorst, S.H., Amaral Júnior, A.T., Lima, V.J., Guimarães, L.J.M., Schmitt, K.F.M., Leite, J.T., Santos, P.H.A.D., Chaves, M.M., Mafra, G.S., Santos Junior, D.R., Cruz, C.D., Campostrini, E. (2019) Can Genetic Progress for Drought Tolerance in Popcorn Be Achieved by Indirect Selection?. *Agronomy* 9: 792.
- Kamphorst, S.H., Amaral Júnior, A.T., Lima, V.J., Santos, P.H.A.D., Rodrigues, W.P., Vivas, J.M.S., Gonçalves, G.M.B., Schmitt, K.F.M., Leite, J.T., Vivas, M., Mora-Poblete, F., Vergara-Díaz, O., Araus Ortega, J.L., Ramalho, J.C., Campostrini, E. (2020a) Comparison of Selection Traits for Effective Popcorn (*Zea mays* L. var. *Everta*) Breeding Under Water Limiting Conditions. *Front Plant Sci*. doi: 10.3389/fpls.2020.01289
- Kamphorst, S.H., Gonçalves, G.M.B., Amaral Júnior, A.T., Lima, V.J., Leite, J.T., Schmitt, K.F.M., Santos Junior, D.R., Santos, J.S., Oliveira, F.T., Corrêa, C.C.G., Rodrigues, W.P., Campostrini, E. (2020b) Screening of Popcorn Genotypes for Drought Tolerance Using Canonical Correlations. *Agronomy* 10: 1519.
- Kamphorst, S.H., Lima, V.J., Amaral Júnior, A.T., Schmitt, K.F.M., Leite, J.T., Carvalho, C.M., Silva, R.M.R., Xavier, K.B., Ferreira, F.R.A., Santos, P.H.A., Campostrini, E. (2018a) Popcorn breeding for water-stress tolerance or for agronomic water-use efficiency?. *Genet Mol Res*. doi: 10.4238/gmr18184
- Kamphorst, S.H., Lima, V.J., Schmitt, K.F.M., Leite, J.T., Azeredo, V.C., Pena, G.F., Santos, P.H.A.D., Júnior, D.R.S., Júnior, S.B. da S., Bispo, R.B., Santos, T.O., Khan, S., Amaral Júnior, A.T. (2018b) Water stress adaptation of popcorn roots and association with agronomic traits. *Genet Mol Res* 17: 1–14.

- Kistler, L., Maezumi, S.Y., Souza, J.G., Przelomska, N.A.S., Costa, F.M., Smith, O., Loiselle, H., Ramos-Madrugal, J., Wales, N., Ribeiro, E.R., Morrison, R.R., Grimaldo, C., Prous, A.P., Arriaza, B., Gilbert, M.T.P., Freitas, F.O., Allaby, R.G. (2018) Multiproxy evidence highlights a complex evolutionary legacy of maize in South America. *Science (80-)* 362: 1309–1313.
- Leng, G., Hall, J. (2019) Crop yield sensitivity of global major agricultural countries to droughts and the projected changes in the future. *Sci Total Environ* 654: 811–821.
- Leng, G., Huang, M. (2017) Crop yield response to climate change varies with crop spatial distribution pattern. *Sci Rep* 7: 1463.
- 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. (2009) Number of recombinations and genetic properties of a maize population undergoing recurrent selection. *Sci Agric* 66: 52–58.
- Lima, V.J., Amara Junior, A.T., Kamphorst, S.H., Pena, G.F., Leite, J.T., Schmitt, K.F.M., Vittorazzi, C., Almeida Filho, J.E., Mora, F. (2016) Combining ability of S3 progenies for key agronomic traits in popcorn: Comparison of testers in top-crosses. *Genet Mol Res*. doi: 10.4238/gmr15049319
- Linares, E. (1987) Seleção recorrente recíproca em famílias de meios-irmãos em milho pipoca (*Zea mays* L.). Universidade de São Paulo
- 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.
- Lobell, D.B., Burke, M.B., Tebaldi, C., Mastrandrea, M.D., Falcon, W.P., Naylor, R.L. (2008) Prioritizing Climate Change Adaptation Needs for Food Security in 2030. *Science (80-)* 319: 607–610.
- Lopes, M.S., Araus, J.L., van Heerden, P.D.R., Foyer, C.H. (2011) Enhancing

- drought tolerance in C4 crops. *J Exp Bot* 62: 3135–3153.
- 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.
- Mafra, G.S., Amaral Junior, A.T., Vivas, M., Santos, J.S. dos., Silva, F.H.L., Guimarães, A.G., Pena, G.F. (2018) The combining ability of popcorn S7 lines for Puccinia polysora resistance purposes. *Bragantia* 77: 519–526.
- Magalhaes, P. C., Durães, F. O. (2006). *Fisiologia da produção de milho*. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo-Circular Técnica (INFOTECA-E), 10p.
- Cruz, C.D., Regazzi, A.J., Carneiro, P.C.S. (2012) *Modelos Biométricos Aplicados ao Melhoramento Genético*. Viçosa: UFV, 514p.
- Malhi, G.S., Kaur, M., Kaushik, P. (2021) Impact of Climate Change on Agriculture and Its Mitigation Strategies: A Review. *Sustainability* 13: 1318.
- MAPA. (2020) Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. <https://www.gov.br/agricultura/pt-br/assuntos/insumos-agropecuarios/insumos-agricolas/sementes-e-mudas/registro-nacional-de-cultivares-2013-rnc-1/formularios-para-registro-de-cultivares>.
- Masuka, B., Araus, J.L., Das, B., Sonder, K., Cairns, J.E. (2012) Phenotyping for Abiotic Stress Tolerance in MaizeF. *J Integr Plant Biol* 54: 238–249.
- 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.
- Miranda Filho, J.B., Parterniani, E., Viegas, G.P. (1987) *Melhoramento e produção de milho*, v. 2.
- 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.

- Naumann, G., Alfieri, L., Wyser, K., Mentaschi, L., Betts, R.A., Carrao, H., Spinoni, J., Vogt, J., Feyen, L. (2018) Global Changes in Drought Conditions Under Different Levels of Warming. *Geophys Res Lett* 45: 3285–3296.
- Oliveira, G.H.F., Amaral, C., Revolti, L.T.M., Buzinaro, R., Moro, G.V. (2018) Genetic variability in popcorn synthetic population. *Acta Sci Agron* 41: 39497.
- Oliveira-Júnior, J.F., Gois, G., Terassi, P.M.B., Silva Junior, C.A., Blanco, C.J.C., Sobral, B.S., Gasparini, K.A.C. (2018) Drought severity based on the SPI index and its relation to the ENSO and PDO climatic variability modes in the regions North and Northwest of the State of Rio de Janeiro - Brazil. *Atmos Res* 212: 91–105.
- Park, D., Allen, K.G.D., Stermitz, F.R., Maga, J.A. (2000) Chemical Composition and Physical Characteristics of Unpopped Popcorn Hybrids. *J Food Compos Anal* 13: 921–934.
- 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.
- Price, A., Courtois, B. (1999) Mapping QTLs associated with drought resistance in rice: progress, problems and prospects. *Plant Growth Regul* 29: 123–133.
- Rahman, H., Pekic, S., Lazic-Jancic, V., Quarrie, S.A., Shah, S.M.A., Pervez, A., Shah, M.M. (2011) Molecular mapping of quantitative trait loci for drought tolerance in maize plants. *Genet Mol Res* 10: 889–901.
- Ramirez-Cabral, N.Y.Z., Kumar, L., Shabani, F. (2017) Global alterations in areas of suitability for maize production from climate change and using a mechanistic species distribution model (CLIMEX). *Sci Rep* 7: 5910.
- 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.
- Santos, A., Amaral Júnior, A.T., Fritsche-Neto, R., Kamphorst, S.H., Ferreira, F.R.A., Amaral, J.F.T., Vivas, J.M.S., Santos, P.H.A.D., Lima, V.J., Khan, S., Schmitt, K.F.M., Leite, J.T., Junior, D.R.S., Bispo, R.B., Santos, T.O., Oliveira,

- U.A., Guimarães, L.J.M., Rodriguez, O. (2019) Relative importance of gene effects for nitrogen-use efficiency in popcorn. *PLoS One* 14: e0222726.
- Santos, J.S., Souza, Y.P., Vivas, M., Amaral Junior, A.T., Almeida Filho, J.E., Mafra, G.S., Viana, A.P., Gravina, G.A., Ferreira, F.R.A. (2020) genetic merit of popcorn lines and hybrids for multiple foliar diseases and agronomic properties. *Funct Plant Breed J* 2: 33–47.
- 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* 53: 11–13.
- Schwantes, I.A., Amaral Júnior, A.T., Vivas, M., 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., Amaral Júnior, A.T., Gerhardt, I.F.S., Vivas, M., Lima e Silva, F.H., Kamphorst, S.H. (2017) Diallel analysis of resistance to Fusarium ear rot in Brazilian popcorn genotypes. *Trop Plant Pathol* 42: 70–75.
- Sharma, M., Pandey, G.K. (2016) Expansion and Function of Repeat Domain Proteins During Stress and Development in Plants. *Front Plant Sci.* doi: 10.3389/fpls.2015.01218
- Silva, N.C.A., Vidal, R., Ogliari, J.B., E. Costich, D., Chen, J. (2020) Relationships among American popcorn and their links with landraces conserved in a microcenter of diversity. *Genet Resour Crop Evol* 67: 1733–1753.
- Silva, V., Amaral Júnior, A., Scapim, C., Freitas Júnior, S., Gonçalves, L. (2010) Inheritance for economically important traits in popcorn from distinct heterotic groups by Hayman's diallel. *Cereal Res Commun* 38: 272–284.
- Singh, R. K., Chaudhary, B. D. (1979) *Biometrical methods in quantitative genetic analysis*. Ludhiana.

- Soylu, S., Tekkanat, A. (2007) Interactions amongst kernel properties and expansion volume in various popcorn genotypes. *J Food Eng* 80: 336–341.
- Sprague, G.F., Tatum, L.A. (1942) General vs. specific combining ability in single crosses of corn 1. *Agronomy Journal* 34: 923-932.
- Teixeira, F.F., Gomide, R.L., Albuquerque, P.E.P., Andrade, C.L.T., Leite, C.E.P., Parentoni, S.N., Guimarães, P.E.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.
- Tenaillon, M.I. (2004) Selection Versus Demography: A Multilocus Investigation of the Domestication Process in Maize. *Mol Biol Evol* 21: 1214–1225.
- Tollenaar, M.A.A.L.E.A. (2004) Physiological Basis of Heterosis for Grain Yield in Maize. *Crop Sci* 44: 2086–2094.
- 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.
- 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.
- Vogel, E., Donat, M.G., Alexander, L. V., Meinshausen, M., Ray, D.K., Karoly, D., Meinshausen, N., Frieler, K. (2019) The effects of climate extremes on global agricultural yields. *Environ Res Lett* 14: 054010.
- Weiss, J.L., Gutzler, D.S., Coonrod, J.E.A., Dahm, C.N. (2004) Long-term vegetation monitoring with NDVI in a diverse semi-arid setting, central New Mexico, USA. *J Arid Environ* 58: 249–272.
- Wellhausen, E. J. (1951) *Razas de maíz en México; origen, características y distribución* (No. 04; SB191. M2, W45.).

- Yuhas, A.N., Scuderi, L.A. (2009) MODIS-derived NDVI Characterisation of Drought-Induced Evergreen Dieoff in Western North America. *Geogr Res* 47: 34–45.
- 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.
- 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, A.R. (ed) *Specialty Corns*, 2.ed. Boca Raton-Florida: CRC Press, p. 199–234
- Ziegler, V., Timm, N.S., Ferreira, C.D., Goebel, J.T., Pohndorf, R.S., Oliveira, M. (2020) Effects of drying temperature of red popcorn grains on the morphology, technological, and digestibility properties of starch. *Int J Biol Macromol* 145: 568–574.
- Zilli, M., Scarabello, M., Soterroni, A.C., Valin, H., Mosnier, A., Leclère, D., Havlík, P., Kraxner, F., Lopes, M.A., Ramos, F.M. (2020) The impact of climate change on Brazil's agriculture. *Sci Total Environ* 740: 139384.
- Zinsly, J. R., Machado, J. A. (1987) Milho-pipoca. *Melhoramento e produção do milho* 2:413-421.