

**EFEITOS GÊNICOS E DE COMPLEMENTAÇÕES ALÉLICAS DE
CARACTERES FOLIARES E RADICULARES DE MILHO-PIPOCA
SOB DISTINTOS REGIMES HÍDRICOS**

MARCELO MOURA CHAVES

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE
DARCY RIBEIRO – UENF**

**CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ
FEVEREIRO – 2021**

EFEITOS GÊNICOS E DE COMPLEMENTAÇÕES ALÉLICAS DE
CARACTERES FOLIARES E RADICULARES DE MILHO-PIPOCA
SOB DISTINTOS REGIMES HÍDRICOS

MARCELO MOURA CHAVES

“Dissertação 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 Mestre em Genética e Melhoramento de Plantas”

Orientador: Prof. Antônio Teixeira do Amaral Junior

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ
FEVEREIRO – 2021

FICHA CATALOGRÁFICA

UENF - Bibliotecas

Elaborada com os dados fornecidos pelo autor.

C512

Chaves, Marcelo Moura.

EFEITOS GÊNICOS E DE COMPLEMENTAÇÕES ALÉLICAS DE CARACTERES FOLIARES E RADICULARES DE MILHO-PIPOCA SOB DISTINTOS REGIMES HÍDRICOS / Marcelo Moura Chaves. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2021.

101 f. : il.

Bibliografia: 73 - 89.

Dissertação (Mestrado 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. estresse hídrico. 2. heterose. 3. tolerância à seca. I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD - 631.5233

EFEITOS GÊNICOS E DE COMPLEMENTAÇÕES ALÉLICAS DE
CARACTERES FOLIARES E RADICULARES DE MILHO-PIPOCA
SOB DISTINTOS REGIMES HÍDRICOS

MARCELO MOURA CHAVES

“Dissertação 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 Mestre em Genética e Melhoramento de Plantas”.

Aprovada em 22 de fevereiro de 2021.

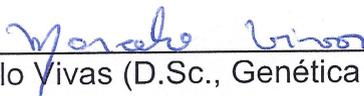
Comissão Examinadora:



Prof.ª Monique Moreira Moulin (D.Sc., Genética e Melhoramento de Plantas)
Instituto Federal do Espírito Santo – *Campus Alegre*



Prof. Weverton Pereira Rodrigues (D.Sc., Produção Vegetal)
Universidade Estadual da Região Tocantina do Maranhão – UEMASUL



Prof. Marcelo Vivas (D.Sc., Genética e Melhoramento de Plantas) - UENF



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

A Deus, fonte inesgotável de misericórdia, bondade e amor, por todas as graças alcançadas.

À minha família, especialmente aos meus amados pais Antônio Sebastião e Maria Moura e ao meu querido irmão Antônio Maciel.

Dedico

AGRADECIMENTOS

A Deus, por toda força, bondade, amor e nunca me desamparar;

Aos meus pais, Antônio Sebastião e Maria Moura, e ao meu irmão Antônio Maciel, pelo amor, carinho e apoio de sempre;

À Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, especificamente, ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, bem como a todo o corpo docente;

Ao secretário Daniel, por todo suporte, alegria, paciência e eficiência de sempre;

Ao meu orientador, Professor Antônio Teixeira do Amaral Junior, pela paciência, dedicação, incentivo, e valiosos ensinamentos durante esse período, contribuindo com a minha formação, pessoal e profissional;

À minha namorada, Andressa Mendes, pela paciência, carinho, amor, companheirismo ao longo dos anos e compreensão de sempre;

Aos professores, conselheiros e membros da banca examinadora, Marcelo Vivas, Weverton Pereira, Monique Moreira, Eliemar Campostrini e Geraldo de Amaral Gravina, pelas valiosas contribuições no desenvolvimento e melhoria deste trabalho;

Ao Dr. Samuel Kamphorst, pela paciência e disponibilidade sempre que solicitado, contribuindo significativamente para a conclusão deste trabalho;

Aos amigos Rysley e Sydney, com quem dividi apartamento; obrigado por todos os momentos de diversão, noites de estudo e brincadeiras, muito obrigado meus amigos;

Aos grandes amigos/irmãos, Rafael Nunes, Mariana Zandomênicó e Luana Vasconcelos, muito obrigado por todos os momentos de descontração, alegria, tristeza, trabalho árduo e estudo, levarei vocês sempre comigo. Onde quer que eu esteja, vocês estarão para sempre nas minhas melhores lembranças;

Aos grandes amigos, Yure Pequeno, André Alencar, Derivaldo Pureza e Fábio Tomaz, muito obrigado pela ajuda de sempre, por todo o apoio e todas as brincadeiras, guardarei vocês sempre em meu coração;

Aos amigos e colegas de laboratório, Gabrielle Mafra, Uéliton Alves, Shahid Khan, Jhean Torres, Valdinei Cruz, Valter Jário, Rosimeire Barbosa, Kátia Medeiros, Talles Oliveira, Divino Rosa, Pedro Diniz e Gabriel Moreno, por todos os momentos de trabalho, aprendizado e descontração;

Aos amigos, Júlio Saluci, Olívio, Silvério Paiva, Samira Alexandre, Ramom Moraes, Fernanda Valadares, Débora Evellin, Felipe, Mayara Cazadini, Juliana Saltires, Alexandre, Dandara, Guilherme, João Esdras, Géssica, Dalcirlei, Vivane, Marlene, Kelly, Assistony, Fernando, Kaliane Zaira, José Inácio, Alex, Cleo, Dieimes;

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

Enfim, a todos que de alguma forma, contribuíram para a conclusão desta etapa em minha vida.

SUMÁRIO

RESUMO	vii
ABSTRACT	ix
1. INTRODUÇÃO	1
2. OBJETIVO GERAL	4
2.1. Objetivos Específicos.....	4
3. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	5
3.1. Aspectos gerais da cultura do milho-pipoca	5
3.2. Deficiência hídrica na cultura do milho-pipoca.....	8
3.3. Deficiência hídrica e implicações no melhoramento genético de plantas	10
3.4. Características agronômicas, fisiológicas e radiculares relacionadas à deficiência hídrica na cultura do milho	11
3.5. Estudo da capacidade combinatória	14
4. MATERIAL E MÉTODOS	17
4.1. Material vegetal	17
4.2. Obtenção dos híbridos.....	18
4.3. Experimento em casa de vegetação.....	19
4.3.1. Preparo do substrato, semeadura, arranjo experimental e condições de crescimento	19
4.4. Caracteres avaliados	22
4.4.1. Medidas morfológicas, de pigmentos foliares, teor de N e composição estável de ¹³ C e ¹⁵ N.....	22
4.4.2. Medidas de trocas gasosas, estomáticas e de <i>status</i> hídrico	23
4.4.3. Caracteres radiculares.....	25
4.5. Análises estatísticas	25

4.6. Análise dialélica de Griffing (1956)	26
5. RESULTADOS	28
5.1. Análise de variância, valores de médias e estimativas de componentes quadráticos do dialelo	28
5.1.1. Caracteres morfológicos, pigmentos foliares, teor de N e composição estável de ¹³ C e ¹⁵ N	28
5.1.2. Capacidade geral (CGC), específica (CEC) de combinação, efeito recíproco (REC) e valores médios	30
5.2. Caracteres de trocas gasosas, estomáticos e de <i>status</i> hídrico	41
5.2.1. Capacidade geral (CGC), específica (CEC) de combinação, efeito recíproco (REC) e valores médios	43
5.3. Caracteres radiculares	55
5.3.1. Capacidade geral (CGC), específica (CEC) de combinação, efeito recíproco (REC) e valores médios	57
6. DISCUSSÃO	63
6.1. Caracteres morfológicos, pigmentos foliares, teor de N, composição estável de ¹³ C e ¹⁵ N	63
6.2. Caracteres de trocas gasosas, estomáticas e de <i>status</i> hídrico	65
6.3. Caracteres radiculares	67
6.4. Implicações em programas de melhoramento de milho-pipoca para condições de limitação hídrica	68
7. CONCLUSÕES	72
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	73

RESUMO

CHAVES, Marcelo Moura; M.Sc.; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro; Fevereiro de 2021. Efeitos gênicos e de complementações alélicas de caracteres foliares e radiculares de milho-pipoca sob distintos regimes hídricos. Orientador: Prof. Antônio Teixeira do Amaral Junior. Conselheiros: Marcelo Vivas, Geraldo do Amaral Gravina e Eliemar Campostrini.

O milho é considerado a terceira cultura alimentar mais importante do mundo, porém, tratando-se de milho-pipoca, os estudos ainda são incipientes, principalmente na temática relacionada ao déficit hídrico. Embora seja uma cultura suficientemente conhecida, todas as cultivares registradas são desenvolvidas para condições ideais de cultivo, o que torna instigante a busca por genótipos adaptados a condições de déficit hídrico. O presente trabalho teve como objetivo avaliar caracteres fisiológicos, de crescimento, do *status* hídrico e radiculares que possam estar envolvidos na expressão da heterose em milho-pipoca, bem como investigar os efeitos gênicos que controlam tais caracteres sob condições hídricas contrastantes, em quatro linhagens de milho-pipoca e suas combinações híbridas, incluindo os recíprocos, de acordo com o método I de Griffing (p^2). O experimento foi conduzido em casa de vegetação sob duas condições hídricas (CH) (déficit hídrico – WS; bem irrigada – WW), em blocos completos casualizados, com três repetições. Foi realizada a análise de variância individual e a conjunta, bem como a análise dialélica. Mensurou-se o crescimento, os pigmentos foliares, as trocas gasosas, eficiência no uso da água, o índice e a

densidade estomática, densidade de peso radicular (DPR), bem como da composição isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$). Para a maioria dos caracteres foi observado efeito significativo de genótipos (G) em ambas as CH, assim como para a interação G*CH, denotando a existência de variabilidade genotípica a ser explorada de forma vantajosa para o melhoramento, visando à adaptação de genótipos de milho-pipoca cultivados em ambientes com escassez de água. Como consequência do WS, reduções nas médias variaram de 4,28 % a 51,06 % para conteúdo relativo de água (CRA) e DPR na secção **d**, respectivamente, além de 17,09 % referente à taxa fotossintética (A) e 26,93 % em biomassa de parte aérea. Foram observados efeitos significativos de capacidade geral (CGC) e específica de combinação (CEC), e de efeito recíproco (REC) para a maioria dos caracteres, em ambas CH, com superioridade dos efeitos gênicos não-aditivos no controle dos caracteres também em ambas as CH, exceto para altura de planta (AP), área específica foliar (AEF) e $\delta^{13}\text{C}$, em WW. Em relação aos caracteres taxa fotossintética líquida (A), condutância estomática (g_s) e transpiração (E), houve estimativas superiores de REC em WS, em que as combinações híbridas L75 x P7 (A) e L61 x P6 (g_s , E) exibiram as maiores médias; por outro lado, o genitor P7 apresentou as maiores estimativas de CGC, em ambas CH. Em se tratando dos caracteres radiculares, maiores estimativas de CEC foram observadas em ambas as CH. A combinação híbrida P6 x L75 apresentou as maiores médias de DPR nas distintas secções, bem como incremento em biomassa da parte aérea em WS; por outro lado, em WW, a combinação L75 x P7 destacou-se pelas maiores médias, além de ganhos para A, g_s , E, Clor, Flav e IBN. De maneira geral, o genitor P6 apresentou as melhores estimativas para a razão entre peso da parte aérea e das raízes (PAR), assim como em DPR nas secções **a** e **e**; nas demais secções, o genitor L75 demonstrou-se promissor. Houve primazia dos efeitos gênicos não-aditivos no controle de maior parte dos caracteres de crescimento, fisiológicos e radiculares, evidenciando a superioridade dos híbridos para obter plantas mais tolerantes ao déficit hídrico. Em relação aos caracteres relacionados às trocas gasosas, a escolha do genitor feminino é essencial para se obter maior desempenho agrônômico na seca.

Palavras-chave: estresse hídrico, heterose, tolerância à seca.

ABSTRACT

CHAVES, Marcelo Moura; M.Sc.; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro; February 2021. Gene and allelic complementation effects of leaf and root traits in popcorn under different water availability. Advisor: Prof. Antônio Teixeira do Amaral Júnior. Co-advisors: Marcelo Vivas, Geraldo do Amaral Gravina and Eliemar Campostrini.

Corn is considered the third most important food crop in the world, however, in the case of popcorn, studies are still incipient, especially in the theme related to water stress. Although it is a sufficiently well-known crop, all registered cultivars are developed for ideal cultivation conditions, which does the search for genotypes adapted to water stress conditions instigating. The present study aimed to evaluate physiological and growth traits, water and roots status, that may be involved in the expression of heterosis in popcorn, as well as to investigate the gene effects that control such traits under contrasting water availability, in four inbred lines of popcorn and their hybrid combinations, including the reciprocal, according to Griffing's method I (p^2). The experiment was carried out in a greenhouse under two water conditions (CH) (water stress - WS; well irrigated - WW), in a completely randomized block design, with three replications. Individual and joint analysis of variance were performed, as well as diallel analysis. Growth, leaf pigments, gas exchange, water use efficiency, stomatal index and density, root weight density (DPR), as well as isotopic composition of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) were measured. For most traits, a significant effect of genotypes

(G) was observed in both water conditions (CH), as well as for the G*CH interaction, indicating the existence of genotypic variability to be explored in an advantageous way for breeding aiming at the adaptation of popcorn genotypes grown in environments with water scarcity. As a consequence of the WS, reductions in averages ranged from 4.28 % to 51.06 % for relative water content (CRA) and DPR in section **d**, respectively, in addition to 17.09 % referring to the photosynthetic rate (A) and 26.93 % in aerial biomass. Significant effects of general combining ability (CGC) and specific combining ability (CEC), and reciprocal effect (REC) were observed for most traits, in both CH, with the superiority of non-additive gene effects in the control of traits also in both CH, except for plant height (AP), specific leaf area (AEF) and $\delta^{13}\text{C}$, in WW. Regarding the traits net photosynthesis rate (A), stomatal conductance (g_s) and transpiration (E), there were higher estimates of REC in WS, in which hybrid combinations L75 x P7 (A) and L61 x P6 (g_s , E) showed the highest means; on the other hand, the P7 parent presented the highest CGC estimates, in both CH. In the case of root traits, higher estimates of CEC were observed in both CH. The hybrid combination P6 x L75 presented the highest averages of DPR in the different parts, as well as an increase in aerial biomass in WS; on the other hand, in WW, the combination L75 x P7 stood out for the largest averages, in addition to gains for A, g_s , E, Clor, Flav, and IBN. In general, the parental P6 presented the best estimates for the ratio between the shoot, and roots dry weight (PAR), as well as in DPR in sections **a e e**; in the other sections the parent L75 proved to be promising. The importance of non-additive gene effects in the control of most of the growth, physiological, and root traits, showing the superiority of the hybrids to obtain plants more water stress tolerant. Regarding the traits related to gas exchange, the choice of the female parent is essential to obtain greater agronomic performance in the drought.

Keywords: Water stress, heterosis, drought tolerance.

1. INTRODUÇÃO

No Brasil, o milho-pipoca é um alimento muito apreciado e consumido, sobretudo porque está associado a momentos de lazer e às salas de cinema (Freitas Júnior et al., 2009; Amaral Júnior et al., 2013; Lima et al., 2016). Em função do aumento da área plantada alcançar 223 % nos cinco últimos anos, existe no país um vasto mercado a ser explorado para a cultura do milho-pipoca (Kist et al., 2019). A grande vantagem do cultivo em relação ao milho comum é que tem alto valor agregado e pode gerar um retorno econômico três vezes maior (Freitas Júnior et al., 2009; Agriannual, 2015).

O mercado de sementes tem oferecido cultivares de milho com elevado potencial de rendimento sob ótima disponibilidade de água no solo. Contudo, no cenário atual de mudanças climáticas, é esperado cada vez mais, episódios severos de déficit hídrico que é o principal estresse para a produtividade agrícola, que poderá causar significativos prejuízos à agricultura, principalmente nas regiões tropicais e subtropicais (Golbashy et al., 2010; Romano et al., 2011; Cairns et al., 2012; Zia et al., 2012; Adebayo et al., 2014; Mendes et al., 2017; Gupta et al., 2020). A ocorrência de seca impulsiona a busca por genótipos adaptados a condições ambientais adversas, já que, em um futuro próximo, inevitável é esperado o cultivo em locais que apresentem restrições hídricas (Giaveno et al., 2007; Peters et al., 2011).

Em consequência da limitação hídrica no solo, uma série de mudanças fisiológicas e bioquímicas pode ser observada nas plantas. Entre as principais,

tem-se a redução da expansão foliar e da atividade metabólica celular, o fechamento estomático, a inibição fotossintética e a alteração na partição de carbono, dentre outras mudanças, as quais reduzem o rendimento das plantas (Dalal e Sharma, 2017).

A exploração da heterose tem sido descrita como fundamental para mitigar estresses ambientais, como a limitação hídrica (Araus et al., 2010; Chairi et al., 2016), fenômeno que tem sido mediador do melhor uso da água (Araus et al., 2010; Kamphorst et al., 2020). Chairi et al. (2016) descrevem efeitos de heterose para características fisiológicas relacionadas à fotossíntese e transpiração cumulativa e em características radiculares, em ambiente com limitação hídrica. Nesse sentido, a heterose tem sido observada no desenvolvimento inicial de plantas (Rockenbach et al., 2018), na fase juvenil (Chairi et al., 2016; Kamphorst, 2019) e em plantas adultas, por meio de maior acúmulo de biomassa e produção de grãos (Cairns et al., 2012), o que confere maior eficiência agrônômica no uso da água e/ou tolerância ao déficit hídrico.

A compreensão dos mecanismos fisiológicos e de características radiculares, associados à expressão da heterose, bem como a ação gênica associada a esses caracteres, podem abrir oportunidades para aumentar o potencial de rendimento de grãos e para a adaptação das plantas ao déficit hídrico. Para tal, analisar o comportamento entre genitores e suas combinações, obtidas por meio de cruzamentos dialélicos, fornecem informações importantes. Assim, torna-se possível estimar a capacidade geral (CGC) associada aos efeitos gênicos aditivos, e específica de combinação (CEC), relacionada aos efeitos gênicos não-aditivos (Cruz et al., 2014). Contudo, na avaliação da capacidade combinatória, há vários métodos, sendo o proposto por Griffing (1956) um dos mais empregados.

A identificação de efeitos de heterose e o entendimento da ação gênica envolvida é uma etapa fundamental para o desenvolvimento eficiente de programas de melhoramento genético, possibilitando a proposição de melhores estratégias para se obter ganhos genéticos consistentes (Silva et al., 2001; Derera et al., 2008; Hallauer et al., 2010; Cruz et al., 2014). Nesse sentido, os cruzamentos dialélicos são reconhecidos como eficientes em diferentes pesquisas, que visam ao conhecimento dos efeitos gênicos aditivos e não-aditivos (Silva et al., 2001; Lima et al., 2019).

Em relação à temática da deficiência hídrica, o Laboratório de Melhoramento Genético Vegetal (LMGV) da UENF, tem investido em pesquisas com a cultura do milho-pipoca para a compreensão de fenótipos radiculares e de caracteres fisiológicos que possam expressar heterose e que justifiquem o melhor desempenho agrônômico e fisiológico de híbridos em condições de seca, além de buscar compreender os efeitos gênicos no controle de caracteres relacionados à tolerância à seca e à eficiência no uso da água. Diante disso, objetivou-se avaliar as diferenças no crescimento, bem como quantificar pigmentos foliares, aferir o *status* de N, a composição isotópica de carbono e de nitrogênio, as trocas gasosas, o *status* hídrico e características radiculares que possam estar envolvidas na expressão da heterose em milho-pipoca em ambiente com escassez de água em contraste ao cultivo irrigado, bem como investigar o mecanismo genético que controla esses caracteres sob distintas condições hídricas.

2. OBJETIVO GERAL

O presente trabalho objetivou avaliar caracteres fisiológicos, de crescimento, do *status* hídrico e radiculares que possam estar envolvidos na expressão da heterose em milho-pipoca, bem como investigar os efeitos gênicos que controlam tais caracteres sob déficit hídrico e condição irrigada.

2.1. Objetivos Específicos

- ✓ Avaliar diferenças no crescimento, de pigmentos foliares, do *status* de N, da composição isotópica de carbono e de nitrogênio, das trocas gasosas, do *status* hídrico, e de características radiculares em linhagens e híbridos de milho-pipoca sob condições hídricas contrastantes;
- ✓ Estimar as capacidades combinatórias para os caracteres avaliados e compreender os efeitos gênicos sob distintas condições hídricas; e
- ✓ Propor diretrizes ao programa de melhoramento de milho-pipoca da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF), com base no efeito gênico de tais caracteres para a condução do programa na temática do déficit hídrico e posterior seleção de híbridos superiores.

3. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

3.1. Aspectos gerais da cultura do milho-pipoca

O milho-pipoca (*Zea mays* L. var. *Everta*), como os demais tipos de milho, pertence à Família Poaceae (Goodman e Smith, 1987), Subfamília Panicoide, Tribo Maydeae, gênero *Zea*, espécie *Zea mays* L., var. *everta* (Sturtev) L.H. Bailey (Galinat, 1979; Paterniani e Campos, 2005). Trata-se de plantas herbáceas, anuais, monóicas, alógamas e diplóides com $2n = 2x = 20$ cromossomos (Gaut et al., 2000).

Possui centro de origem no Continente Americano (Goodman, 1980; Buckler e Stevens, 2005), dado o registro de uso pelos indígenas da América Central e do Norte (Flint-Garcia, 2017). É considerada uma espécie de grande valor cultural e responsável por aglomerações indígenas em festas religiosas (Santiago Luz et al., 2005; Blake, 2015).

Há duas teorias mais aceitas sobre a origem do milho-pipoca; uma o associa à genealogia do milho “flint” e a outra, que foi originado do teosinte, sendo posteriormente modificado pelo homem, por meio de seleção massal com o passar dos anos (Galinat, 1977; Goodman e Smith, 1987; Heiser Jr, 1997; Bennetzen et al., 2001; Matteucci et al., 2009; Kistler et al., 2018). O milho-pipoca possui uma arquitetura vegetal particular, quando comparado ao milho comum, mesmo com menor porte; possui uma maior prolificidade, produzindo espigas e grãos menores, além de colmo mais frágil e fino, menor número de folhas, e menor resistência a estresses bióticos e abióticos (Sawazaki, 2001).

A principal característica que o diferencia dos demais tipos de milho é a sua capacidade de pipocamento ou pipoqueamento (Zinsly e Machado, 1987; Paterniani e Campos, 1999). Denominada capacidade de expansão, é compreendida pela razão entre o volume de pipoca expandida e o volume ou peso inicial dos grãos submetidos ao pipocamento (Lira, 1983; Guadagnin, 1996). A expansão ocorre devido à presença de aquecimento em torno de 180 °C, rompendo o pericarpo, formando assim a pipoca (Hoseney et al., 1983; Silva et al., 1993), que por sua vez, possui qualidade superior quanto maior for a capacidade de expansão (Sawazaki, 2001).

A integridade do pericarpo é considerada um fator de grande importância para a qualidade do grão do milho-pipoca, estando relacionado com a capacidade de expansão (Silva et al., 1993). Essa estrutura é a responsável por suportar a pressão exercida sobre o grão, no momento do pipocamento, cujo rompimento expõe o endosperma formando a pipoca (Silva et al., 1993). Quando o pericarpo sofre algum tipo de dano, trincamento ou rompimento, sua capacidade de expansão torna-se comprometida, fazendo com que a pipoca se expanda de forma parcial (Matta e Viana, 2001). De acordo com Machado (1997), fatores ambientais, como temperatura de secagem, presença ou não de danos mecânicos no pericarpo, teor de umidade inicial na colheita, teor de umidade final depois da secagem, propriedades físicas (tamanho do grão e massa específica) e idade fisiológica dos grãos, também possuem influência direta sobre a capacidade de expansão.

Entre as principais características desejáveis em uma cultivar de milho-pipoca está à alta capacidade de expansão, de maior interesse dos consumidores; sendo almejado um valor mínimo de 30 mLg⁻¹ (Matta e Viana, 2001; Sawazaki, 2001); bem como o alto rendimento de grãos, desejado pelos produtores (Amaral Júnior et al., 2010). Por conseguinte, um grande desafio para o melhoramento dessa cultura é obter ganhos concomitantes nestas duas principais características econômicas, sobretudo devido à existência de correlação negativa entre as mesmas (Willier, 1927; Brunson, 1937; Lima et al., 1971; Zinsly e Machado, 1987; Hallauer et al., 2001; Daros et al., 2004; Freitas Júnior et al., 2009; Hallauer et al., 2010; Cabral et al., 2016).

Utiliza-se o milho-pipoca, sobretudo para a alimentação humana, na forma de pipoca, a qual apresenta elevada rentabilidade, se comparada ao milho

comum e grande aceitação popular (Matta e Viana, 2001; Amaral Júnior et al., 2013; Cabral et al., 2016; Schwantes et al., 2018). Mundialmente, a cultura do milho-pipoca vem proporcionando elevados ganhos econômicos em estabelecimentos comerciais do ramo alimentício (Sweley et al., 2013). Em nível nacional, percebe-se a notória importância e a crescente demanda da cultura, em função do aumento da área plantada alcançar 223 % nos últimos cinco anos (Kist et al., 2019). Em nível regional, especificamente no Norte Fluminense, essa demanda foi evidenciada em pesquisas realizadas pelo Laboratório de Melhoramento Genético Vegetal (LMGV) da UENF, sendo constatados valores mensais superiores a cinco toneladas de milho-pipoca, que movimentam o comércio em carrinhos de pipoca na cidade de Campos dos Goytacazes – RJ (Lamego et al., 2019; Xavier et al., 2019).

Por alguns anos, a produção do milho-pipoca não atendeu ao consumo nacional, tornando-se necessária a importação de sementes e de grãos, principalmente dos Estados Unidos da América e da Argentina (Freitas Júnior et al., 2009). De acordo com Moterle et al. (2012), a importação de milho-pipoca devia-se, em grande parte, à limitação de cultivares, híbridos e variedades que conciliassem bom rendimento e qualidade da pipoca produzida.

Porém, com o aumento no número de cultivares nacionais registradas, observa-se uma redução na quantidade de sementes importadas da cultura (Rangel et al., 2008). No momento, existem 133 cultivares registradas no Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (MAPA), sendo apenas 28 destas desenvolvidas por instituições públicas, no caso, representadas somente pelo Instituto Agrônomo de Campinas (13) e pela Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (15) (Brasil, 2021).

De acordo com o Anuário Brasileiro do Milho (Kist et al., 2016), no ano de 2014, o Mato Grosso (MT) foi responsável por 80 % da produção brasileira. O Estado continua destacando-se como o maior produtor da cultura no Brasil, gerando aproximadamente 268,4 mil toneladas de grãos no ano de 2018 (Kist et al., 2018). Em 2019, o MT registrou aumento significativo de produção, com valores de 289,6 mil toneladas, perfazendo um incremento real de 7,92 % em relação à produção do ano anterior (Kist et al., 2019).

Como demonstrado anteriormente, o mercado atual de sementes tem oferecido cultivares com elevado potencial de rendimento. Para tanto, a condição

primordial é uma suplementação ótima de água no solo. No momento, não há cultivares adaptadas ao déficit hídrico no solo e, portanto, a seca é o fator abiótico que mais limita a produtividade agrícola de diversos cereais (Wang et al., 2003; Ghannoum, 2008; Romano et al., 2011; Adebayo et al., 2017; Araus et al., 2018), incluindo o milho-pipoca (Kamphorst et al., 2019; Lima et al., 2019; Kamphorst et al., 2020).

Utilizando-se como exemplo o milho comum, como a espécie mais próxima do milho-pipoca, sabe-se que apesar de se tratar de uma espécie C4, consome recursos hídricos em abundância. A quantidade de água média consumida por uma lavoura de milho comum está em torno de 600 mm durante o ciclo completo da cultura (Durães et al., 2004). Estima-se que 15 % das áreas ocupadas pela agricultura no Brasil sejam afetadas por deficiência hídrica espacial ou temporal, o que pode causar elevadas perdas agrícolas (Guimarães et al., 2013). Há previsões inquietantes para o ano de 2050, onde a área favorável para plantio de milho deverá ter redução de 15 % (Guimarães et al., 2013). Deixando o cenário ainda mais preocupante, adiciona-se a expectativa de aumento na população mundial para 9,6 bilhões de habitantes no mesmo ano, incrementando a demanda por alimentos (Fedoroff, 2015). Segundo Costa et al. (2009), as mudanças climáticas para a região Sudeste do Brasil, indicam condições desfavoráveis para a cultura do milho, na qual, tais condições poderão proporcionar reduções na produtividade potencial em cerca de 30 % para os anos 2050 e 2080, considerando os atuais genótipos e sem outras medidas de mitigação.

Como base no exposto, tornam ainda mais invocativas as pesquisas com iniciativas de desenvolver genótipos tolerantes ao déficit hídrico e/ou eficientes agronomicamente no uso da água e, mesmo, de compreender a herança de características relacionadas com a adaptação a ambientes com carência e irregularidade na distribuição de chuvas.

3.2. Deficiência hídrica na cultura do milho-pipoca

A baixa disponibilidade de água no solo promove a redução no fluxo deste recurso nos vegetais, causando a diminuição ou a paralisação de processos fisiológicos, a saber: redução da expansão foliar e de atividades metabólicas celulares, fechamento estomático, inibição fotossintética e alteração na partição

de carbono (Larche, 2000; Avramova et al., 2015; Binott, 2017; Dalal et al., 2017; Souza, 2017). As modificações fisiológicas e bioquímicas que ocorrem nas plantas, sob condições de deficiência hídrica, acarretam, sobretudo, a redução do rendimento final de grãos (Dalal et al., 2017).

Vale ressaltar que mesmo com as frequentes mudanças no cenário climático, as pesquisas científicas voltadas a superar os danos do déficit hídrico ainda são poucas, já que instituições públicas e privadas ainda trabalham timidamente nesse intento. Apesar disso, a busca por germoplasmas adaptados a ambientes estressantes em conteúdo de água tem sido cada vez mais eminente (Adebayo et al., 2014). Em nível nacional, com a cultura do milho comum, pesquisas correlatas têm sido realizadas por instituições, como a Universidade Federal de Viçosa (Silva et al., 2008; Souza et al., 2009), a Universidade de São Paulo (Câmara et al., 2007), a Universidade Federal do Piauí (Mendes et al., 2017) e a Embrapa Milho e Sorgo – Sete Lagoas (Teixeira et al., 2010; Dias et al., 2018).

Em relação ao milho-pipoca, a UENF vem desenvolvendo mais recentemente, estudos envolvendo o déficit hídrico (Kamphorst et al., 2018a; Kamphorst et al., 2018b; Kamphorst et al., 2019; Lima et al., 2019; Kamphorst et al., 2020). Em um desses estudos, foram avaliadas 20 linhagens S₇ de milho-pipoca, em condições de déficit hídrico e bem irrigada, para propor a discriminação quanto ao mérito genético de tolerância ao déficit e eficiência agrônômica no uso da água (EUA_{Agron}), a saber: tolerância definida como a razão entre o rendimento da cultura obtido em ambiente sob condição de estresse e o rendimento obtido na condição ideal de cultivo (Mitra, 2001; Miti et al., 2010), e EUA_{Agron} , obtida pela razão entre a produção (rendimento de grãos, biomassa) por unidade de recurso hídrico que foi disponibilizado (L de água aplicado/ou transpirado ou evapotranspirado) (Tambussi et al., 2007; Jákli et al., 2018). No referido estudo, foi possível observar reduções nas médias gerais dos genótipos de 55,29 % e 29,19 %, para rendimento de grãos (RG) e para capacidade de expansão (CE), respectivamente, ocasionando perdas significativas de 1.408,97 kg.ha⁻¹ e 8,44 mL.g⁻¹ nas médias de RG e CE, respectivamente (Kamphorst et al., 2018b), com isso, foi possível discriminar linhagens eficientes (P6 e P7, no caso) e ineficientes (L61 e L75) no uso da água.

Posteriormente, a fim de estimar os efeitos diretos e indiretos de caracteres agronômicos, morfológicos, fisiológicos e radiculares, verificou-se que o número de grãos por fileira (NGPF) e o índice de cor verde das folhas (SPAD) foram caracteres determinantes na expressão do volume de pipoca expandida por hectare (VP), característica resultante da multiplicação dos dois principais caracteres de interesse econômico da cultura, RG e CE; tendo sido recomendada a utilização de NGPF e SPAD para a seleção indireta, já que promoverão incrementos em VP tanto em ambiente irrigado quanto com déficit hídrico (Kamphorst et al., 2019).

Em condições de casa de vegetação, avaliando linhagens e híbridos de milho-pipoca, observou-se efeitos gênicos não-aditivos como responsáveis pelo maior controle de caracteres de crescimento e radiculares, concluindo que a heterose de caracteres radiculares contribui para a expressão de maiores taxas de crescimento dos híbridos, sobretudo, em condições de déficit hídrico (Kamphorst, 2019). Lima et al. (2019) estudando herança de híbridos e genitores de milho-pipoca cultivados em ambientes irrigados e com déficit hídrico, concluíram que em se tratando de características como NGPF, comprimento de espiga e RG, os efeitos de dominância foram os mais importantes, sendo a exploração da heterose uma opção promissora para se obter genótipos superiores.

3.3. Deficiência hídrica e implicações no melhoramento genético de plantas

Considera-se a tolerância das plantas ao déficit hídrico e a eficiência agronômica no uso da água como características genéticas complexas, consistindo em expressão fenotípica que envolve diferentes aspectos fisiológicos associados a distintas características agronômicas (Liu et al., 2011; Araus et al., 2018). Obter genótipos mais produtivos sob condições de déficit hídrico, tem sido um desafio para programas de melhoramento, quer seja para a obtenção de genótipos tolerantes e, ou eficientes no uso da água (Ali et al., 2015).

De maneira geral, o melhoramento genético de milho que tem por finalidade obter genótipos com maior tolerância à seca e, ou eficiência no uso da água, pode ocorrer por meio de duas maneiras: i) seleção direta, com base no rendimento de grãos em condição de déficit hídrico, ou ii) seleção indireta, por meio de características secundárias, que possuem alta correlação com maior

produtividade e, ou melhor desempenho da cultura quando cultivada em condição deficiente em água (Araus et al., 2008). Segundo relatos encontrados na literatura, a seleção direta de genótipos superiores torna-se imprecisa e complexa, que tem sido considerada pouco eficiente, em consequência da reduzida herdabilidade de tal caráter, decorrente da superioridade da variação ambiental em relação à genética (Bolaños et al., 1993; Santos et al., 2003; Câmara et al., 2007; Araus et al., 2008).

Muitas pesquisas de melhoramento genético de milho para condições de déficit hídrico têm utilizado características morfológicas e fisiológicas secundárias, de fácil mensuração, estimadas 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., 2012; Adebayo et al., 2014). Uma característica secundária adequada é aquela que apresenta alta herdabilidade, de baixo custo e fácil de mensurar, estável durante o período de mensuração e, principalmente, geneticamente associada com rendimento de grãos, sob condições de déficit (Edmeades et al., 1999). O uso de tais características pode aumentar a eficiência da seleção em condição de déficit (Hallauer et al., 2010).

A avaliação de características agronômicas secundárias, bem como a fisiologia e a morfologia radicular têm papel fundamental na elucidação de respostas vegetais ao déficit hídrico. Portanto, tornam-se fatores importantes a serem considerados na adaptação das plantas ao déficit hídrico e no melhoramento vegetal (Berger et al., 2010), as quais podem abrir oportunidades para aumentar o potencial de rendimento dos grãos.

3.4. Características agronômicas, fisiológicas e radiculares relacionadas à deficiência hídrica na cultura do milho

Em experimentos realizados em condições de campo para a avaliação de germoplasma visando à tolerância ao déficit hídrico e, ou eficiência agronômica no uso da água, consideram-se os principais caracteres agronômicos secundários associados ao estresse, quais sejam: menor intervalo entre os florescimentos masculino e feminino (Santos et al., 2003; Câmara et al., 2007; Teixeira et al., 2010), senescência retardada das folhas e do colmo (*stay-green*) (Zaidi et al., 2004; Câmara et al., 2007; Costa et al., 2008), maior prolificidade (número de

espigas por planta) (Li et al., 2003; Câmara et al., 2007) e menor número de ramificações do pendão (Durães et al., 2004; Câmara et al., 2007).

Contudo, devido à complexidade dos mecanismos de tolerância e, ou eficiência, caracteres fisiológicos têm recebido destaque (Araus et al., 2018). Nesse sentido, podem-se destacar as seguintes características fisiológicas associadas ao déficit hídrico: i) temperatura do dossel (Cairns et al., 2012; Zia et al., 2012); ii) senescência foliar, estimada por meio de assinatura espectral (Araus et al., 2010; Cairns et al., 2012; Adebayo et al., 2014); e, iii) caracteres radiculares (Vaughan et al., 2015; Kamphorst et al., 2018a; Kamphorst et al., 2019; Kamphorst et al., 2020).

Entre os processos fisiológicos de trocas gasosas, a fotossíntese é primordial, sendo responsável pelos incrementos em biomassa e produtividade, ao passo que a condutância estomática é responsável pelo controle da perda de água para atmosfera; porém, esse controle pode comprometer a assimilação fotossintética do carbono devido à redução na disponibilidade de CO₂ nos espaços intercelulares e nos sítios de carboxilação da rubisco (Farquhar e Sharkey, 1982). Desta maneira, as mensurações de trocas gasosas podem ser eficientes, distinguindo genótipos tolerantes e suscetíveis à seca (Flexas et al., 2018). No entanto, tal técnica é muito trabalhosa e possui limitações de uso em programa de melhoramento genético vegetal, já que, em geral, demanda um número elevado de avaliações em condições de campo (Earl e Tollenaar, 1999). A seleção de plantas e a compreensão dos fenômenos biológicos, sob condição de estresse, podem utilizar características provenientes de índices espectrais foliares associados à temperatura da folha, ao teor de água celular e da folha, bem como a composição dos pigmentos fotossintéticos das folhas por meio de imagens térmicas e multiespectrais (Fernández-Calleja et al., 2020). E, de forma mais sensível, a quantificação de isótopos estáveis, quer seja de C, N ou O (Chairi et al., 2016), os quais, por sua vez, são indicadores da eficiência no uso da água, da estimativa da transpiração e do estado nutricional relacionado ao nitrogênio (Araus et al., 2010).

Sob o ponto de vista da anatomia radicular, quando a planta está sob condições de déficit hídrico, devido os solos perderem a umidade, primeiramente nas zonas mais superficiais, as raízes tendem a aprofundar-se, com o intuito de minimizar os efeitos da falta de água nas raízes superiores (Gao e Lynch, 2016).

O enraizamento mais profundo torna-se, assim, uma competência adaptativa importante para acessar a água armazenada em camadas subsuperficiais do solo (Gao e Lynch, 2016). A eficiência de absorção de água pode ser medida pela caracterização radicular, pois genótipos com este mecanismo possuem raízes mais profundas e densas (principalmente raízes mais finas) (Hund et al., 2009; Assefa e Staggenborg, 2011; Trachsel et al., 2011; Borrell et al., 2014; Magalhães et al., 2016; Souza et al., 2016).

Haja vista a importância das raízes na aquisição de recursos hídricos, tal exploração do solo exige um alto custo metabólico por parte do sistema radicular, sobretudo em condições de seca, que pode exceder a 50 % a taxa fotossintética diária da planta (Lambers et al., 2002). Em trabalhos com diferentes categorias e/ou profundidades radiculares, os maiores valores foram observados em híbridos de milho comum e milho-pipoca, evidenciando uma maior adaptabilidade na robustez radicular dos híbridos em solos com deficiência hídrica (Chairi et al., 2016; Kamphorst, 2019).

Avaliando plantas de milho em condição de campo, Ali et al. (2016) observaram correlação positiva entre a produtividade de grãos e o maior desenvolvimento do sistema radicular em condições de déficit hídrico. Sendo assim, os genótipos possuem maior produtividade ao mesmo tempo em que apresentaram maior exploração das raízes nas camadas subsuperficiais do solo. E em casa de vegetação, Chairi et al. (2016) observaram valores de heterose em híbridos de milho, em condições de déficit hídrico, para caracteres radiculares e de trocas gasosas, o que contribui para maiores taxas de crescimento das plantas.

Gao e Lynch (2016) propõem um ideótipo radicular para plantas de milho comum, sendo este formado por três características: 'Steep, Cheap and Deep' (íngreme, barato e profundo). Nesse sentido, os autores descrevem: i) íngreme, quando a raiz possui ângulo de crescimento próximo de 90° em relação ao solo; ii) barato, como a redução do custo metabólico da exploração do solo; e iii) profundo, refere-se à capacidade de alcançar regiões mais profundas do solo. Em ambientes com restrições hídricas, genótipos que apresentam um ângulo de raiz maior em relação ao solo, possuem uma maior vantagem adaptativa para localização e, conseqüentemente, captação de água (Trachsel et al., 2011).

Em estudos sobre o efeito da heterose em estádios iniciais de plantas de milho, Chairi et al. (2016) verificaram que híbridos possuem taxas mais elevadas de crescimento radicular, sob condições de déficit hídrico. Outra estratégia observada por Kamphorst et al. (2020) foi o formato arquitetônico das raízes, que tende a desenvolver-se com ângulos maiores em relação à superfície do solo, ao passo em que apresentam valores mais baixos no número e na densidade de raízes da coroa, proporcionando um maior alongamento no sentido vertical, destinando-se, assim, em direção às regiões mais longínquas do solo.

3.5. Estudo da capacidade combinatória

A compreensão da base genética sobre o modo de ação das características principais em milho – rendimento de grãos – e de características secundárias, como as relacionadas a aspectos fisiológicos e, ou radiculares ou, mesmo, morfoagronômicas em genótipos cultivados sob déficit hídrico, são fundamentais para permitir estratégias mais eficientes em programas de melhoramento (Derera et al., 2008). Com isso, diversos estudos foram realizados para avaliar o desempenho agrônomico e a ação gênica de diversas características na cultura do milho comum sob condição de déficit hídrico (Betran et al., 2003; Derera et al., 2008; Ertiro et al., 2017).

Utilizando linhagens e híbridos de milho oriundos de germoplasma tropical, Betran et al. (2003) revelaram que os efeitos gênicos aditivos foram os mais importantes para o controle da característica rendimento de grãos, sob limitações hídricas. Resultados semelhantes foram obtidos por Derera et al. (2008) e Dhliwayo et al. (2009). Todavia, a ação gênica não-aditiva também se faz presente no controle da produtividade média de grãos, sobretudo como mais proeminente, tanto em condições de déficit hídrico, quanto em condições normais de cultivo (Derera et al., 2008; Adebayo et al., 2014).

Para a avaliação da capacidade de combinação, o método proposto por Griffing (1956) tem sido comumente empregado para estimar a capacidade geral – CGC – e a capacidade específica de combinação – CEC (Cruz et al., 2012). O comportamento entre genitores e suas combinações híbridas, obtidas por meio de cruzamentos dialélicos, fornecem ao melhorista valiosas informações. Tais cruzamentos possibilitam estimar a CGC, associada aos efeitos aditivos, e a CEC, associada a efeitos não-aditivos de dominância e de epistasia (Vencovsky, 1987;

Ramalho et al., 1993; Cruz et al., 2014). O componente de CGC relaciona-se à medida do desempenho relativo de uma linhagem em uma série de cruzamentos, enquanto o componente CEC corresponde ao comportamento de combinações híbridas específicas em relação à média dos genitores (Marchesan, 2008).

A proposta de análise dialélica de Griffing (1956) foi fundamentada em dois modelos, sendo distintos no método de obtenção dos genitores a serem intercruzados. No modelo I, que é considerado fixo, os genitores são escolhidos de maneira deliberada, o que permite estimar os efeitos da capacidade combinatória e obter de forma apropriada os erros-padrões para as diferenças entre os efeitos (Hallauer et al., 2010). No modelo II, considerado aleatório, os parentais utilizados são considerados como amostras colhidas ao acaso, sendo possível a estimação dos componentes genéticos e ambientais que constituem a variância fenotípica total (Hallauer et al., 2010).

O modelo I, proposto por Griffing (1956) pode variar na inclusão ou não dos parentais e F_1 's recíprocos, provenientes dos cruzamentos dialélicos. Dessa forma, apresentam-se quatro possíveis métodos, em que cada um requer uma forma diferente de análise, a saber: i) dispõe da inclusão de todas as p^2 combinações híbridas (F_1 's e recíprocos), juntamente com os genitores; ii) incluem-se os híbridos F_1 's sem seus respectivos recíprocos, mais os genitores ($[p(p+1)]/2$ combinações); iii) dispõe da inclusão somente das combinações híbridas F_1 's e respectivos recíprocos ($[p(p+1)]$ combinações); e iv) compõe-se somente com a inclusão dos F_1 's, sem seus recíprocos ($[p(p+1)]/2$ combinações). Já o modelo II, também proposto por Griffing (1956), inclui os dialelos parciais e circulantes, sendo utilizado um número reduzido de combinações híbridas em relação ao número possível de combinações em um dialelo completo. Cruzamentos dialélicos que incluem os genitores em sentido recíproco, utilizando ora como fêmea, ora como macho permitem inferências sobre os efeitos recíprocos, os quais sugerem interação dos genes nucleares com aqueles extracromossômicos (mitocôndrias e cloroplastos) (Cruz et al., 2014).

O estudo de capacidade combinatória foi implementado em linhagens adaptadas e exóticas e seus híbridos de milho na Nigéria (Adebayo et al., 2014; Adebayo e Menkir, 2015), sob condições de déficit e normais de cultivo. Em ambos os trabalhos, os efeitos da capacidade geral de combinação representaram mais de 70 % da variação entre os híbridos na condição de déficit

hídrico. Os autores ainda descreveram que genitores masculinos e femininos revelaram efeitos semelhantes para capacidade geral de combinação para rendimento de grãos, sob condição de déficit hídrico, nesse conjunto de germoplasma avaliado.

A compreensão dos mecanismos fisiológicos e de características radiculares pode abrir oportunidades para aumentar o potencial de rendimento de grãos e, também, para proporcionar a adaptação das plantas ao déficit hídrico. Essas informações, associadas ao conhecimento do controle genético dos caracteres, auxiliam na seleção de genitores e na condução de populações segregantes superiores.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. Material vegetal

Utilizaram-se quatro linhagens S₇ de milho-pipoca, provenientes do Banco Ativo de Germoplasma da UENF, as quais foram selecionadas em estudos anteriores, resultantes de um painel de vinte linhagens, onde foi avaliado o potencial agronômico em condição de déficit hídrico (Kamphorst et al., 2018b). As linhagens selecionadas para esta pesquisa foram: P6 e P7 (derivadas do híbrido Zaeli, de adaptação a clima temperado/tropical), L61 (derivada da variedade Beija-flor, de adaptação climática temperado/tropical) e L75 (derivada da variedade de polinização aberta BRS-Angela, de adaptação climática tropical) (Vittorazzi et al., 2018).

As linhagens selecionadas, apresentaram desempenho contrastante quanto à eficiência agronômica no uso da água (Kamphorst et al., 2018b), parâmetro definido como a razão entre a quantidade de matéria produzida/colhida e o volume de água aplicado à cultura durante o ciclo. As linhagens P6 e P7 foram classificadas como eficientes agronomicamente no uso da água, e as demais como ineficientes. Para a classificação foram consideradas as características rendimento de grãos e capacidade de expansão (Kamphorst et al., 2018b). Por meio dessas linhagens, foram obtidas todas as possíveis combinações híbridas (12), incluindo os recíprocos (Tabela 1).

Tabela 1. Descrição das linhagens e das combinações híbridas de milho-pipoca obtidas em cruzamento dialélico completo, incluindo os recíprocos.

Parentais		♂			
		P6	P7	L61	L75
♀	P6	P6	P6 x P7	P6 x L61	P6 x L75
	P7	P7 x P6	P7	P7 x L61	P7 x L75
	L61	L61 x P6	L61 x P7	L61	L61 x L75
	L75	L75 x P6	L75 x P7	L75 x L61	L75

♀ - Linhagens utilizadas como fêmea; ♂ - linhagens utilizadas como macho; combinações híbridas e seus respectivos genitores, em dialelo completo.

4.2. Obtenção dos híbridos

O plantio e os cruzamentos para obtenção dos híbridos e seus recíprocos foram realizados na segunda safra de 2019, no Colégio Estadual Antônio Sarlo, em Campos dos Goytacazes – RJ. Para tal, cada uma das quatro linhagens foi semeada em quatro linhas de 3,00 m cada, espaçadas em 0,90 m entre linhas e 0,20 m entre plantas. A semeadura foi realizada de maneira escalonada, com intuito de sincronizar o estágio fenológico de florescimento. Assim, realizou-se a semeadura inicial das linhagens tardias (L61 e L75) e, após sete dias, semearam-se as linhagens precoces (P6 e P7). Os grupos fenológicos das linhagens foram definidos com base em experimentos anteriores (Kamphorst et al., 2018b).

Realizou-se adubação de fundação, disponibilizando-se 30 Kg de N ha⁻¹, 60 Kg de P₂O₅ ha⁻¹ e 60 Kg de K₂O ha⁻¹ e, em seguida ocorreu a semeadura, a 0,05 m de profundidade, por meio de três sementes por cova. Após 30 dias, foi realizado o desbaste (admitindo uma planta por cova) e adubação de cobertura (100 Kg de N ha⁻¹). Durante todo o estágio de desenvolvimento das plantas realizaram-se práticas culturais, como capina e controle de pragas, quando necessário.

Na ocasião do florescimento masculino e feminino, as polinizações foram realizadas manualmente para cada par de linhagens. Para a execução das polinizações, diariamente, precedeu-se à cobertura da espiga superior por meio de saco plástico, antes da liberação do estilo-estigma, a fim de evitar fecundação por pólen indesejável. Concomitantemente, os pendões maduros (com pelo menos 1/3 da haste principal liberando pólen) foram cobertos com saco de papel “Kraft” no intento de garantir, no dia seguinte, que apenas o pólen da própria

planta estivesse viável para proceder à polinização de maneira segura. Realizaram-se pelo menos cinco cruzamentos em cada linhagem para garantir quantidade suficiente de sementes para experimento posterior. Em seguida, no início de 2020, as linhagens, híbridos e seus recíprocos, foram avaliados em casa de vegetação.

4.3. Experimento em casa de vegetação

4.3.1. Preparo do substrato, semeadura, arranjo experimental e condições de crescimento

O experimento foi conduzido em casa de vegetação, localizada na Unidade de Apoio à Pesquisa (UAP) do Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias (CCTA) da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF), no ano de 2020, em Campos dos Goytacazes – RJ. Aplicaram-se duas condições hídricas dessemelhantes, a saber: condição hídrica (CH) bem irrigada (WW) e condição de déficit hídrico (WS), as condições climáticas foram mensuradas durante todo o procedimento experimental (Figura 1).

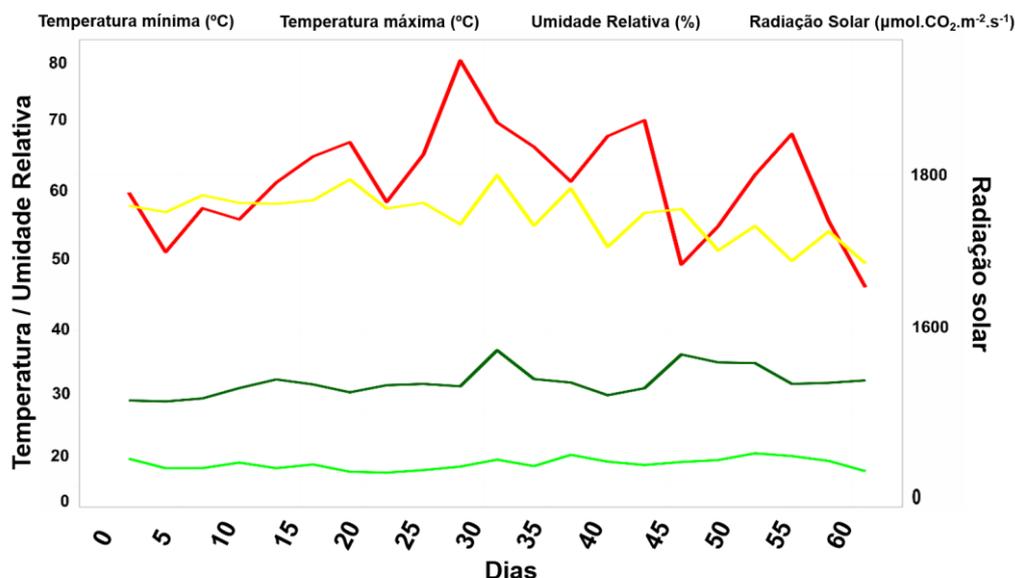


Figura 1. Condições climáticas de temperatura, umidade relativa do ar, radiação solar, durante o período experimental (dias após emergência).

Cada unidade experimental foi composta por uma planta, cultivada em tubo de PVC, apresentando 14 cm de diâmetro e 150 cm de comprimento. Todos os tubos foram divididos longitudinalmente em duas partes iguais, as quais com

auxílio de fita adesiva procedeu a união em sentido horizontal e vertical e, posteriormente, amarrados na parte basal com o auxílio de arame. O arame também foi usado no suporte de um vaso com mesmo diâmetro (furado na base), inserido na parte inferior dos tubos, possibilitando a drenagem adequada e evitando perdas de substratos, devido ao manuseio dos tubos no decorrer dos procedimentos e avaliações experimentais. O substrato usado nos tubos foi constituído por 80 % de perlita e 20 % de turfa, aos quais foi adicionada adubação na forma de NPK (MgO, SO₃) 20–5–8 (5–17), com micronutrientes e fonte de N de liberação lenta (2 – 3 meses) (Isobutilidenodiureia/17g por tubo).

No momento da semeadura, os tubos foram pesados (peso seco) e em seguida irrigados de forma abundantemente (Figura 2A). Posteriormente, deixou-se em repouso por 72 h para percolar a água em excesso da irrigação (Figura 2B). Após a drenagem, os tubos foram pesados novamente (peso molhado), a fim de mensurar a massa a 100 % da capacidade de água. A capacidade de água de cada tubo (equivalente à capacidade de campo = 100 %) foi calculada pela diferença entre peso molhado e peso seco, tendo obtido valores em torno de 6,70 L de água/tubo em sua capacidade de campo. Ao final desse procedimento, semearam-se três sementes por tubo. Realizou-se o desbaste das plantas excedentes aos 15 dias após a emergência.



Figura 2 – 2A representa tubos após pesagem seca e irrigados em abundância e **2B** representa tubos após 72 h de repouso para drenagem.

O experimento foi arranjado em blocos completos casualizados, com três repetições e duas condições hídricas (CH), totalizando 96 tubos (16 genótipos x 2

CH x 3 repetições). Os genótipos foram espaçados 25 cm entre si e 94 cm entre linhas, resultando em uma densidade de 42.553,20 plantas ha⁻¹.

As CH impostas caracterizaram-se da seguinte forma: i) irrigação plena (controle) – onde o substrato foi mantido a 100 % de capacidade de campo até o momento das avaliações finais (período de pré-antese); ii) déficit hídrico – suspensão da irrigação aos 15 dias após emergência, até que o substrato alcançasse 35 % da capacidade de campo (cerca de 40 dias após semeadura), quantidade esta conservada até as avaliações finais e colheita (Figura 3). A redução da água nos tubos ocorreu de forma homogênea entre os distintos genótipos, de maneira que aqueles com maior demanda hídrica receberam a quantidade de água necessária para retornar a mesma capacidade daqueles genótipos que tiveram o menor consumo hídrico.

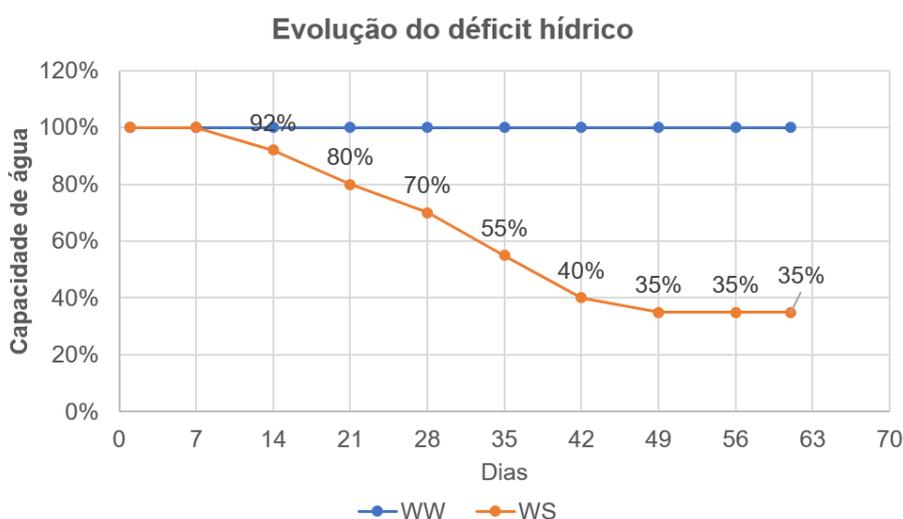


Figura 3. Evolução do déficit hídrico no decorrer do experimento.

As irrigações ocorreram a cada 2-3 dias, onde, inicialmente, os tubos foram pesados (desconsiderando o peso das plantas), e com auxílio de uma proveta graduada, receberam a quantidade de água necessária para retornar ao nível correspondente a CH. Essa condição assemelha-se com a condição de cultivo em campo, dada a redução lenta no nível de água no solo, uma vez que, plantas cultivadas em vasos, comumente observa-se redução rápida na disponibilidade de água.

A extremidade superior dos tubos foi coberta com plástico filme transparente e fixado com elástico, permanecendo durante todo o experimento. Esse procedimento garantiu que a água proveniente da irrigação aplicada, fosse consumida exclusivamente pelo processo de transpiração, o qual minimizou as perdas por evaporação.

4.4. Caracteres avaliados

4.4.1. Medidas morfológicas, de pigmentos foliares, teor de N e composição estável de ¹³C e ¹⁵N

No momento da colheita, a altura média de plantas (AP) (cm) foi mensurada da superfície dos tubos até a ponta da última folha desenvolvida, com auxílio de uma fita métrica. A área foliar (m²) foi obtida a partir de fotografias de cada planta individualmente. As fotografias foram obtidas com o auxílio de câmera fotográfica Sony α6000 DSRL (Sony Corporation, Japão), com resolução de 24,5 megapixels e sensor de tamanho 23,5 x 15,6 mm, resolução de 6.000 x 4.000 pixels e equipada com lente de comprimento focal de 35 mm. O tamanho do pixel foi calculado usando a ferramenta calculadora Ground Sample Distance (GSD) desenvolvida pela Pix4D (<https://support.pix4d.com/hc/en-us/articles/202559809-Ground-sampling-distance-GSD>), de acordo com a equação:

$$GSD = \frac{(Sw \cdot H \cdot 100)}{(Fr \cdot imW)}$$

GSD representa a distância entre dois centros de pixel consecutivos, sendo Sw a largura do sensor da câmera (mm), H é a distância de altura entre a câmera e o objeto (m), Fr é a distância focal real da câmera (mm) e imW é a largura da imagem (pixels). Foram utilizadas as medidas: Sw = 23,20 mm; H = 1,95 m; Fr = 18 mm e o imW = 4.608 pixels, proporcionando 0,054 cm/pixel, que foram então analisados com auxílio do software ImageJ (Schneider et al., 2012).

Os teores relativos de clorofila foliar (Clor), flavonóides (Flav), antocianinas (Ant) e o índice de balanço de nitrogênio (IBN) foram quantificados no terço médio da última folha desenvolvida, utilizando-se de um medidor portátil Dualex® (FORCE-A, Orsay, França). Estas avaliações foram mensuradas no horário compreendido entre 08:00 e 11:00 h, um dia antes da colheita.

Na colheita, a parte aérea das plantas foi alocada em envelopes de papel e armazenada em estufa a 70 °C, por 72 h, para determinação da biomassa da

parte aérea (Biom) (g). A área específica foliar (AEF) foi obtida entre a razão da área foliar (cm²) e a massa foliar seca (g). Para isso foram coletados discos foliares de 1,65 cm de diâmetro da última folha desenvolvida de cada planta e determinada a massa seca e área foliar.

As razões isotópicas de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) estáveis, juntamente com teor de nitrogênio, foram medidas na matéria seca das folhas (última folha desenvolvida) usando um analisador elementar (Flash 1112 EA; Thermo Finnigan, Bremen, Alemanha) acoplado a um espectrômetro de massa de razão isotópica (Delta C IRMS, Thermo Finnigan) operando em fluxo contínuo. Amostras de 0,7-0,8 mg de matéria seca das folhas de cada planta, junto com materiais de referência, foram pesadas e seladas em cápsulas de estanho. Os valores isotópicos foram expressos em notação padrão (δ) da seguinte forma:

$$X = \frac{(\text{C ou N}) \text{ amostra}}{(\text{C ou N}) \text{ padrão}} - 1$$

Em que: X é o valor de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$; C ou N é o valor de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ou $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ respectivamente. A “amostra”, para C e N, refere-se ao material vegetal, e padrão para padrões secundários internacionais de razões conhecidas (folha de polietileno CH7 da IAEA, sacarose CH6 da IAEA e ácido USGS 40 L-glutâmico) calibrado com carbonato de cálcio Vienna PeeDee Belemnite com precisão analítica (desvio padrão) de 0,15 % para C, enquanto os valores de N foram em relação ao padrão de N₂ do ar (Farquhar et al., 1989).

4.4.2. Medidas de trocas gasosas, estomáticas e de *status* hídrico

As avaliações de trocas gasosas foram realizadas um dia antes da colheita, em período de pré-antese. Mensurou-se a taxa fotossintética líquida (A), a taxa de transpiração (E) e a taxa de condutância estomática (g_s). As avaliações foram realizadas com o auxílio de um analisador de gás infravermelho (IRGA), modelo LI-6400 (LI-COR, Lincoln, NE, USA), equipado com uma fonte de luz (6400-40 LCF, LI-COR). As condições ambientais da câmara foliar consistiram de uma densidade de fluxo de fótons fotossintéticos de 1.500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, e concentração de CO₂ de 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, umidade relativa em torno de 50-60 % e temperatura de 25 °C. As avaliações foram realizadas entre 11:00 e 14:00 h, utilizando a última folha desenvolvida, em dois dias, antes da colheita. Com base nas variáveis A, E e g_s calculou-se a eficiência instantânea no uso da água

($EUA_{Instant}$) pela razão A/E , e a eficiência intrínseca do uso da água ($EUA_{Intrín}$), pela razão entre A/g_s .

A quantidade total de água transpirada de cada planta ou transpiração cumulativa (T_{cum}) ($L.planta^{-1}$) foi mensurada durante todo o ciclo de crescimento. Devido ao fato de que cada tubo PVC foi pesado antes das irrigações, o que permitiu conhecer o consumo hídrico de cada genótipo, a eficiência agrônômica do uso da água (EUA_{Agron}) foi calculada como a razão entre $Biom$ e T_{cum} . O procedimento para o cálculo de T_{cum} não considerou o peso das plantas.

Para determinar a densidade estomática foliar, utilizaram-se réplicas da superfície foliar, a qual foi expressa como o número de estômatos por unidade de área foliar (Radoglou e Jarvis, 1990). Esse procedimento também permitiu estimar a densidade de células epidérmicas e foi realizado um dia antes da colheita. Para tal, as faces abaxial e adaxial das folhas foram cuidadosamente untadas com esmalte de unha, a partir da área intermediária entre o feixe vascular central e as bordas das folhas e deixadas por 10 minutos para que secassem. Após a secagem do esmalte, procedeu-se a sua retirada, com o auxílio de fita adesiva, a qual, imediatamente, foi fixada em lâminas de vidro. A densidade estomática (DE , estômatos mm^{-2}) e a densidade de células epidérmicas (DCE , células mm^{-2}) foram quantificadas em microscópio com lente objetiva de 40 X e ocular de 10 X, seguindo as seguintes equações:

$$DE = \frac{ne}{0,152} \quad DCE = \frac{ce}{0,152}$$

Em que: (ne) é o número de estômatos; (ce) refere-se às células epidérmicas; 0,152 foi a área de superfície do campo do microscópio (que possui raio de 0,22 mm), os quais foram contados para cada face foliar.

O índice estomático (IE , %) de cada face foliar foi calculado de acordo com a seguinte equação:

$$IE = \frac{DE}{DCE} \times 100$$

Na colheita, removeram-se discos foliares frescos (1,65 cm de diâmetro) das mesmas folhas avaliadas na mensuração das trocas gasosas, os quais foram imediatamente pesados, para a determinação do peso fresco (PF). Em seguida, os discos foram imersos em água destilada por 12 h e deixados em geladeira (4 °C) na ausência de luz. Após a embebição, os discos foram levemente secos com papel toalha e pesados para quantificar o peso túrgido (PT). Por conseguinte, foram depositados em estufa a 70 °C, por 72 h, onde se determinou o peso seco

(PS). O conteúdo relativo de água foliar (CRA, %) foi calculado com base na seguinte equação, proposta por González e González-Vilar (2001):

$$CRA = 100 \times \frac{(PF - PS)}{(PT - PS)}$$

4.4.3. Caracteres radiculares

Após a colheita da parte aérea, os tubos foram separados em duas metades, por meio do corte das fitas adesivas. Ainda nos tubos, o sistema radicular foi seccionado em cinco partes iguais, por meio de corte a cada 30 cm de comprimento. Assim, da superfície superior até a extremidade inferior, obtiveram-se cinco estratos, a saber: a) 0-30 cm; b) 30-60 cm; c) 60-90 cm; d) 90-120 cm; e e) 120-150 cm. Para facilitar a remoção do substrato, foi aplicada leve agitação mecânica.

Posteriormente, cada secção radicular foi acondicionada em envelope de papel e seca em estufa a 60 °C, por 72 h. O peso seco das raízes foi quantificado para cada uma das cinco secções, separadamente. A densidade de peso radicular de cada secção do substrato (DPR_{sec} , $g\ m^{-3}$) foi calculada seguindo o proposto por Elazab et al. (2012), utilizando-se a seguinte expressão:

$$DPR_{sec} = \frac{BS_{sec}}{\pi * R^2 * L}$$

Em que:

BS_{sec} é a biomassa seca da raiz na secção de substrato (g);

R é o raio de lisímetro (0,07 m); e

L é o comprimento da secção do lisímetro (0,30 m de comprimento).

A biomassa seca total da raiz foi calculada por meio da soma do peso seco das cinco secções. Com essa variável, calculou-se a razão entre a biomassa seca da parte aérea e da raiz (PAR).

4.5. Análises estatísticas

Realizou-se a análise de variância individual, ou seja, para cada condição hídrica, e conjunta dos experimentos para o estudo da interação genótipo por condição hídrica, para cada caractere. A análise de variância individual foi realizada de acordo com o seguinte modelo estatístico:

$$Y_{ij} = \mu + G_i + B_j + \varepsilon_{ij}$$

Em que:

Y_{ij} é a observação do i-ésimo genótipo no j-ésimo bloco;

μ é a constante geral;

G_i é o efeito fixo de tratamento;

B_j é o efeito de bloco; e

ε_{ij} é o erro experimental.

A análise de variância conjunta foi realizada de acordo com o seguinte modelo estatístico:

$$Y_{ijk} = \mu + G_i + B/A_{jk} + A_j + GA_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

Em que:

Y_{ijk} é a observação do i-ésimo genótipo no j-ésimo ambiente no k-ésimo bloco;

μ é a constante geral;

G_i é o efeito fixo do i-ésimo genótipo;

B/A_{jk} é o efeito do k-ésimo bloco dentro da condição hídrica j;

A_j é o efeito fixo do j-ésima condição hídrica com NID;

GA_{ij} é o efeito fixo da interação entre o i-ésimo genótipo com a j-ésima condição hídrica; e

ε_{ijk} é o erro aleatório experimental médio associado à observação Y_{ijk} , com NID (0, σ^2).

Posteriormente, foram realizados os desdobramentos dos efeitos dos genitores e híbridos separadamente, para cada característica. As análises estatísticas foram realizadas por meio do uso dos recursos computacionais do Programa GENES (Cruz, 2013).

4.6. Análise dialélica de Griffing (1956)

As análises de capacidade combinatória foram realizadas de acordo com o Método 1 de análise dialélica proposta por Griffing (1956), no qual são incluídas p^2 combinações. Empregou-se o modelo I, considerando o efeito dos genótipos como fixo. O modelo estatístico considerado para a análise é dado a seguir:

$$Y_{ij} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + r_{ij} + \varepsilon_{ij}$$

Em que:

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

μ = média geral;

g_i, g_j = efeitos da capacidade geral do i -ésimo ou j -ésimo genitor ($i, j = 1, 2, 3$ e 4);

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

r_{ij} = efeito recíproco que mede as diferenças proporcionadas pelo genitor i , ou j , quando utilizado como genitor masculino ou feminino no cruzamento ij ; e

ε_{ij} = erro experimental médio associado à observação de ordem ij [$NID(0, \sigma^2)$].

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

5. RESULTADOS

5.1. Análise de variância, valores de médias e estimativas de componentes quadráticos do dialelo

5.1.1. Caracteres morfológicos, pigmentos foliares, teor de N e composição estável de ^{13}C e ^{15}N

Todos os caracteres morfológicos, os pigmentos foliares, o *status* de N e a composição estável de C apresentaram diferenças entre os genótipos nas análises individuais por condição hídrica (WS e WW) (Tabela 2). Na análise conjunta, com exceção de Ant, teor de N e $\delta^{15}\text{N}$, o déficit hídrico causou redução nas médias de Biom, AP, área foliar, Clor, Flav, IBN e carbono estável na matéria seca, variando de 4,58 % a 26,93 % (Tabela 2). Observou-se incremento na AEF, correspondendo a 5,61 % (Tabela 2). Em se tratando da interação genótipo*condição hídrica (G*CH), foi observada ausência de significância em relação aos caracteres Biom e área foliar (Tabela 2).

Tabela 2. Resumo da análise de variância, valores de médias e estimativas de componentes quadráticos, de acordo com o método I de análise dialélica proposta por Griffing (1956), para caracteres morfológicos, pigmentos foliares, teor de N e composição estável de ^{13}C e ^{15}N de quatro genitores e suas possíveis combinações híbridas de milho-pipoca cultivado em condições hídricas contrastantes.

Caracteres	WS		WW		Conjunta			WS				WW							
								CGC		CEC		REC		CGC		CEC		REC	
	G	\bar{X}	G	\bar{X}	G	CH	G*CH	QM	$\hat{\Phi}^2_g$	QM	$\hat{\Phi}^2_e$	QM	$\hat{\Phi}^2_r$	QM	$\hat{\Phi}^2_g$	QM	$\hat{\Phi}^2_e$	QM	$\hat{\Phi}^2_r$
Biom	**	74,73	**	102,2	**	**	ns	**	54,33	**	396,64	ns	14,68	**	189,57	*	364,64	ns	-4,81
AP	**	64,85	**	84,61	**	*	*	**	41,57	**	158,90	ns	12,81	**	107,15	ns	70,78	ns	9,02
Área	**	0,46	**	0,62	**	**	ns	**	0,0005	**	0,0053	*	0,001	**	0,00033	**	0,0033	ns	-0,00002
AEF	**	201,2	**	190,5	**	*	**	**	64,98	*	114,17	**	165,78	**	48,91	ns	34,88	ns	19,01
Clor	*	25,96	**	29,11	**	**	**	**	1,04	*	4,18	ns	-0,52	**	1,86	**	51,60	*	1,86
Flav	**	1,04	**	1,09	**	*	*	**	0,001	**	0,010	*	0,001	**	0,0035	**	0,017	**	0,004
Ant	**	0,21	**	0,21	**	ns	*	**	0,00005	**	0,00016	ns	-0,00002	*	0,0002	**	0,00047	*	0,00004
IBN	**	25,42	**	27,74	**	**	**	**	4,06	**	26,63	ns	0,72	**	4,64	**	87,16	**	5,67
Teor de N	**	2,25	**	2,20	**	ns	*	**	0,01	*	0,03	*	0,017	ns	0,011	**	0,16	*	0,04
$\delta^{15}\text{N}$	**	4,79	**	5,22	**	ns	**	ns	0,03	**	1,64	**	0,52	**	0,16	**	1,04	**	0,32
$\delta^{13}\text{C}$	**	-13,10	*	-12,15	**	**	**	**	0,024	*	0,047	ns	0,008	**	0,018	ns	0,0035	ns	0,0047

WS – déficit hídrico; WW – irrigação a capacidade de campo; G – representa a fonte de variação genótipo, CH – condições hídricas; G*CH – interação entre genótipo e a condição hídrica; QM – representa o efeito do quadrado médio indicado por ns, * e **, quando não significativo, significativo em 5 % e 1 %, respectivamente, pelo teste F; \bar{X} – médias dos genótipos; Conjunta – refere-se à análise conjunta entre as condições hídricas WS e WW; CGC – capacidade geral de combinação; CEC – capacidade específica de combinação; REC – recíproco; $\hat{\Phi}^2$ – componente quadrático que expressa a média dos quadrados dos efeitos; Biom – biomassa de parte aérea (g); AP – altura de planta (cm); Área – área foliar; AEF – área específica foliar ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$); Clor – índice de clorofila; Flav – índice de flavonóides; Ant – índice de antocianina; IBN – índice de balanço de nitrogênio; Teor de N – teor de nitrogênio; $\delta^{15}\text{N}$ – razão isotópica de nitrogênio estável na matéria seca; $\delta^{13}\text{C}$ – razão isotópica de carbono estável na matéria seca.

A maioria dos caracteres apresentaram diferenças significativas para capacidade geral de combinação (CGC) e capacidade específica de combinação (CEC), independente da CH (Tabela 2). Exceções foram observadas em WS para $\delta^{15}\text{N}$ em relação à CGC; e em WW, para teor de N também com relação à CGC; além de AP, AEF e $\delta^{13}\text{C}$ em relação à CEC. De maneira geral, para a maioria dos caracteres, em ambas as CH, foi observada superioridade dos componentes quadráticos da CEC ($\hat{\Phi}^2_e$) em relação à CGC ($\hat{\Phi}^2_g$), evidenciando maior importância dos efeitos gênicos não-aditivos no controle desses caracteres. Por outro lado, os caracteres AP, AEF e $\delta^{13}\text{C}$ apresentaram valores superiores nos componentes quadráticos da média dos quadrados dos efeitos da CGC em WW, indicando, assim, maior importância dos efeitos gênicos aditivos. Em WS, efeitos significativos de REC ($\hat{\Phi}^2_r$) foram observados para Área, AEF, Flav, teor de N e $\delta^{15}\text{N}$; e em WW para Clor, Flav, Ant, IBN, teor de N e $\delta^{15}\text{N}$. Observaram-se componentes quadráticos com sinal negativo de REC para Clor (-0,52) e Ant (-0,00002) em WS; e para Biom (-4,81) e Área (-0,00002) em WW (Tabela 2).

5.1.2. Capacidade geral (CGC), específica (CEC) de combinação, efeito recíproco (REC) e valores médios

Em ambas as CH, em se tratando do caractere Biom, os genitores P6 e P7 apresentaram estimativas positivas dos efeitos de CGC, ao passo que L61 apresentou estimativas negativas (Figura 4A). As melhores combinações híbridas para incremento do caractere foram P6 x L75 (137,6 g) em WW, e P6 x L75 (95,3 g) em WS (Figura 4B). Quanto às estimativas de CEC, as superiores foram observadas em P6 x L75 (12,91) e L61 x L75 (10,38) em WS, e em P6 x L75 (23,47) em WW (Figura 4C).

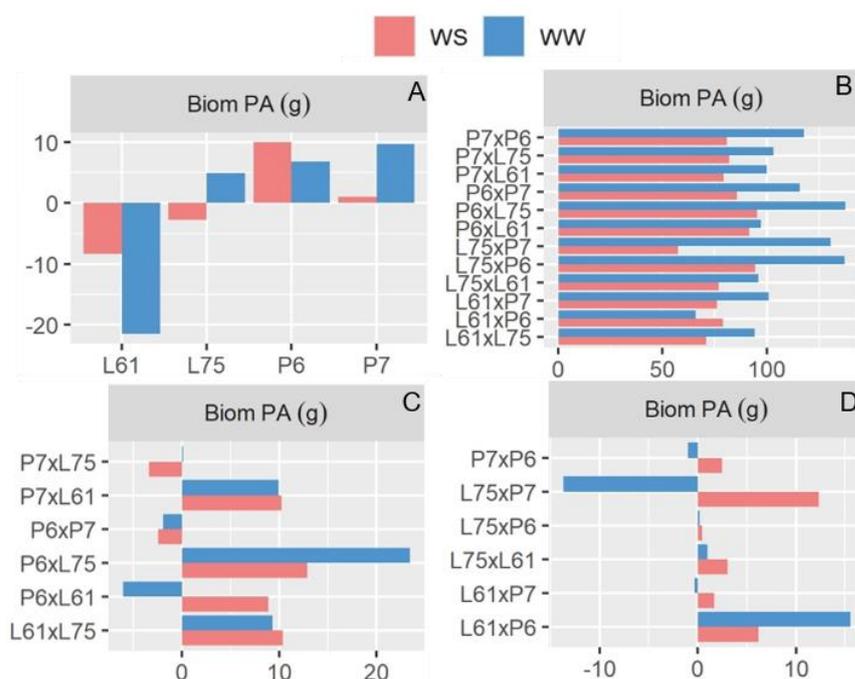


Figura 4 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável biomassa da parte aérea.

Em relação ao caractere AP, em ambas as CH, os genitores P6 e L75 apresentaram estimativas positivas dos efeitos de CGC e L61 apresentou estimativas negativas (Figura 5A). As combinações híbridas com as médias superiores foram observadas em P6 x L75 (113,33 cm) no ambiente WW, e em L75 x P6 (96,00 cm) em WS (Figura 5B). Relacionado às estimativas de CEC, as maiores foram observadas em P6 x L75 em WS (11,44 cm) e em WW (12,44 cm), e em P7 x L61 (8,35 cm) em WS (Figura 5C).

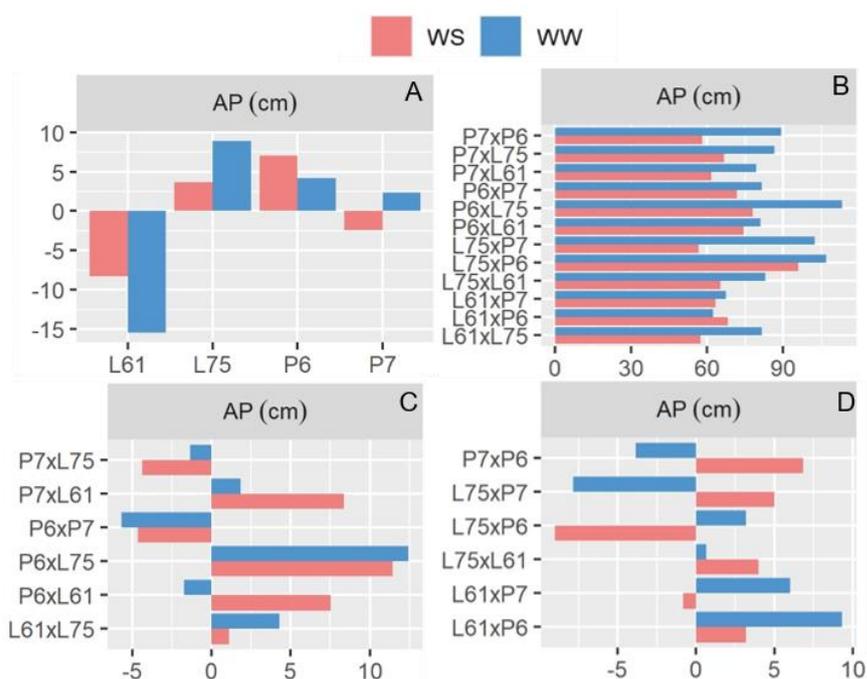


Figura 5 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável altura da planta.

Tratando-se da característica Área, apenas os genitores P6 e P7 apresentaram estimativas positivas dos efeitos de CGC para ambas as CH (Figura 6A). Já as melhores combinações foram observadas para com P6 x P7 (0,69 m²) em WW, e L61 x P7 (0,56 m²) em WS (Figura 6B). Com relação às estimativas de CEC, as maiores foram observadas em L61 x L75 em WS (0,05 m²) e em WW (0,04 m²), e em P6 x L61 (0,04 m²) em ambas CH (Figura 6C).

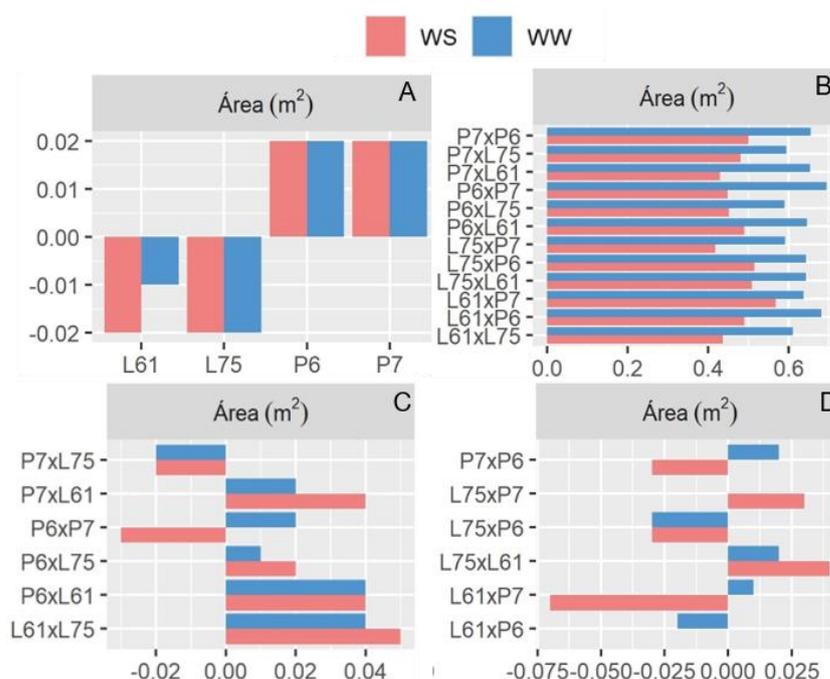


Figura 6 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável área foliar.

No que se refere ao caractere AEF, o genitor L75 apresentou estimativas positivas dos efeitos de CGC em ambas as CH, já o genitor L61 apresentou a maior em WW (Figura 7A). Em relação às médias híbridas, as combinações superiores foram L75 x L61 ($209,44 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$) em WW, e L75 x P7 ($243,74 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$) em WS (Figura 7B). Para as estimativas de CEC, as maiores foram observadas em P7 x L75 ($10,25 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$) em WW (Figura 7C), e em L61 x P7 ($13,30 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$) e P7 x P6 ($16,49 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$) em WS, respectivamente (Figura 7D).

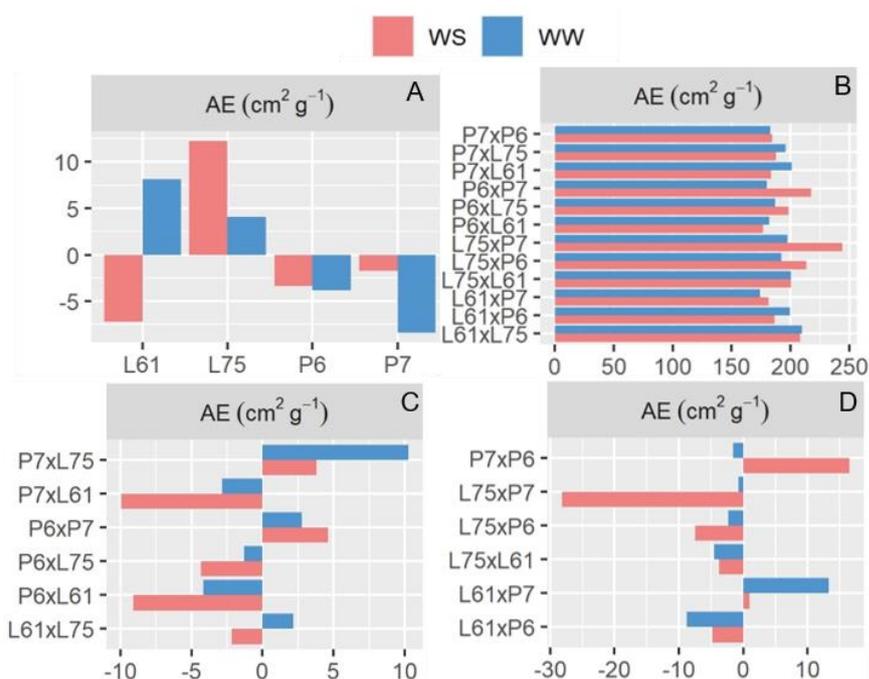


Figura 7 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável área específica foliar.

Os genitores P7 e L75 foram os que apresentaram as maiores estimativas positivas do efeito de CGC em relação ao caractere Clor para as condições hídricas WW e WS, respectivamente (Figura 8A). As combinações híbridas com médias superiores foram L61 x P6 (31,70) e L75 x P7 (28,65) em WW e WS, respectivamente (Figura 8B). Em referência às estimativas de CEC, as maiores foram observadas em L75 x P6 (1,46) em WW, e em L61 x P6 (1,11) em WS (Figura 8D).

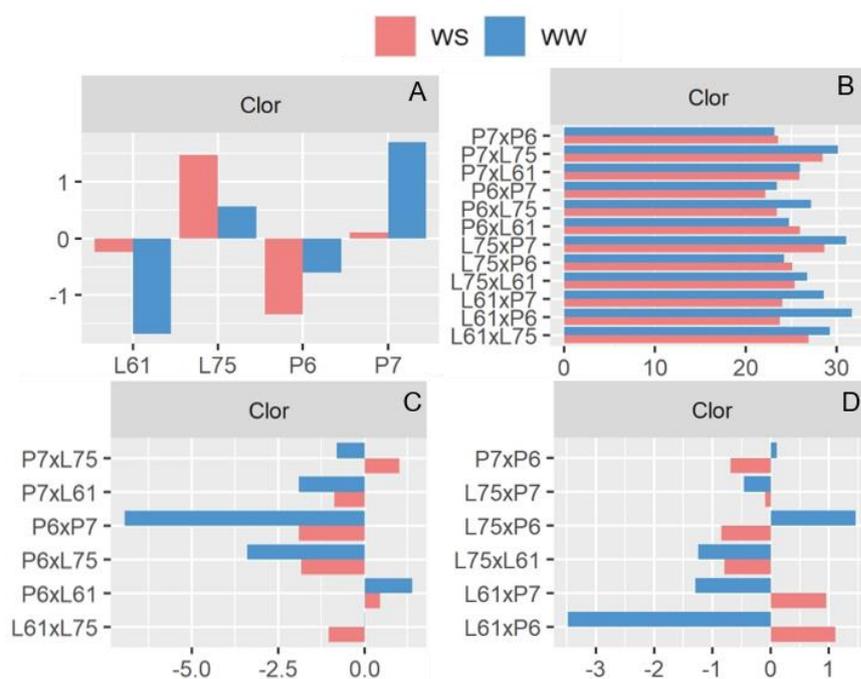


Figura 8 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável índice de clorofila.

Ao tratar-se do caractere Flav, o genitor P6 apresentou as maiores estimativas positivas dos efeitos de CGC em ambas as CH; por outro lado, P7 e L61 apresentaram estimativas negativas (Figura 9A). As combinações híbridas que apresentaram as maiores médias foram P6 x P7 (1,39) em WW e P6 x L61 (1,22) em WS (Figura 9B). Com relação às estimativas de CEC, as maiores foram observadas em P7 x P6 (0,13) em WW, e em L61 x P6 (0,09) em WS (Figura 9D).

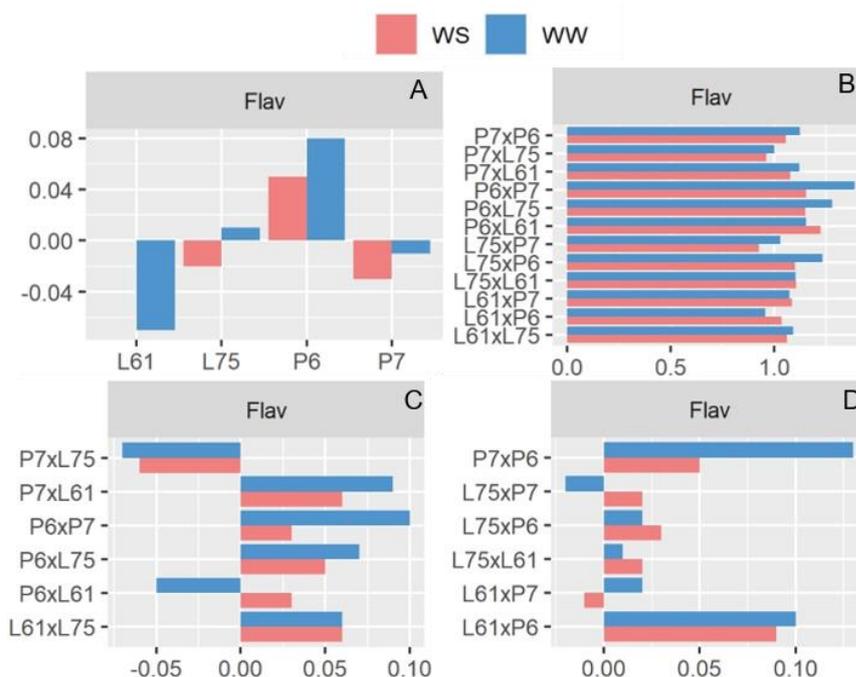


Figura 9 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável índice de flavonóide.

Em alusão ao caractere Ant, o genitor P6 apresentou as maiores estimativas positivas dos efeitos de CGC, ao passo que os demais expressaram estimativas negativas ou próximas de zero (Figura 10A). As maiores médias foram observadas pela combinação P7 x P6 em WW e em WS, com valores respectivos de 0,23 e 0,22 (Figura 10B). Quanto às estimativas de CEC, as maiores foram observadas em P6 x P7 (0,019) WW, e 0,009 em WS (Figura 10C).

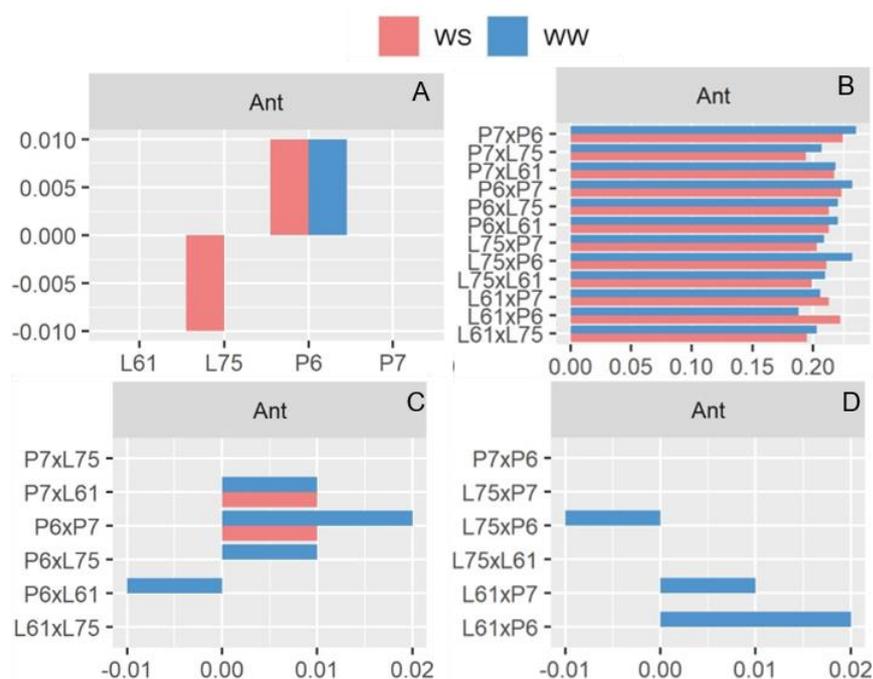


Figura 10 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável índice de antocianina.

Em relação ao caractere IBN, os genitores P7 e L75 apresentaram as maiores estimativas positivas dos efeitos de CGC em WW e WS, respectivamente, enquanto os demais apresentaram estimativas negativas (Figura 11A). Em relação às médias, em ambas as CH, as maiores foram observadas na combinação L75 x P7 (33,64) em WW, e (35,31) em WS (Figura 11B). Tratando-se das estimativas de CEC, as combinações superiores foram P6 x L61 (2,99) em WW, e P7 x L75 em ambas as CH, com valores respectivos de 1,18 para WW e 3,96 para WS, os demais híbridos tiveram estimativas negativas em ambas as CH (Figura 11C).

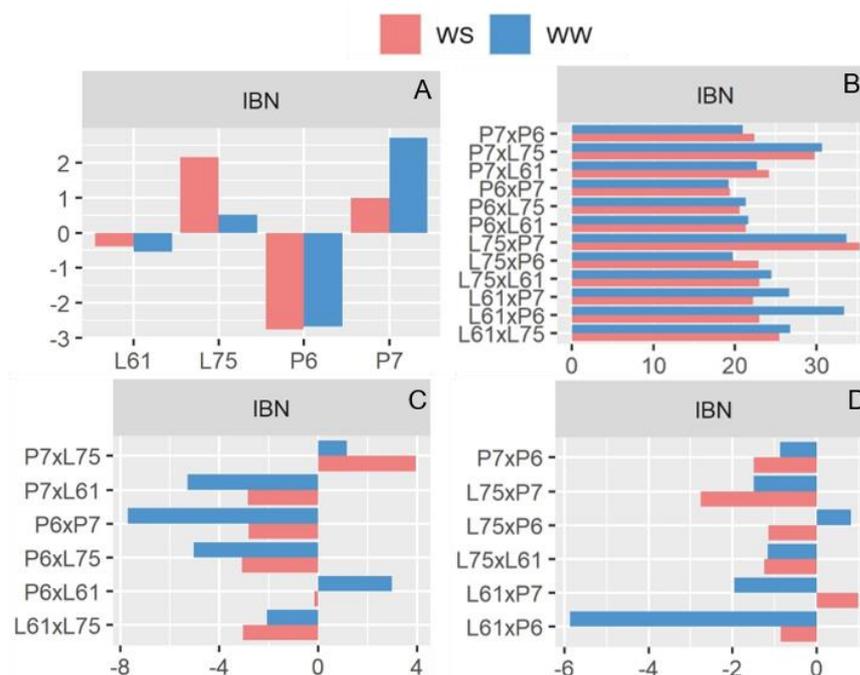


Figura 11 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável índice de balanço de nitrogênio.

Quanto ao caractere teor de N, o genitor L61 apresentou as maiores estimativas positivas dos efeitos de CGC em ambas as CH, seguido de L75 (Figura 12A). Tratando-se das médias superiores, as combinações L61 x P6 (2,79) e L75 x L61 (2,73) sobressaíram-se em WW e WS, respectivamente (Figura 12B). Com relação às estimativas de CEC, as maiores observadas foram em P7 x L75 (0,17 %) em WS (Figura 12C), e em L75 x L61 (0,11 %) em WW (Figura 12D).

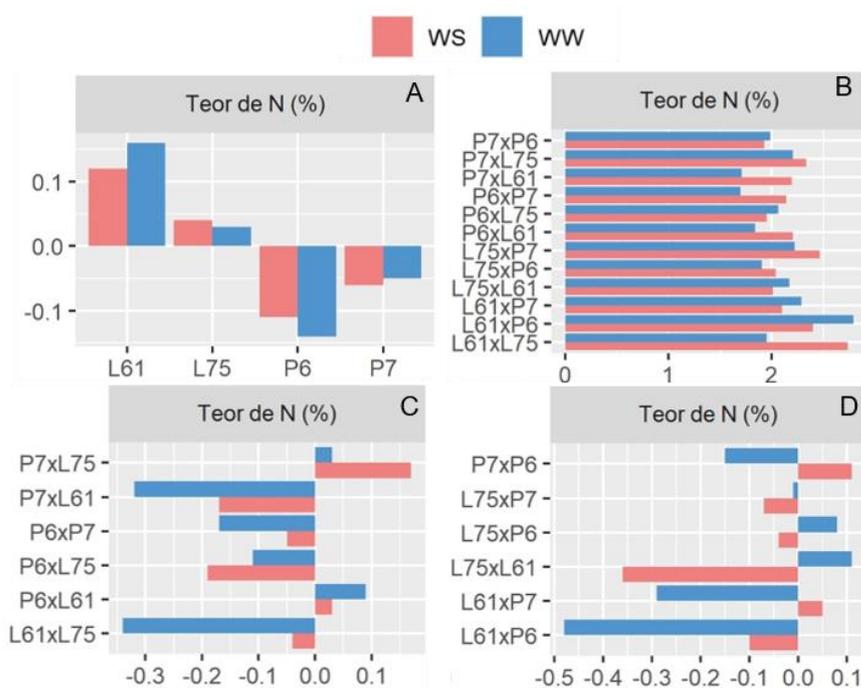


Figura 12 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável teor de nitrogênio.

Para o caractere $\delta^{15}\text{N}$, os genitores L75 e P6 apresentaram as maiores estimativas positivas dos efeitos de CGC, em ambas as CH (Figura 13A). As médias superiores foram observadas nas combinações L61 x L75 (6,15 %) em WW, e L75 x L61 em WS (6,56 %) (Figura 13B). No que se refere às estimativas de CEC, as maiores ocorreram para com L61 x P6 (1,13 %) em WW, e L75 x L61 (1,89 %) em WS (Figura 13D).

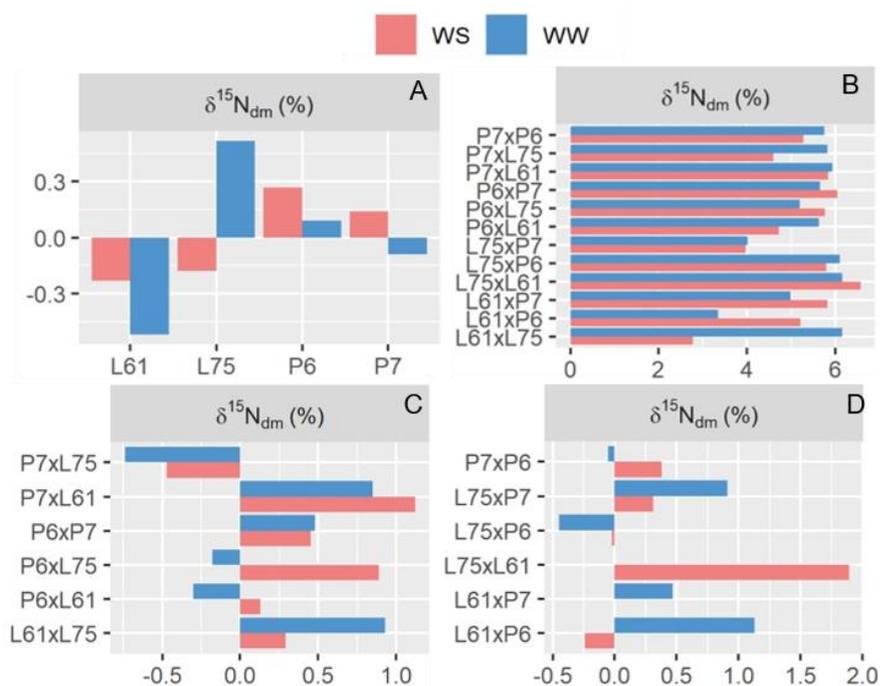


Figura 13 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável razão isotópica de nitrogênio estáve na matéria seca.

Considerando-se o caractere $\delta^{13}C$, os genitores L61 e P6 apresentaram as maiores estimativas positivas dos efeitos de CGC para WW e WS, respectivamente; e o genitor L75 apresentou estimativas negativas em ambas as CH (Figura 14A). As combinações híbridas com as maiores médias foram P7 x L61 (-11,72 %) em WW e P7 x P6 (-12,84 %) em WS (Figura 14B). No tocante às estimativas de CEC, as maiores foram observadas para as combinações L61 x P6 (0,25 %) em WW, e L75 x L61 (0,31 %) em WS (Figura 14D).

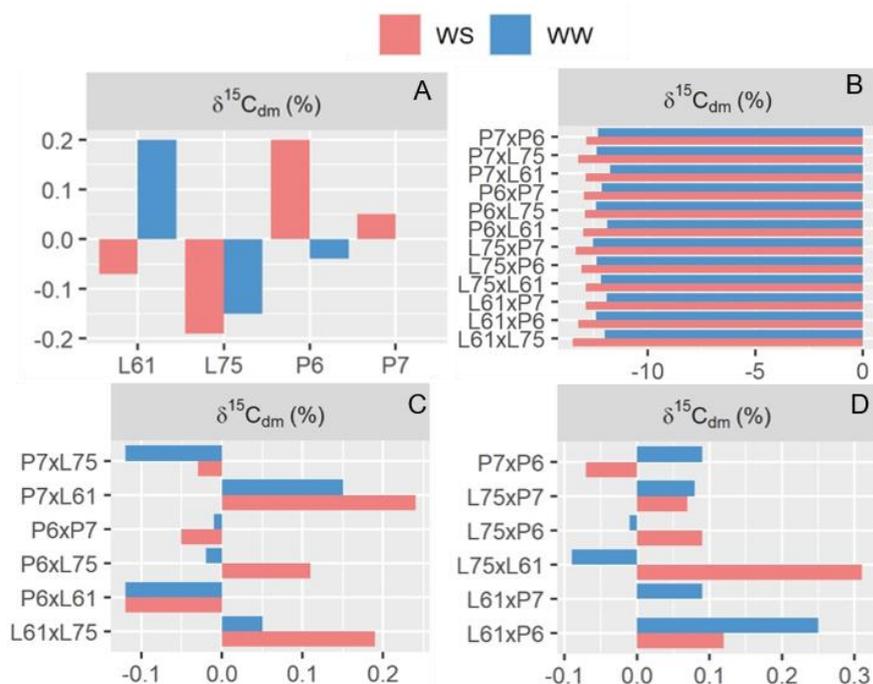


Figura 14 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável razão isotópica de carbono estável na matéria seca.

5.2. Caracteres de trocas gasosas, estomáticos e de *status* hídrico

De todos os caracteres de trocas gasosas, estomáticos e de *status* hídrico, apenas IEAD, IEAB e $EUA_{Instant}$ não apresentaram diferenças entre os genótipos na análise individual para a condição WS. Na condição WW, IEAB, CRA, $EUA_{Instant}$, $EUA_{Intrín}$ e EUA_{Agron} , não apresentaram diferenças entre os genótipos (Tabela 3).

De acordo com a análise conjunta, excetuando-se IEAD, DEAB, IEAB e EUA_{Agron} , o déficit causou redução nas médias de A, g_s , E, T_{cum} e CRA, que variou de 4,28 % a 30,20 %, e incremento em DEAD, $EUA_{Instant}$ e $EUA_{Intrín}$, variando de 6,93 % a 15,46 %. Ausência de interação G*CH foi observada nos caracteres IEAB, T_{cum} , $EUA_{Instant}$ e EUA_{Agron} (Tabela 3).

Tabela 3. Resumo da análise de variância, valores de médias e estimativas de componentes quadráticos, de acordo com o método I de análise dialélica proposta por Griffing (1956), para caracteres de trocas gasosas, estomáticos e de *status* hídrico de quatro genitores e suas possíveis combinações híbridas de milho-pipoca cultivado em condições hídricas contrastantes.

Caracteres	WS		WW		Conjunta			WS						WW					
								CGC		CEC		REC		CGC		CEC		REC	
	G	\bar{X}	G	\bar{X}	G	CHG*CH	QM	$\hat{\Phi}^2_g$	QM	$\hat{\Phi}^2_e$	QM	$\hat{\Phi}^2_r$	QM	$\hat{\Phi}^2_g$	QM	$\hat{\Phi}^2_e$	QM	$\hat{\Phi}^2_r$	
A	**	24,11	**	29,08	**	**	**	**	1,49	ns	0,53	**	4,54	*	0,92	**	15,9	**	3,35
g_s	**	0,10	**	0,15	**	**	**	**	0,00006	**	0,00015	**	0,00021	*	0,00007	*	0,00043	**	0,00031
E	**	3,03	**	4,25	**	**	**	**	0,032	ns	0,03	**	0,09	ns	0,018	**	0,37	**	0,13
DEAD	**	75,41	**	70,18	**	*	*	**	42,92	**	51,90	*	13,77	**	36,13	**	81,08	ns	3,55
IEAD	ns	20,46	**	20,31	ns	ns	*	ns	0,18	ns	0,038	ns	-0,32	**	0,65	*	2,77	ns	0,45
DEAB	*	101,14	**	97,34	**	ns	**	ns	-1,23	*	54,27	*	30,28	**	13,59	**	66,43	**	21,02
IEAB	ns	24,98	ns	25,89	ns	ns	ns	ns	0,13	ns	0,86	ns	0,18	ns	0,52	ns	-0,39	ns	-0,65
Tcum	**	12,73	**	18,02	**	**	ns	**	0,72	**	11,25	ns	0,32	**	5,15	*	10,20	ns	-1,37
CRA	**	89,03	ns	93,02	**	**	**	**	1,84	ns	-1,1	*	2,68	ns	0,108	ns	-0,20	ns	0,08
EUA _{Instant}	ns	8,03	ns	6,88	*	**	ns	ns	0,04	ns	0,05	ns	0,09	ns	-0,012	ns	-0,069	ns	0,016
EUA _{Intrín}	**	235,6	ns	199,2	**	*	*	*	46,7	**	603,38	**	262,10	ns	5,5	ns	-87,8	ns	84,17
EUA _{Agron}	**	5,81	ns	5,71	*	ns	ns	**	0,051	*	0,097	ns	-0,0015	*	0,063	ns	-0,093	ns	-0,025

WS – déficit hídrico; WW – irrigação a capacidade de campo; G – representa a fonte de variação genótipo, CH – condições hídricas; G*CH – interação entre genótipo e a condição hídrica; QM – representa o efeito do quadrado médio indicado por ns, * e **, quando não significativo, significativo em 5 % e 1 %, respectivamente, pelo teste F; \bar{X} – médias dos genótipos; Conjunta – refere-se à análise conjunta entre as condições hídricas WS e WW; CGC – capacidade geral de combinação; CEC – capacidade específica de combinação; REC – recíproco; $\hat{\Phi}^2$ – componente quadrático que expressa a média dos quadrados dos efeitos; A – taxa de assimilação líquida de CO₂ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); g_s – condutância estomática ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); E – transpiração ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); DEAD – densidade estomática adaxial (estômato mm^{-2}); IEAD – índice estomático adaxial (%); DEAB – densidade estomática abaxial (estômato mm^{-2}); IEAB – índice estomático abaxial (%); Tcum – transpiração cumulativa ($\text{dm}^3 \text{ planta}^{-1}$); CRA – conteúdo relativo de água (%); EUA_{Instant}, EUA_{Intrín}, EUA_{Agron} – eficiência no uso da água, instantânea, intrínseca e agronômica, respectivamente.

Independente da CH, para a maioria dos caracteres foram observadas diferenças significativas ao tratar-se dos componentes de CGC e CEC (Tabela 3). Exceções foram observadas em WS para IEAD, DEAB, IEAB e $EUA_{Instant}$ quanto à CGC e para A, E, IEAD, IEAB, CRA e $EUA_{Instant}$ quanto à CEC; e em WW para E, IEAB, CRA, $EUA_{Instant}$ e $EUA_{Intrín}$ com relação à CGC, e para IEAB, CRA, $EUA_{Instant}$, $EUA_{Intrín}$ e EUA_{Agron} quanto à CEC (Tabela 3). De maneira geral, para a maioria dos caracteres, em ambas as CH, houve superioridade dos componentes quadráticos da CEC ($\hat{\Phi}_e^2$) em relação à CGC ($\hat{\Phi}_g^2$), evidenciando a maior importância dos efeitos gênicos não-aditivos no controle desses caracteres. Por outro lado, o caractere IEAD apresentou superioridade para o componente quadrático da CGC em WS, e os caracteres IEAB, CRA e EUA_{Agron} apresentaram valores superiores do mesmo componente em WW, sugerindo assim, maior importância dos efeitos gênicos aditivos. Efeitos significativos de REC ($\hat{\Phi}_r^2$) foram diagnosticados para A, g_s , E e DEAB em ambas as CH, além de DEAD, CRA e $EUA_{Intrín}$ em WS. Observaram-se componentes quadráticos com sinal negativo para os caracteres DEAB, CRA, EUA_{Agron} em WS, e para IEAB, Tcum, CRA, $EUA_{Instant}$, $EUA_{Intrín}$ e EUA_{Agron} , em WW (Tabela 3).

5.2.1. Capacidade geral (CGC), específica (CEC) de combinação, efeito recíproco (REC) e valores médios

No que se refere ao caractere A, os genitores L75 e P7 apresentaram as maiores estimativas positivas dos efeitos de CGC em WW e WS, respectivamente (Figura 15A). Entre as médias superiores destacaram-se as combinações L61 x L75 ($33,06 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em WW, e L75 x P7 ($28,20 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em WS (Figura 15B). As maiores estimativas de CEC foram observadas em P6 x L61 ($3,11 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em WW, e L61 x L75 ($1,77 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em WS (Figura 15C).

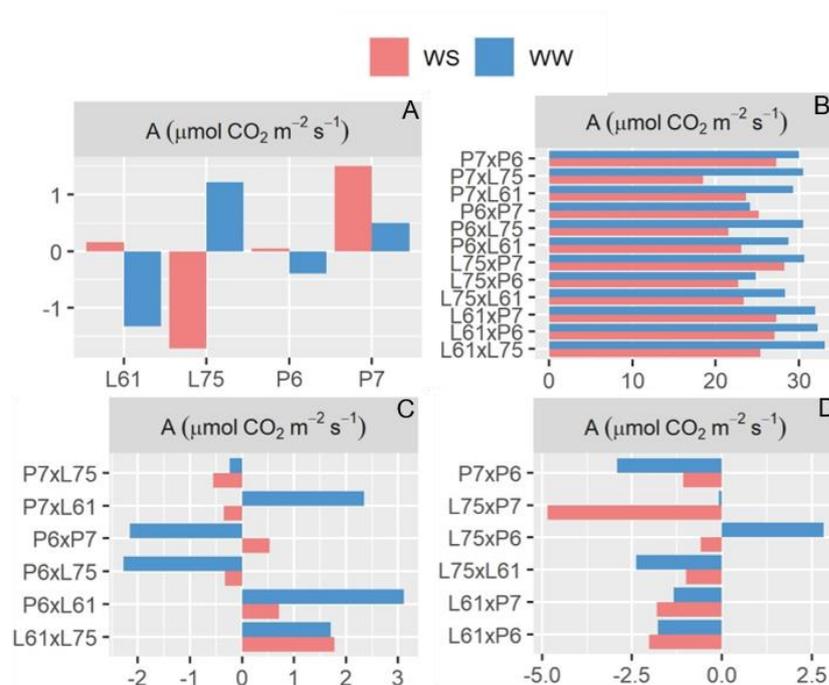


Figura 15 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável taxa de assimilação líquida de CO₂.

Quanto ao caractere g_s , os genitores L75 ($0,013 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e P7 ($0,006 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) apresentaram as maiores estimativas positivas dos efeitos de CGC em WW e WS, respectivamente (Figura 16A). No que tange às médias, os maiores valores foram observados para as combinações híbridas L61 x L75 ($0,19 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em WW, e L61 x P6 ($0,14 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em WS (Figura 16B). Em alusão à CEC, as maiores estimativas foram observadas em P6 x L61 ($0,01 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em WS (Figura 16C), e para L75 x P6 ($0,026 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em WW (Figura 16D).

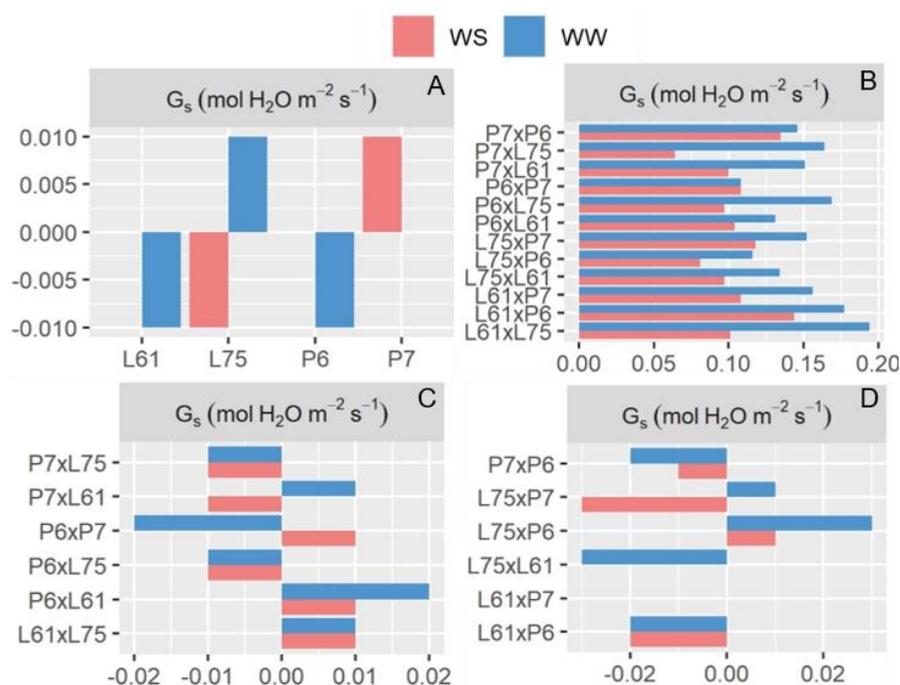


Figura 16 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável condutância estomática.

No que diz respeito ao caractere E, o genitor L75 ($0,23 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) na condição WW, e P7 ($0,13 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em WS, foram aqueles que apresentaram as maiores estimativas positivas para os efeitos de CGC (Figura 17A). As médias superiores foram observadas em L61 x P6, em ambas as CH (Figura 17B). As maiores estimativas de CEC, em ambas as CH, foram observadas na combinação P6 x L61 ($0,53 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em WW e ($0,21 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em WS (Figura 17C).

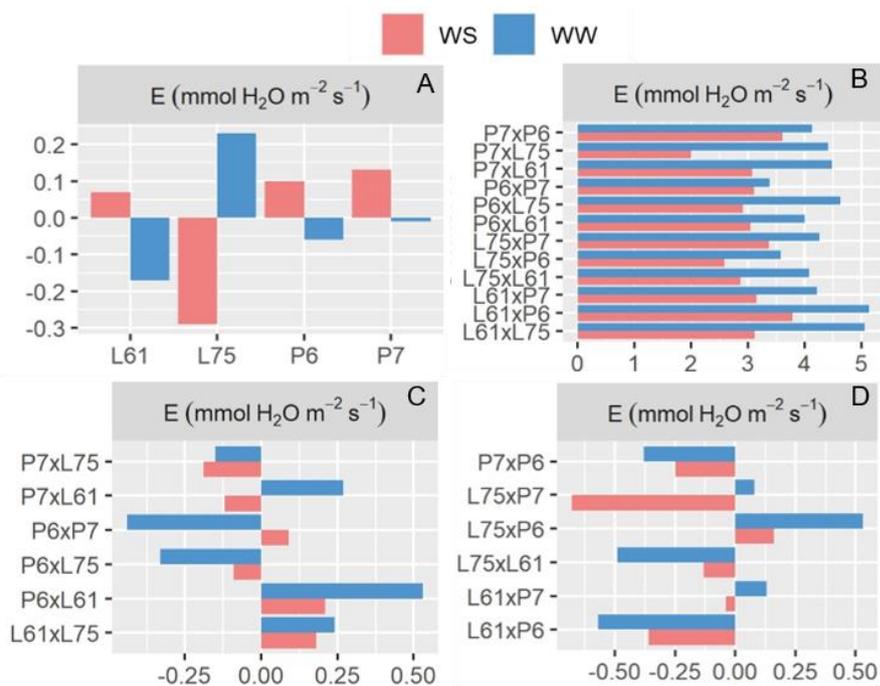


Figura 17 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável transpiração.

Ao tratar-se do caractere DEAD, o genitor L75 apresentou as estimativas superiores e positivas dos efeitos de CGC em ambas as CH, seguido por P7, enquanto os demais apresentaram estimativas negativas (Figura 18A). As maiores médias foram observadas para a combinação P7 x L75 (88,82 estômatos mm^{-2}) em WW e em WS (86,62 estômatos mm^{-2}) (Figura 18B). Em se tratando das estimativas de CEC, a magnitude superior foi observada na combinação L75 x P7 em ambas as CH (Figura 18D).

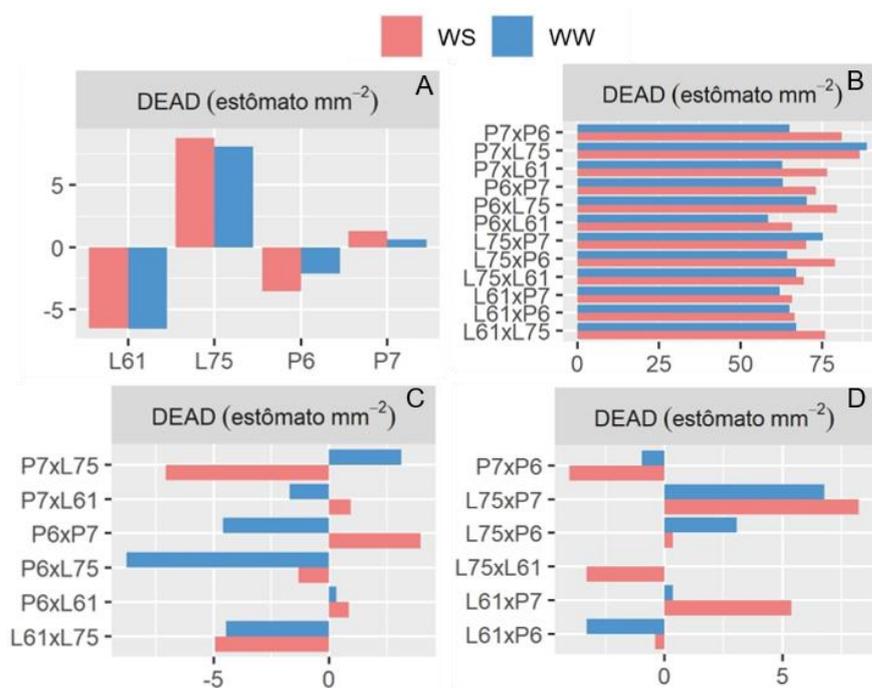


Figura 18 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável densidade estomática adaxial.

No que concerne ao caractere IEAD para com a CGC, o genitor L75 apresentou a maior estimativa positiva em WW (0,66 %); por outro lado, P7 foi o genitor que apresentou a maior estimativa em WS (0,60 %) (Figura 19A). Alusivo às médias, os maiores valores foram observados para as combinações L75 x P7 (24,35 %) em WW e P6 x P7 (23,15 %) em WS (Figura 19B). Quanto às estimativas de CEC, as maiores observadas foram para com L61 x P7 em ambas as CH, sendo 1,5 % em WW e 1,08 % em WS (Figura 19D).

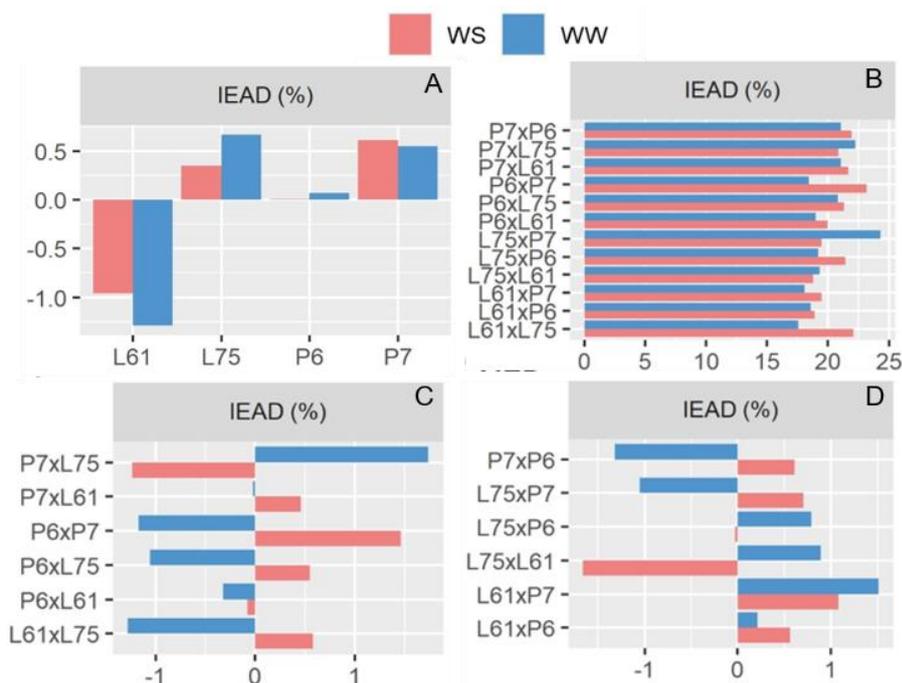


Figura 19 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável índice estomático adaxial.

Para o caractere DEAB, o genitor L75 apresentou a maior estimativa positiva de CGC em WW (5,7 %); e, por outro lado, em WS, o genitor P7 sobressaiu-se (1,55 %) (Figura 20A). P6 x L61, com estimativa de 107,4 estômatos mm^{-2} , expressaram as maiores médias em WW, e P7 x L61 em WS, com estimativa de 112,57 estômatos mm^{-2} (Figura 20B). As estimativas de CEC foram observadas as maiores na combinação P6 x L61 (7,44 estômatos mm^{-2}) em WW (Figura 20C), e em L61 x P6 (11,4 estômatos mm^{-2}) em WS (Figura 20D).

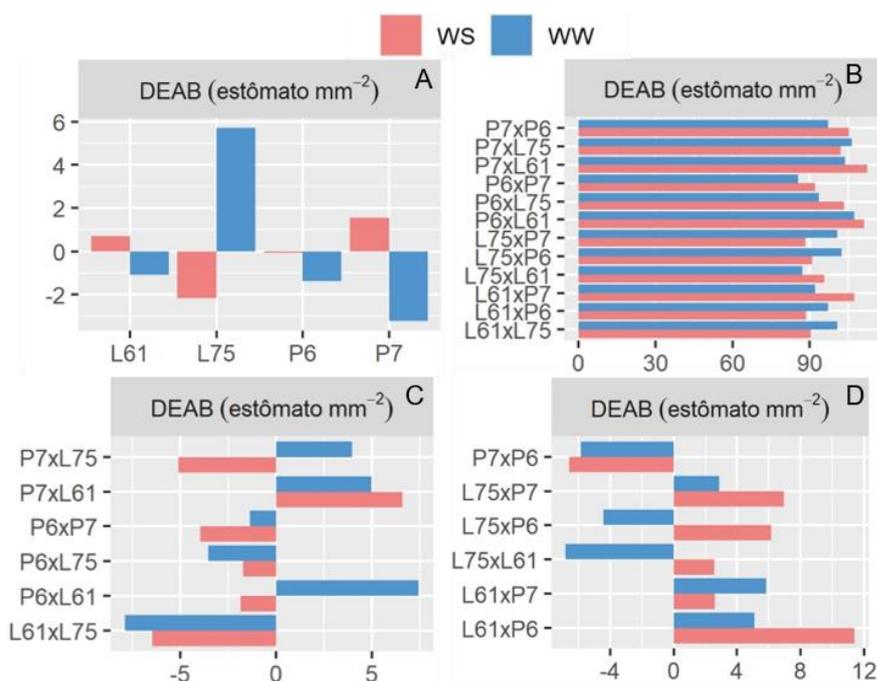


Figura 20 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável densidade estomática abaxial.

Em menção ao caractere IEAB para os efeitos da CGC, os genitores L75 e P7 apresentaram as maiores estimativas positivas em WW (1,28 %) e em WS (0,78 %), respectivamente (Figura 21A). As médias superiores foram observadas nas combinações P6 x L75 (28,6 %), em WW, e P7 x L61 (27,73 %) em WS (Figura 21B). Considerando-se as estimativas de CEC, os maiores valores foram observados nas combinações P7 x L61 (1,97 %) em WW (Figura 21C), e em L75 x P7 (1,76 %) em WS (Figura 21D).

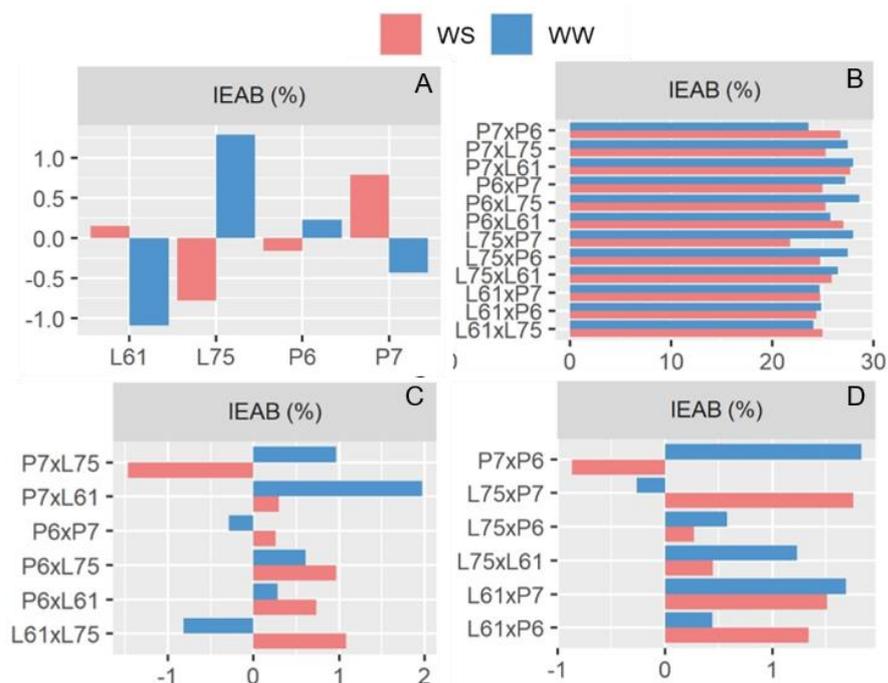


Figura 21 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável índice estomático abaxial.

As maiores estimativas positivas dos efeitos de CGC para o caractere T_{cum} ocorreram para com os genitores P7 e P6 em ambas as CH (Figura 22A). Médias superiores foram observadas nas combinações L75 x P6 (22,51 dm^3 planta⁻¹) em WW, e P6 x L75 (16,13 dm^3 planta⁻¹) em WS (Figura 22B). A combinação com maiores valores para as estimativas de CEC foi P6 x L75 em ambas as CH (Figura 22C).

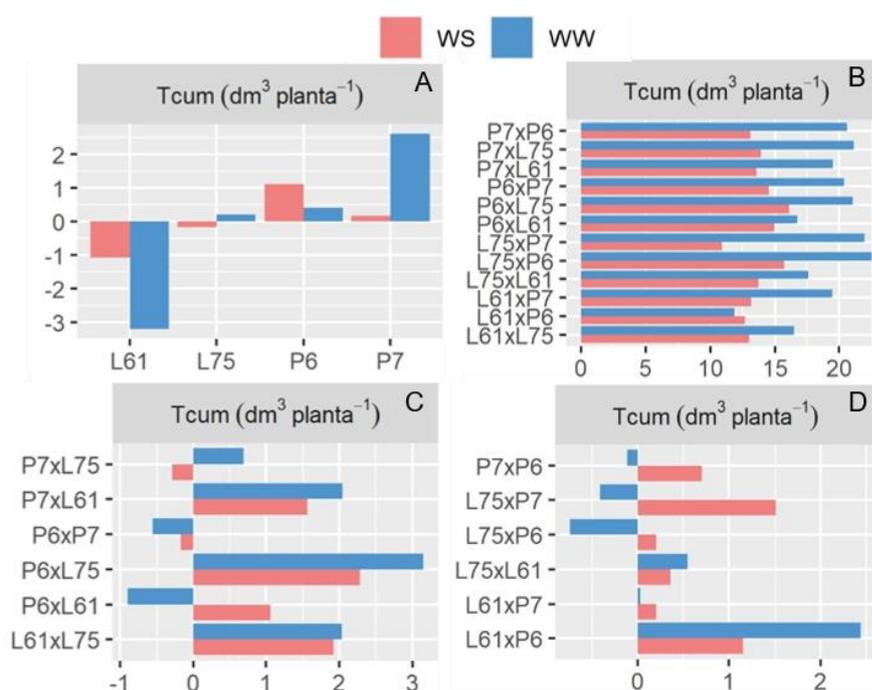


Figura 22 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável transpiração cumulativa.

O genitor L61 apresentou as maiores estimativas positivas dos efeitos de CGC para o caractere CRA, em ambas as CH, com valor de 0,66 % em WW e 1,25 % em WS (Figura 23A). Médias mais elevadas foram constatadas na combinação P7 x L61 (94,34 %) em WW e L75 x L61 (92,51 %) em WS (Figura 23B). Os pares que apresentaram estimativas superiores de CEC foram L61 x P7 (1,01 %) em WW e L75 x P6 (2,77 %) em WS (Figura 23D).

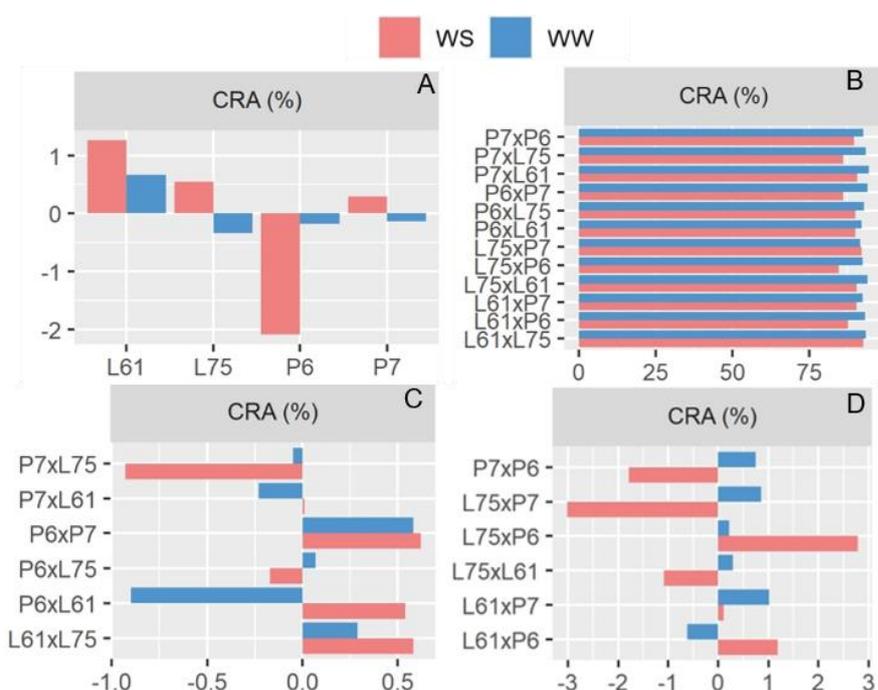


Figura 23 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável conteúdo relativo de água.

O genitor L75 apresentou a maior estimativa positiva de CGC para o caractere $EUA_{Instant}$ em WS ($0,25 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$), e P7 em WW ($0,11 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$) (Figura 24A). As maiores médias foram observadas para L61 x P7 ($7,57 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$) em WW, e para P7 x L75 ($9,42 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$) em WS (Figura 24B). As estimativas mais proeminentes de CEC ocorreram para a combinação L61 x P6 ($0,42 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$) em WW, e para L75 x P7 ($0,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$) em WS (Figura 24D).

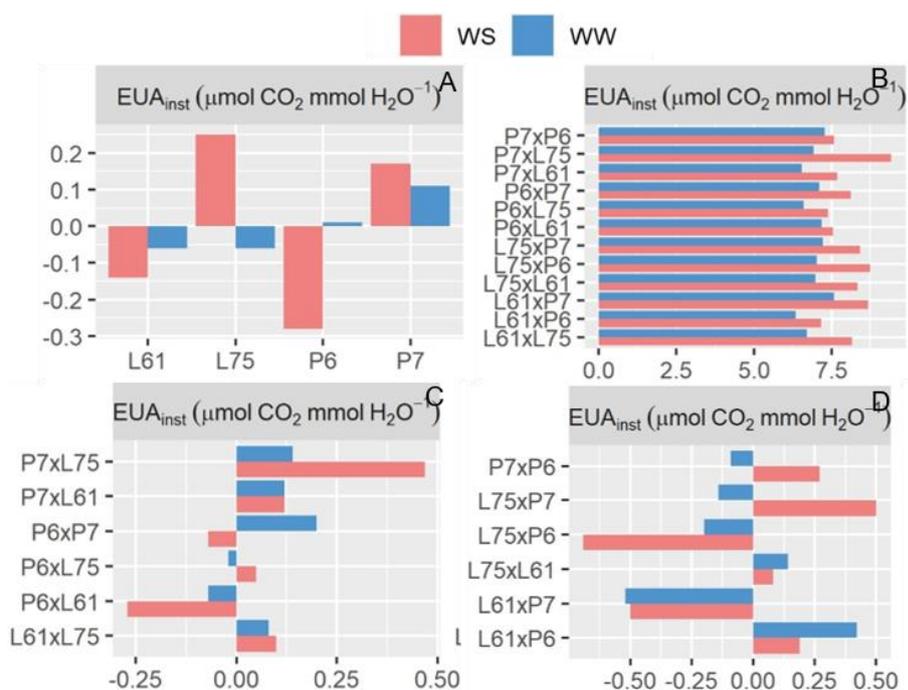


Figura 24 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável eficiência instantânea no uso da água.

Os genitores P6 ($6,32 \mu\text{mmol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$) e L75 ($9,61 \mu\text{mmol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$) apresentaram-se com as maiores estimativas positivas dos efeitos de CGC para EUA_{intrin} em WW e WS, respectivamente (Figura 25A). Para as estimativas de médias, as combinações P6 x P7 ($221,6 \mu\text{mmol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$) em WW, e P7 x L75 ($290,5 \mu\text{mmol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$) em WS (Figura 25B), foram aquelas que apresentaram os maiores valores. Em se tratando das estimativas de CEC, as maiores magnitudes foram observadas na combinação L75 x L61 ($18,71 \mu\text{mmol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$) em WW, e em L75 x P7 ($25,37 \mu\text{mmol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$) em WS (Figura 25D).

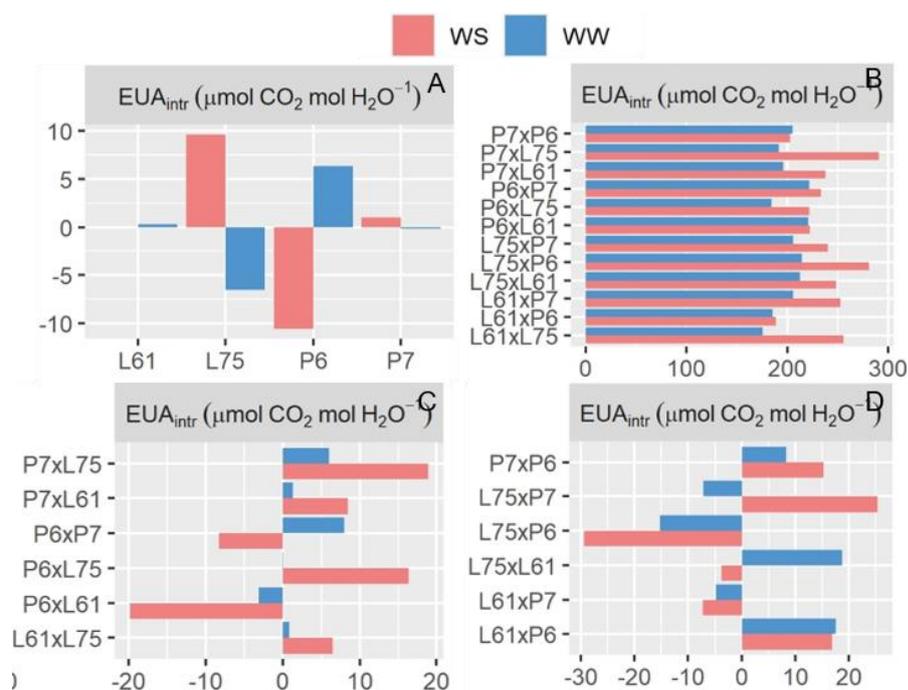


Figura 25 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável eficiência intrínseca no uso da água.

P6 foi o genitor que expressou a maior estimativa positiva de CGC para o caractere EUA_{Agron} em ambas as CH (Figura 26A). De acordo com as médias, as combinações com maiores valores foram P6 x L75 ($6,65 \text{ g kg}^{-1}$) em WW, e L61 x P6 ($6,25 \text{ g kg}^{-1}$) em WS (Figura 26B). Para as estimativas de CEC, as combinações com maiores valores foram P6 x L61 ($0,32 \text{ g kg}^{-1}$) em WS (Figura 26C), e L75 x P6 ($0,26 \text{ g kg}^{-1}$) em WW (Figura 26D).

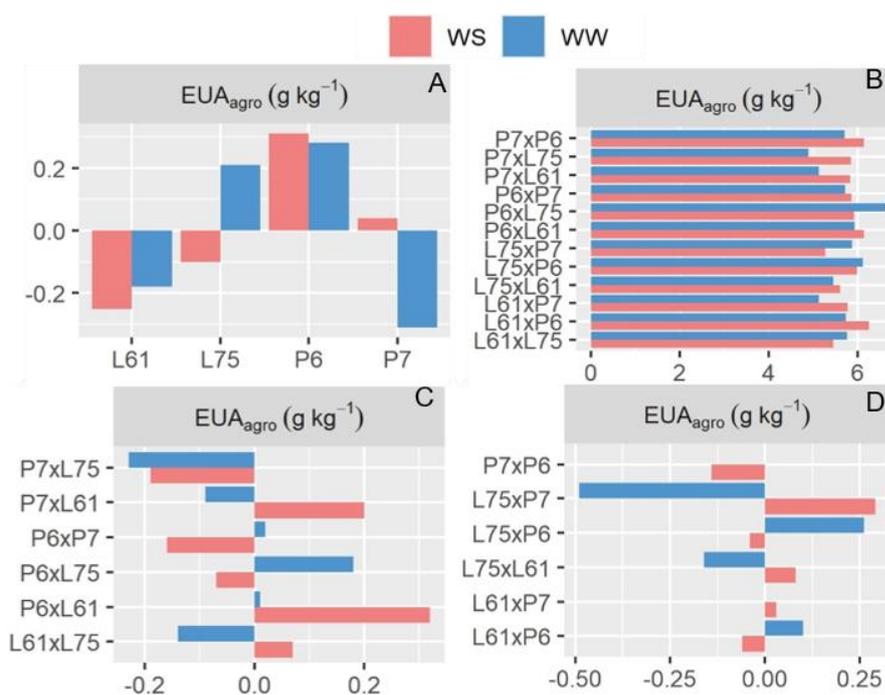


Figura 26 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável eficiência agrônômica no uso da água.

5.3. Caracteres radiculares

Todos os caracteres radiculares apresentaram diferenças estatísticas para a fonte de variação G nas análises individuais por CH (WS e WW) (Tabela 5). Na análise conjunta, com exceção de PAR, o déficit hídrico aplicado causou redução nas médias de DPR de todas as seções, que variou de 22,53 % a 51,06 % (Tabela 5). Todos os caracteres apresentaram diferenças significativas para a interação G*CH (Tabela 5).

Tabela 5. Resumo da análise de variância, valores de médias e estimativas de componentes quadráticos, de acordo com o método I de análise dialélica proposta por Griffing (1956), para caracteres radiculares de quatro genitores e suas possíveis combinações híbridas de milho-pipoca cultivado em condições hídricas contrastantes.

Caracteres	WS		WW		Conjunta			WS						WW					
								CGC		CEC		REC		CGC		CEC		REC	
	G	\bar{X}	G	\bar{X}	G	CH	G*CH	QM	$\hat{\Phi}^2_g$	QM	$\hat{\Phi}^2_e$	QM	$\hat{\Phi}^2_r$	QM	$\hat{\Phi}^2_g$	QM	$\hat{\Phi}^2_e$	QM	$\hat{\Phi}^2_r$
DPRa	**	132,06	**	220,9	**	**	**	ns	13,1	**	1699,7	**	107,9	**	958,3	**	6866,58	**	1247,78
DPRb	**	62,13	**	80,20	**	*	**	*	12,27	**	816,35	**	117,64	**	167,98	**	1068,98	**	435,07
DPRc	**	40,38	**	72,33	**	**	**	**	5,64	**	341,05	**	31,79	**	212,97	**	1122,25	**	498,44
DPRd	**	27,41	**	56,01	**	**	**	*	1,99	**	151,88	*	6,77	**	50,36	**	537,05	**	104,01
DPRe	**	31,42	**	54,33	**	**	*	ns	2,50	**	192,23	ns	7,76	**	68,67	**	264,84	**	95,08
PAR	**	3,95	**	3,39	**	ns	**	**	0,1	**	0,64	ns	0,011	*	0,017	**	0,48	**	0,137

WS – déficit hídrico; WW – irrigação a capacidade de campo; G – representa a fonte de variação genótipo, CH – condições hídricas; G*CH – interação entre genótipo e a condição hídrica; QM – representa o efeito do quadrado médio indicado por ns, * e **, quando não significativo, significativo em 5 % e 1 %, respectivamente, pelo teste F; \bar{X} – médias dos genótipos; Conjunta – refere-se à análise conjunta entre as condições hídricas WS e WW; CGC – capacidade geral de combinação; CEC – capacidade específica de combinação; REC – recíproco; $\hat{\Phi}^2$ – componente quadrático que expressa a média dos quadrados dos efeitos;; DPR – densidade de peso radicular nas secções do solo, isto é, a) 0-30 cm, b) 30-60 cm, c) 60-90 cm, d) 90-120 cm, e) 120-150 cm de profundidade; PAR – razão entre o peso da parte aérea e das raízes.

Independentemente da CH, para a maioria dos caracteres foram observadas diferenças significativas para os componentes de CGC e CEC (Tabela 5). Exceções foram observadas em WS para as secções DPRa e DPRe, em relação à CGC e para as secções DPRe e PAR em relação ao efeito de REC. Para todos os caracteres, em ambas as CH, foram observadas superioridade dos componentes quadráticos da CEC ($\hat{\Phi}^2_e$) em relação à CGC ($\hat{\Phi}^2_g$), confirmando a maior importância dos efeitos gênicos não-aditivos no controle desses caracteres (Tabela 5).

5.3.1. Capacidade geral (CGC), específica (CEC) de combinação, efeito recíproco (REC) e valores médios

Com relação à secção (a) da DPR, o genitor P6 apresentou as maiores estimativas positivas dos efeitos de CGC, para ambas as CH (Figura 27A). L75 x P6, com a estimativa de 348,21 g m⁻³, expressou a maior média em WW, ao passo que em WS, isso ocorreu para com o par P6 x L75, com magnitude de 177,18 g m⁻³ (Figura 27B). Esta última combinação apresentou as maiores estimativas de CEC em WW (82,16 g m⁻³) e em WS (32,21 g m⁻³) (Figura 27C).

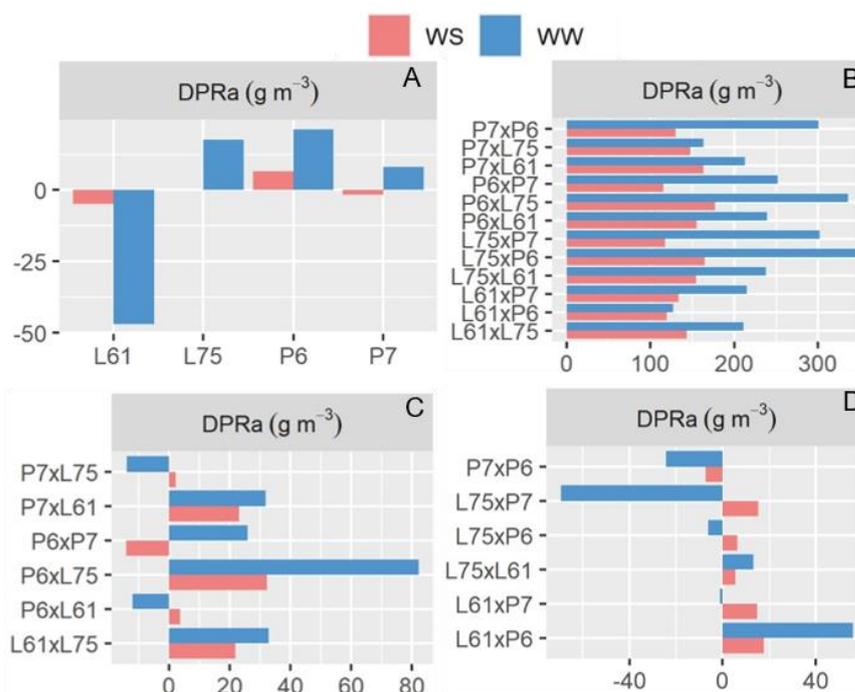


Figura 27 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável densidade de peso radicular na secção a do solo.

Para a secção (b) de DPR, o genitor L75 exibiu as maiores estimativas positivas dos efeitos de CGC para ambas as CH (Figura 28A). Os maiores valores de médias foram observados pelas combinações L75 x P7 ($154,45 \text{ g m}^{-3}$) em WW, e P6 x L75 ($121,86 \text{ g m}^{-3}$) em WS (Figura 28B). Entre as estimativas de CEC, as maiores magnitudes ocorreram para a combinação P6 x L75 em ambas as CH (Figura 28C).

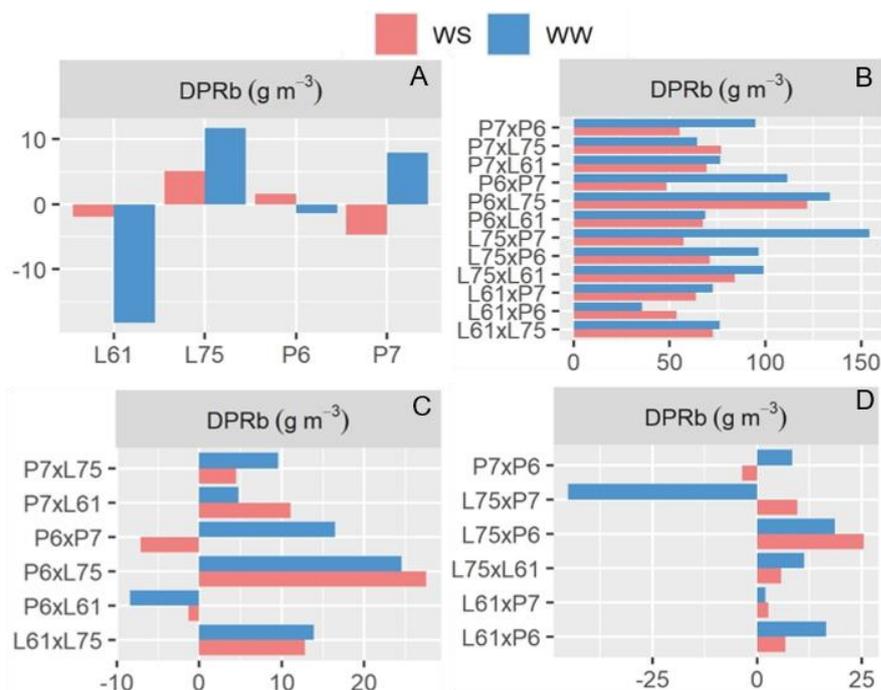


Figura 28 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável densidade de peso radicular na secção **b** do solo.

Quanto à secção (c) de DPR, sobressaiu-se a linhagem L75, por expressar as maiores estimativas positivas dos efeitos de CGC em ambas as CH (Figura 29A). O híbrido L75 x P7 mostrou-se superior, com média de $151,27 \text{ g m}^{-3}$ em WW, ao passo que a combinação L75 x L61 foi a que exibiu a maior estimativa de média ($61,13 \text{ g m}^{-3}$) em WS (Figura 29B). Quanto à CEC, os maiores valores foram observados na combinação P6 x L75, com estimativa de $33,21 \text{ g m}^{-3}$ em WW, e de $13,40 \text{ g m}^{-3}$ em WS (Figura 29C).

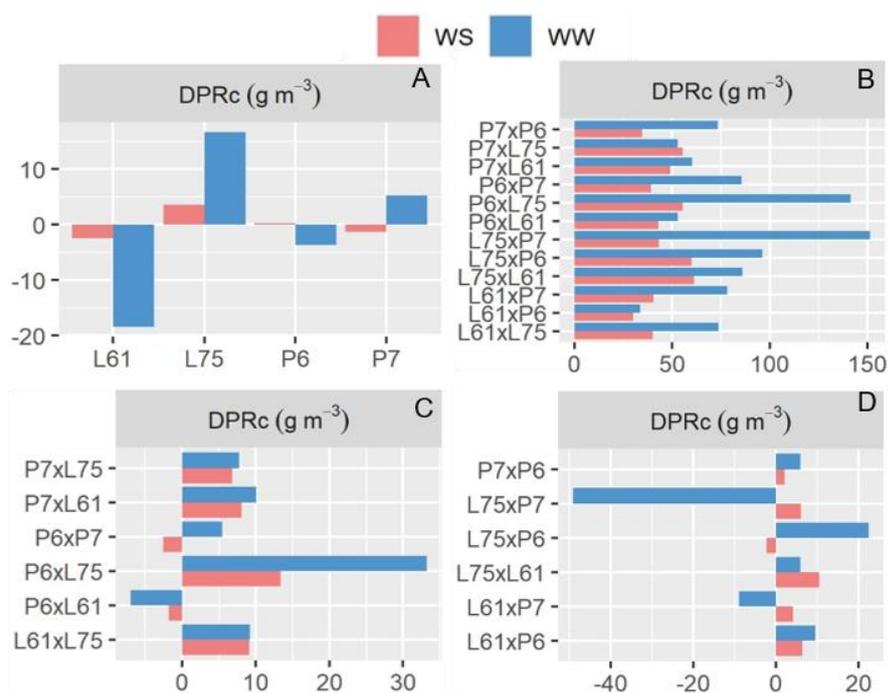


Figura 29 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável densidade de peso radicular na secção c do solo.

Quando se avaliou a secção (d) do caractere DPR, notou-se que os genitores L75 em WW, e P6 em WS apresentaram as maiores estimativas positivas dos efeitos de CGC (Figura 30A). Em relação às médias, as maiores estimativas foram observadas para a combinação L75 x P7 ($87,04 \text{ g m}^{-3}$) em WW, e L75 x P6 ($42,96 \text{ g m}^{-3}$) em WS (Figura 30B). As estimativas mais elevadas de CEC ocorreram na combinação L61 x L75 ($20,69 \text{ g m}^{-3}$) em WW, e P7 x L61 ($7,96 \text{ g m}^{-3}$) em WS (Figura 30C).

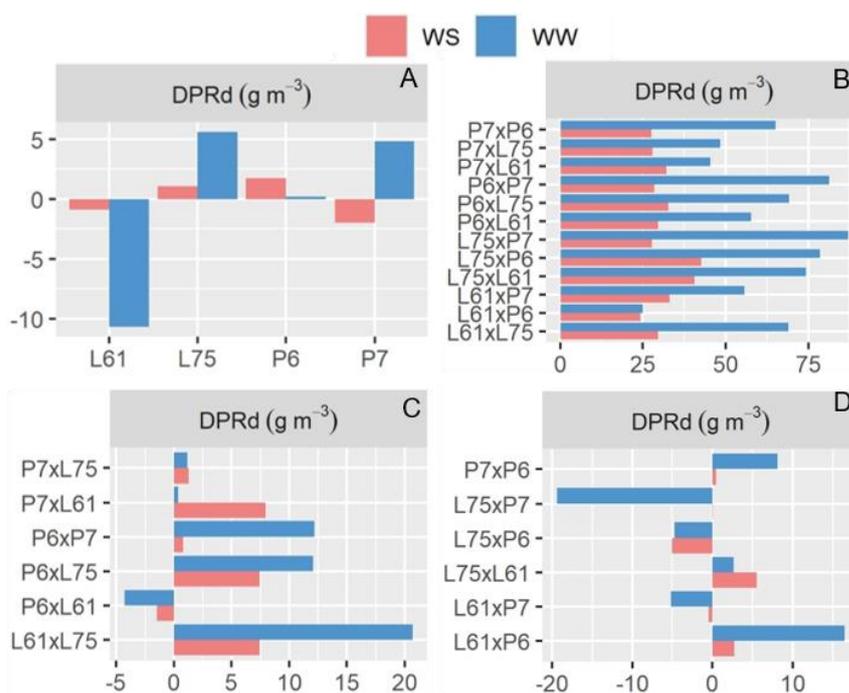


Figura 30 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável densidade de peso radicular na secção **d** do solo.

Analisando-se a secção (e) do caractere DPR, tem-se que o genitor P7 apresentou a maior estimativa positiva dos efeitos de CGC em WW ($5,50 \text{ g m}^{-3}$), enquanto em WS a maior estimativa foi observada para com o genitor P6 ($2,71 \text{ g m}^{-3}$) (Figura 31A). Os maiores valores de médias ocorreram para as combinações L75 x P7 ($83,44 \text{ g m}^{-3}$) em WW, e P7 x L61 ($45,78 \text{ g m}^{-3}$) em WS (Figura 31B). No tocante às maiores estimativas de CEC, as combinações híbridas P7 x L61 ($11,73 \text{ g m}^{-3}$) em WS (Figura 31C), e L61 x P6 ($18,97 \text{ g m}^{-3}$) em WW (Figura 31D).

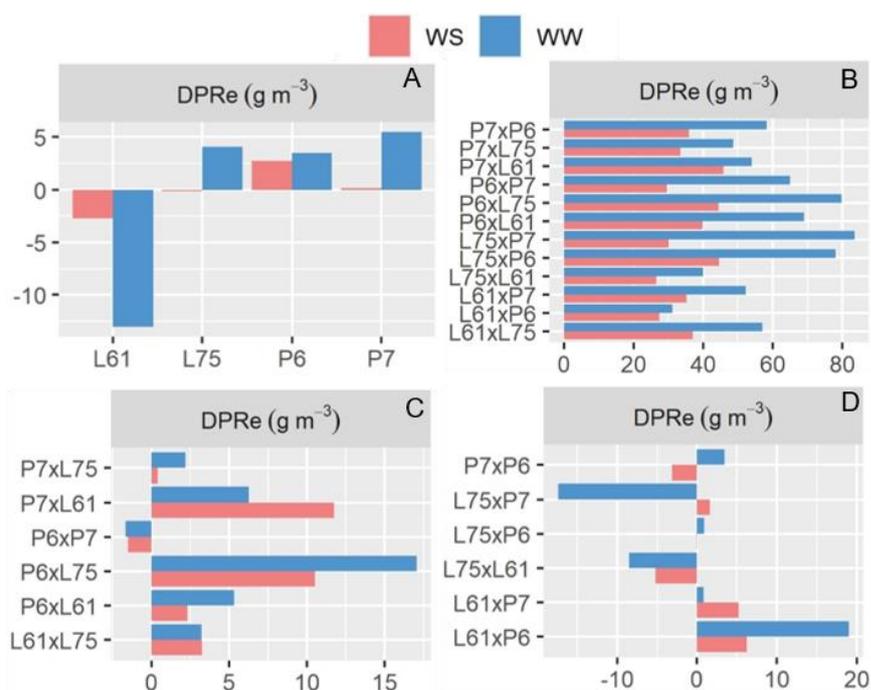


Figura 31 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável densidade de peso radicular na secção e do solo.

Tratando-se do caractere PAR, os genitores L61 e P6 apresentaram as maiores estimativas positivas dos efeitos de CGC em WW e WS, respectivamente (Figura 32A). Os maiores valores de médias foram observados nas combinações híbridas P7 x L75 (4,35) em WW, e P6 x P7 (5,03) em WS (Figura 32B). Em relação às estimativas de CEC, as superiores foram observadas nas combinações P6 x L61 (0,59) em WS (Figura 32C), e L75 x P7 (0,88) em WW (Figura 32D).

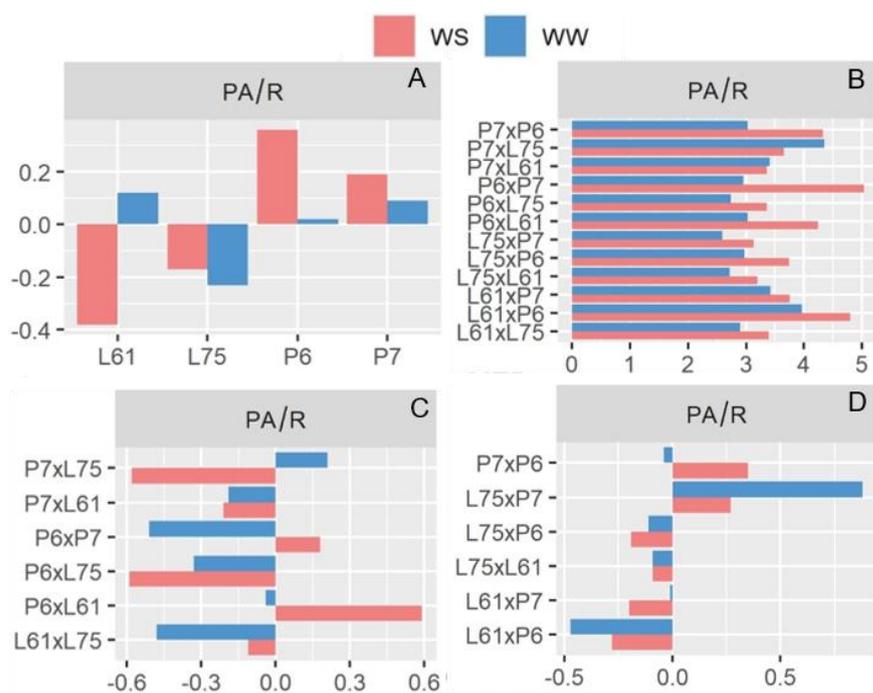


Figura 32 – Estimativas de efeitos da capacidade geral de combinação (A), da média geral dos híbridos (B), da capacidade específica de combinação (C) e do recíproco (D), em CH contrastantes (WS – 35% e WW – 100%) para a variável razão entre o peso da parte aérea e das raízes.

6. DISCUSSÃO

6.1. Caracteres morfológicos, pigmentos foliares, teor de N, composição estável de ^{13}C e ^{15}N

Em consequência do déficit hídrico aplicado, foram observadas reduções nas médias de biomassa da parte aérea (Biom), altura de planta (AP) e área foliar (Área). Resultados semelhantes foram encontrados por Chairi et al. (2016), quando avaliaram linhagens e híbridos de milho comum. O maior acúmulo de Biom antes do florescimento e o maior tamanho das folhas resultarão em maior área de interceptação solar, favorecendo assim, aumentos nas taxas de fotoassimilação (Tollenaar et al., 2004), característica apresentada em híbridos de milho-pipoca aqui avaliados. Tollenaar et al. (2004) citam alguns mecanismos fisiológicos como responsáveis pela heterose em programas de melhoramento que anseiam ganhos, sobretudo, para rendimento de grãos, entre eles, está a maior área foliar, que atua favorecendo uma maior interceptação de luz, proporcionando acúmulo de matéria seca no estágio de pré-antese e na fase de enchimento de grão na cultura do milho. Já com plantas adultas de milho, Cairns et al. (2012) observaram relação positiva entre biomassa e rendimento de grãos sob condições de déficit hídrico para híbridos, demonstrando ser um caráter de importância na busca, sobretudo de rendimentos superiores.

Efeitos da limitação hídrica foram observados em decorrência das reduções em Clor, Flav e IBN. Avaliando conteúdo de clorofila foliar em milho comum, Cairns et al. (2012) encontraram reduções em híbridos e linhagens,

também sob condições de déficit. Isso ocorre quando restrições hídricas do solo e do ar provocam fechamento estomático e, conseqüentemente, menor admissão de CO₂. Contudo, com a frequente captação de energia luminosa formam-se espécies reativas de oxigênio, inibindo enzimas do ciclo de Calvin-Benson (Zaefyzadeh et al., 2009; Avramova et al., 2015), causando efeitos não estomáticos, como a degradação de componentes fotossintéticos, sobretudo a clorofila, soma-se também à menor síntese devido à reduzida absorção de nitrogênio (Caverzan et al., 2016; Laxa et al., 2019).

Em se tratando dos valores de Flav, foi observada pequena redução em consequência do déficit hídrico, enquanto para Ant houve ausência de diferença entre as CH. Ambos são compostos fenólicos relacionados a estresses ambientais, como o déficit hídrico (Nakabayashi et al., 2014). Agem na proteção luminosa das células vegetais, pelo fato de proporcionar sequestro de espécies reativas de oxigênio, produzidas em demasia sob condições de estresse, o que pode prejudicar o metabolismo e a homeostase celular (Wahid et al., 2007; Kalaji et al., 2017). Portanto, independente da CH, possuir maiores valores de Flav e Ant é uma vantagem adaptativa ao déficit hídrico.

Os valores para teor de N permaneceram semelhantes entre as CH, não havendo diferença significativa. Em condição de campo, avaliando plantas de milho adultas, Araus et al. (2010) não observaram efeitos de heterose para caracteres relacionados ao teor de N foliar. Em avaliação de plântulas de milho, Chairi et al. (2016) também relataram ausência de efeitos de heterose para absorção de N, fato justificado por esses mesmos autores devido aos dados não serem expressos com base na planta, como preconizado por Sinha e Khanna (1975) e Holá et al. (2017). Ausência de diferença entre CH também foi observada para o caractere $\delta^{15}\text{N}$.

Como resposta ao WS, os genótipos exibiram valores mais negativos de $\delta^{13}\text{C}$, indicando a ocorrência de maior fechamento estomático. Resultados semelhantes foram observados em milho comum, também em condição WS (Cabrera-Bosquet et al., 2009; Araus et al., 2010, 2013; Chairi et al., 2016). Trata-se, pois, de um importante indicativo de genótipos considerados susceptíveis ao déficit hídrico, já que valores mais baixos (mais negativos) indicam fechamento estomático mais frequentemente (Farquhar et al., 1989; Cabrera-Bosquet et al., 2009; Araus et al., 2010; Cabrera-Bosquet et al., 2017). Os resultados aqui

encontrados apresentaram valores mais negativos em WS, contudo, os híbridos apresentaram valores superiores (menos negativos) de $\delta^{13}\text{C}$, indicando, de fato, o melhor uso da água nos híbridos.

6.2. Caracteres de trocas gasosas, estomáticas e de *status* hídrico

Reduções nas médias dos caracteres de trocas gasosas A , g_s e E foram observadas devido à imposição do déficit hídrico. Plantas de milho quando submetidas ao déficit hídrico, apresentam declínio das taxas de fotossíntese, bem como do crescimento e da produtividade. Reduções nas taxas fotossintéticas da planta pode ser consequência de uma menor interceptação de luz, causada pela reduzida expansão celular e foliar, ou mesmo pela senescência, associada ainda ao fechamento estomático ou aumento da fotoinibição (Ashral e Mehmood, 1990; Bruce et al., 2002; Aslam et al., 2013). Neste estudo foram encontradas reduções nos valores de trocas gasosas, em WS, com maiores médias observadas nos híbridos, em relação aos seus genitores, além de efeitos recíprocos. Em geral, híbridos quando comparados com seus genitores apresentam maiores taxas de trocas gasosas, em ambas as CH (Tollenaar, 2004; Araus et al., 2010; Chairi et al., 2016). A fotossíntese é o processo fisiológico base no aumento de biomassa e produtividade das plantas (Araus et al., 2010), esperando-se assim, aumentos à medida que existam efeitos de heterose. Chairi et al. (2016) descreveram efeitos de heterose acentuado para A e E ; associados a valores superiores de Biom, sobretudo em WS, os resultados aqui observados, mostram altas estimativas de CEC para os caracteres em ambas as CH.

Sob restrição hídrica, genótipos que mantêm valores superiores de CRA podem ser considerados mais tolerantes, já que o associa a um sistema radicular mais robusto e eficiente (Blum, 2011), com maior capacidade de captar água nas camadas mais profundas do solo, ou, então, devido um maior ajustamento osmótico (Gao e Lynch, 2016). Os mesmos autores relatam que valores superiores possibilitam maior g_s , permitindo manter a fotossíntese, porém com risco de causar maiores perdas por transpiração e, conseqüentemente, reduzir o CRA. Nesta pesquisa, foi observada redução de CRA, bem como híbridos com maiores médias em relação aos seus genitores, sobretudo em WS. Araus et al. (2010) também encontraram valores superiores nos híbridos em relação aos seus genitores, porém em ambas as CH que os autores avaliaram.

Devido ao déficit hídrico, houve redução na média de T_{cum} , contudo, maiores médias dos híbridos em relação aos seus pais foram observadas em ambas as CH. Seguindo o mesmo raciocínio, Chairi et al. (2016) descreveram maiores valores de T_{cum} em híbridos de milho comum, e relacionados positivamente com a biomassa da parte aérea. A relação entre biomassa e consumo hídrico pode ser definida como a eficiência agrônômica no uso da água (EUA_{Agro}), que retrata o quanto um determinado genótipo produz em função da água consumida (Zhao et al., 2018). Portanto, genótipos que apresentem valores altos de EUA_{Agro} são desejados. No presente estudo, a condição WS provocou aumento nas médias para a razão entre a biomassa da parte aérea e a quantidade total de água transpirada, gerando híbridos com médias superiores, no entanto, não apresentou distinção entre as CH. Chairi et al. (2016) observaram efeitos de heterose para EUA_{Agro} em ambas as CH, bem como correlação positiva para com a biomassa da parte aérea.

Em relação aos valores de $EUA_{Instant}$ e EUA_{Intrin} , existe uma tendência de que apresentem efeitos de heterose, sobretudo em WS, indicando assim que uma menor condutância estomática e taxa transpiratória têm influência no consumo hídrico entre os genótipos e utilização mais eficiente da água em WS. Contudo, o aumento destes caracteres pode ser consequência da redução de g_s e E , o que pode acarretar em redução da fotossíntese, crescimento e produtividade (Blum, 2009). Em relação a $EUA_{Instant}$, foi observada distinção entre as CH, porém não diferiu dentro das CH. Chairi et al. (2016) obtiveram resultados semelhantes, apesar de ocorrer valores com baixa magnitude de heterose em condições normais de cultivo. Os mesmos autores observaram valores superiores de EUA_{Intrin} nas linhagens em relação aos híbridos em condição de déficit, enquanto em condições WW não foram observadas diferenças. Resultados diferentes foram aqui encontrados, com os híbridos expressando médias superiores em WS. Por outro lado, em WW, os resultados concordam com os apresentados por Chairi et al. (2016).

De maneira geral, em relação aos caracteres de densidade e índice estomático, nas faces abaxial e adaxial, não houve diferenças significativas entre as CH. Os estômatos controlam as trocas gasosas através do balanço entre admissão de CO_2 e disponibilidade hídrica, sendo a DE e o IE responsáveis pela determinação da máxima condutância difusiva da folha para o CO_2 (Brodrribb et

al., 2013). Os resultados aqui apresentados mostram que a densidade e índice estomático não proporcionaram distinções entre as CH, além de as características relacionadas aos estômatos não terem sido afetadas em WS. Contudo, segundo Zhao et al. (2015), a redução de água no solo afeta significativamente nas diferenças de densidade estomática, reduzindo a abertura dos estômatos em milho comum, como os dados aqui observados.

6.3. Caracteres radiculares

Em decorrência do déficit hídrico, foram observadas reduções nos valores de DPR nas distintas secções do solo. Sabendo-se que as raízes desempenham papel fundamental na adequação das plantas a ambientes com restrições hídricas, um maior desenvolvimento do sistema radicular pode proporcionar vantagens, como incrementos na produtividade de grãos (Ali et al., 2016). Com isso, um sistema radicular com menor diâmetro, maior comprimento e densidade considerável, está intimamente ligado a manutenção da produtividade de plantas sob restrições hídricas (Comas et al., 2013).

Mesmo com as reduções nas médias para as diferentes secções de DPR, foi possível observar a presença dos efeitos gênicos não-aditivos, devido às maiores estimativas de médias dos quadrados dos efeitos da CEC, em ambas as CH. Chairi et al. (2016), em trabalho semelhante, com plântulas de milho, obtiveram resultados que demonstraram efeitos de heterose para caracteres radiculares, o que corrobora com os resultados aqui apresentados.

O maior desenvolvimento radicular tem sido apontado como justificativa para um melhor desempenho em termos de produtividade de híbridos em condições de déficit hídrico (Ali et al., 2016). Por outro lado, existe um custo metabólico alto para o processo de exploração do solo por parte do sistema radicular, custo esse requerido da capacidade fotossintética da planta, podendo superar em 50 % a taxa de fotossíntese/dia/planta sob restrições hídricas (Lambers et al., 2002). Comprovando essa demanda por fotoassimilação, nos resultados aqui obtidos, percebe-se a redução fotossintética em consequência do déficit hídrico (Tabela 3), acarretando em menores valores de DPR nos genitores e nas combinações híbridas avaliadas. Com isso, a seleção de genótipos que consigam suportar esses custos metabólicos, permitindo a exploração do solo sem que haja tanto comprometimento do maquinário fotossintético, assume

importância fundamental em programas de melhoramento visando à adaptação de genótipos a ambientes com déficit hídrico.

Em trabalhos correlatos em que foram avaliados diferentes tipos e profundidades de raízes nas secções do solo, em plântulas de milho e de milho-pipoca, os maiores valores de DPR foram observados em híbridos, mostrando, assim, a maior robustez radicular dos híbridos em solos com deficiência hídrica (Chairi et al., 2016; Kamphorst, 2019).

Em relação ao caractere PAR, não foi possível observar distinções entre as CH. Contudo, em WS houve incremento nas médias da razão PAR. Resultados contrários foram observados por Chairi et al. (2016), em que foi observada redução de PAR em WS, indicando maior investimento radicular dos genótipos. De modo geral, as médias híbridas apresentaram-se inferiores aos valores médios dos genitores, Chairi et al. (2016) encontraram efeitos negativos de heterose em seu estudo, corroborando com os resultados aqui encontrados.

6.4. Implicações em programas de melhoramento de milho-pipoca para condições de limitação hídrica

Há maior influência dos efeitos não-aditivos no controle da maioria dos caracteres, como Biom, Área, Clor, Flav, Ant, IBN, Teor de N, $\delta^{15}\text{N}$, Tcum, estomáticos e radiculares, em ambas as CH; o que permite ratificar que a exploração da heterose é uma estratégia fidedigna para a obtenção de ganhos genéticos (Hallauer et al., 2010; Cruz et al., 2014) em genótipos para cultivo em ambientes com deficiência hídrica (Araus et al., 2010). Contudo, mesmo a prevalência dos efeitos não-aditivos no controle dos caracteres, parte deles apresentaram também influência de CGC e REC, indicando participação de efeitos gênicos aditivos, bem como influência do genitor materno, mesmo que de menor efeito.

O acúmulo de matéria seca antes do florescimento, aqui encontrado, devido aos valores superiores observados em combinações híbridas para Biom e Área, foi apontado por Tollenaar et al. (2004) como a razão para superioridade de híbridos de milho, em decorrência da expressão da heterose. Nesse sentido, destaca-se a combinação híbrida P6 x L75 para Biom em ambas as CH, bem como seu recíproco para AP em WS; já em WW, o genitor L75 apresentou-se como promissor para ganhos em AP; e com relação à Área, destacou-se em WW

a combinação P6 x P7, e em WS a combinação L61 x P7. Já para AEF, a combinação híbrida L75 x P7 apresentou a maior média em WS, e em WW, o genitor L61 é potencial fonte de alelos favoráveis em programas de melhoramento intrapopulacionais, como a seleção recorrente.

Embora efeitos de CEC para Clor e IBN tenham sido superiores, as médias das combinações híbridas, de maneira geral, apresentaram-se inferiores em relação aos genitores, sendo L75 x P7 a combinação com maior média em WS. Uma provável explicação para as médias inferiores dos híbridos é o fato de que uma planta mais robusta, como normalmente observado nos híbridos, exigir mais N, o que não é suprido adequadamente em plantas cultivadas em tubos. Nesse caso, o N sendo mensurado especificamente em folhas é menor nos híbridos, o que poderia ter distinção em caso de medidas oriundas da planta inteira. A desvantagem do híbrido em relação a menor N foliar foi percebida em condição WS e descrita por Holá et al. (2017). Efeitos de CGC também foram observados, porém com menor influência, sendo o genitor L75 promissor em ambas as CH. Erdal et al. (2016), sob condições contrastantes de água, através de dialelo com genitores de milho tolerantes ao déficit, revelaram efeitos de CGC expressivos na expressão de Clor. Sabendo que Flav pode agir como fonte de proteção luminosa das células vegetais, por capturar espécies reativas de oxigênio (Kalaji et al., 2017), valores maiores podem ser uma vantagem adaptativa em WS e, considerando a maior importância dos efeitos de CEC para essa característica, a combinação híbrida P6 x L61 foi a que apresentou a maior média em WS, sendo, pois, a mais representativa.

Em relação ao caractere $\delta^{13}\text{C}$, a ação gênica não-aditiva foi mais expressiva em WS, já em WW a ação aditiva teve maior importância. A combinação híbrida P7 x P6 apresentou a média superior em WS, sendo assim, promissora para ganhos genéticos por meio da exploração da heterose; em WW, o genitor L61 é potencial fonte de alelos favoráveis em programas de melhoramento intrapopulacionais, como a seleção recorrente. Por sua vez, Chairi et al. (2016) relataram ausência de diferença entre genitores e híbridos de milho na expressão de $\delta^{13}\text{C}$, em ambas as CH, apresentando heterose negativa ou mesmo próxima de zero.

De acordo com os resultados dos caracteres de trocas gasosas (A , g_s , E), é possível admitir influência do efeito citoplasmático e dos genes nucleares do

genótipo materno em ambas as CH. O efeito recíproco em cruzamentos é devido à ação de genes provenientes da mitocôndria e dos cloroplastos (efeito extracromossômico) e de genes que são provenientes do núcleo do genitor materno (efeito materno) (Cruz et al., 2014). Estes efeitos também foram descritos no teor de clorofila a, e clorofila b, em genótipos de milho avaliados em cruzamento dialélico completo envolvendo dez genitores (Mehndiratta e Phul, 1983). Portanto, devido à maior importância dos efeitos gênicos não-aditivos, as combinações L75 x L61 e L75 x P7, por apresentarem as maiores médias em WW e WS, respectivamente, são promissoras para ganhos por meio da exploração da heterose; além disso, em relação a Tcum, a última combinação apresentou o menor consumo hídrico em WS, sendo, assim, uma fonte de alelos favoráveis para elevação de taxas fotossintéticas, sobretudo em WS. Por conseguinte, recomenda-se que na obtenção de híbridos, dentro do bloco de cruzamento, deve-se priorizar como genitor feminino aquele que exibir as maiores taxas fotossintéticas.

Haja vista a importância do maior CRA em genótipos em ambiente com déficit hídrico, e a superioridade dos efeitos gênicos não-aditivos em WS, a combinação híbrida L75 x L61 apresentou a maior média, sendo, pois, promissora para ganhos genéticos. Em relação ao caractere $EUA_{Intrín}$, os efeitos não-aditivos também se fizeram mais importantes no controle, revelando como promissora a combinação híbrida P7 x L75, que apresentou maior média em WS.

Devido à superioridade dos efeitos quadráticos de CEC, em ambas as CH, recomenda-se a exploração da heterose visando a incrementos em valores de DPR, independentemente da secção do solo, haja vista que os efeitos de heterose em genótipos de milho-pipoca já podem ser notados poucos dias após germinação, ainda em fase de desenvolvimento radicular (Rockenbach et al., 2018). A combinação híbrida L75 x P7 se destacou por expressar as maiores médias, exceto na secção (a) em WW, enquanto a combinação P6 x L75, em WS, apresentou as médias superiores nas secções (a, b), bem como médias altas nas demais secções. Nas secções mais profundas, em WS, a combinação L75 x P6 também se destacou dentre as maiores médias, sendo assim, L75 x P7 em WW; P6 x L75 e L75 x P6 em WS, são combinações promissoras para ganhos em DPR. Além dessas, a combinação híbrida L61 x L75 também se demonstrou promissora em WS, ao expressar a maior média na secção (c), além de valores

expressivos para as demais secções. Cumpre ressaltar que essa mesma combinação híbrida, em condições de campo, destacou-se para incremento em ângulo de raiz de suporte, bem como para ângulo e densidade de raízes da coroa, em WS, além de apresentar a maior magnitude de ganhos para capacidade de expansão, sendo considerado um genótipo com fonte de alelos favoráveis para tais caracteres (Bispo, 2020).

Em estudo desenvolvido em CH contrastantes em relação à disponibilidade de água, Ali et al. (2016), descreveram altas correlações positivas entre rendimento de grãos e massa radicular em híbridos de milho. Por meio da avaliação de um dialelo em milho, em condições de estresse por N e água, Chun et al. (2005), observaram efeitos de heterose para os níveis de N estudados, atribuídos aos efeitos significativos de CGC e CEC. Devido a isso e com base nos resultados da pesquisa aqui desenvolvida, conclui-se pela proeminência vantajosa da exploração da heterose para promover maior desenvolvimento radicular em cultivo em ambiente estressante quanto à disponibilidade de água, sendo, portanto, o uso de híbridos uma estratégia de relevância para contornar os efeitos danosos da carência de água no rendimento produtivo de genótipos de milho-pipoca cultivados em ambientes com déficit hídrico.

7. CONCLUSÕES

Devido as maiores estimativas de CEC expressas nos caracteres Biom e DPR, a preponderância dos efeitos gênicos não-aditivos resultou em maiores médias nas combinações híbridas, sobretudo em WS. Isso se deu com o aumento no consumo hídrico, proporcionando maior vigor das plantas. A combinação híbrida P6 x L75 e seu recíproco apresentaram potencial para incremento em DPR nas distintas secções das raízes avaliadas, bem como aumento em Biom em WS; por outro lado, em WW, a combinação L75 x P7 destacou-se com as maiores médias, além de revelar superioridade para A, g_s , E, Clor, Flav e IBN.

Em condição WW, os caracteres AP, AEF e $\delta^{13}C$ apresentaram estimativas de CGC superiores, indicando maior influência dos efeitos aditivos, com os genitores L61 e L75 sendo considerados promissores em programas de melhoramento por meio de métodos intrapopulacionais, como a seleção recorrente. Já em WS, os genitores L75, P6 e P7 participaram de combinações consideradas promissoras na exploração da heterose para tais caracteres.

Haja vista a preponderância dos efeitos gênicos não-aditivos no controle da maioria dos caracteres de crescimento, de trocas gasosas e os radiculares sob condições de déficit hídrico, recomenda-se a exploração da heterose para o sucesso de programas de melhoramento visando à obtenção de genótipos superiores em ambientes com déficit hídrico. Contudo, para os caracteres de trocas gasosas, é indispensável à escolha correta do genitor feminino no bloco de cruzamentos, levando-se em conta o efeito materno expresso.

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. *Journal of Crop Improvement*, 29: 117-130.
- Adebayo, M.A., Menkir, A., Blay, E., Gracen, V., & Danquah, E. (2017) Combining ability and heterosis of elite drought-tolerance maize inbred lines evaluated in diverse environments of lowland tropics. *Euphytica*, 213: 43.
- 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.
- Agrianual (2015) Anuário da Agricultura Brasileira. FNP consultoria & comércio, M&S Mendes & Scotini. Editora FNP, 521p.
- Ali, F., Kanwal, N., Ahsan, M., Ali, Q., Bibi, I., Niazi, N.K. (2015) Multivariate analysis of grain yield and its attributing traits in different maize hybrids grown under heat and drought stress. *Scientifica*, 1-6.
- Ali, M.L., Luetchens, J., Singh, A., Shaver, T.M., Kruger, G.R., Lorenz, A.J. (2016) Greenhouse screening of maize genotypes for deep root mass and related root traits and their association with grain yield under water-deficit conditions in the field. *Euphytica*, 207: 79-94.

- Amaral Júnior, A.T., Freitas Júnior, S.P., Rangel, R.M., Pena, G.F., Ribeiro, R.M., Morais, R.C., Schuelter, A.R. (2010) Improvement of a popcorn population using selection indexes from a fourth cycle of recurrent selection program carried out in two different environments. *Genetics and Molecular Research*, 9: 340-370.
- Amaral Júnior, A.T., Goncalves, L.S.A., Freitas Júnior, S.P., Candido, L.S., Vittorazzi, C., Pena, G.F., Ribeiro, R.M., Silva, T.R.C., Pereira, M.G., Scapim, C.A., Viana, A.P., Carvalho, G.F. (2013) UENF 14: A new popcorn cultivar. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 13: 218-220.
- Araus, J.L., Cabrera-Bosquet, L., Serret, M.D., Bort, J., Nieto-Taladriz, M.T. (2013) Comparative performance of $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{15}\text{N}$ for phenotyping durum wheat adaptation to a dryland environment. *Funct. Plant Biol.* 40: 595.
- 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., Slafer, G.A., Royo, C., & Serret, M.D. (2008) Breeding for yield potential and stress adaptation in cereals. *Critical Reviews in Plant Science*, 27: 377-412.
- Ashraf, M., Mehmood, S. (1990) Response of four Brassica species to drought stress. *Environ. Exp. Bot.* 30: 93-110.
- Aslam, M., Zamir, M.S.I., Afzar, I., Yaseen, M., Mubeen, M. (2013) Drought stress, its effect on maize production and development of drought tolerance through potassium application. *Cercet. Agron. în Moldova*, 154: 99-114.
- Assefa, Y., Staggenborg, S.A. (2011) Phenotypic changes in grain sorghum over the last five decades. *Journal of Agronomy and Crop Science*, Hoboken, 197: 249-257.

- Avramova, V., Abdelgawad, H., Zhang, Z., Fotschiki, B., Casadevall, R., Vergauwen, L., Knapen, D., Taleisnik, E., Guisez, Y., Asard, H., Beemster, G.T.S. (2015) Drought induces distinct growth response, protection and recovery mechanisms in the maize leaf growth zone. *Plant Physiology*, Rockville, 169: 1382-1396.
- Bennetzen, J.L., Chandler, V.L., Schnable, P. (2001) National Science Foundation-Sponsored Workshop Report. Maize Genome Sequencing Project. *Plant Physiol*, 127: 1572-1578.
- Berger, B., Parent, B., & Tester, M. (2010) High-throughput shoot imaging to study drought responses. *Journal of experimental botany*, 61: 3519-3528.
- Betran, F.J., Beck, D., Bänziger, M., & Edmeades, G.O. (2003) Secondary traits in parental inbreds and hybrids under stress and non-stress environments in tropical maize. *Field Crops Research*, 83: 51-65.
- Binott, J.J., Owuoche, J.O., & Bartels, D. (2017) Physiological and molecular characterization of Kenyan barley (*Hordeum vulgare* L.) seedlings for salinity and drought tolerance. *Euphytica*, 213: 1-23.
- Bispo, R.B. (2020) *Déficit hídrico na estimação da capacidade combinatória de linhagens de milho-pipoca para características agronômicas e radiculares*. Dissertação (Mestrado em Biotecnologia Vegetal) – Campos dos Goytacazes – RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense – UENF, 70p.
- Blake, M. (2015) *Maize for the Gods: Unearthing the 9,000-year History of Corn*. P. 17-53.
- 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.
- Blum, A. (2011) *Plant Breeding for Water-Limited Environments*. Springer New York.

- Bolaños, J., Edmeades, G.O. (1993) Eight cycles of selections for drought tolerance in lowland tropical maize. I. Responses in grain Yield, biomass, and radiation utilization. *Field Crops Research*, 31: 233-252.
- Borrell, A.K., Mullet, J.E., George-Jaeggli, B., Van Oosterom, E.J., Hammer, G.L., Klein, P.E., Jordan, D.R. (2014) Drought adaptation of stay-green sorghum is associated with canopy development, leaf anatomy, root growth, and water uptake. *Journal of Experimental Botany*, 65: 6251-6263.
- Brasil. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. Registro Nacional de cultivares – RNC. Disponível em: <<http://www.agricultura.gov.br/>>. Acesso em fevereiro de 2021.
- Brodribb, T.J., Jordan, G.J., Carpenter, R.J. (2013) Unified changes in cell size permit coordinated leaf evolution. *New Phytol.* 199: 559-570.
- Brunson, A.M. (1937) Popcorn breeding. *Yearbook Agricultural*, 1: 395-404.
- Buckler, E.S., Stevens, N.M. (2005) Maize Origins, Domestication, and Selection. In: *Genetics and origins of crops*. Chapter IV, 67-90.
- Cabral, P.D., Amaral Júnior, T., Freitas, I.L.J., Ribeiro, R.M., & Silva, T.R.C. (2016) Relação de causa e efeito de caracteres quantitativos sobre a capacidade de expansão do grão em milho-pipoca. *Revista Ciência Agronômica*. 47: 108-117.
- Cabrera-Bosquet, L., Grieder, C., Alvarez Prado, S., Sánchez, C., Araus, J.L. (2017) Kernel $\delta^{18}O$ reflects changes in apical dominance and plant transpiration in tropical maize. *J. Agron. Crop Sci.* 203: 277-285.
- Cabrera-Bosquet, L., Sánchez, C., Araus, J.L. (2009) How yield relates to ash content, $\Delta^{13}C$ and $\Delta^{18}O$ in maize grown under different water regimes. *Annals of Botany*, 104: 1207-1216.
- 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. *Journal of Integrative Plant Biology*, 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.
- Caversan, A., Casassola, A., Brammer, S.P. (2016) Antioxidant responses of wheat plants under stress. *Genetics and Molecular Biology*, 39: 1-6.
- 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.
- Chun, L., Mi, G., Li, J., Chen, F., Zhang, F. (2005) Genetic Analysis of Maize Root Characteristics in Response to Low Nitrogen Stress. *Plant Soil*. 276: 369-382.
- Comas, L.H., Becker, S.R., Cruz, V.M.V., Byrne, P.F., Dierig, D.A. (2013) Root traits contributing to plant productivity under drought. *Front Plant Sci*, 4: 442.
- Costa, E.F.N., Santos, M.F., Moro, G.V., Alves, G.F., Souza Júnior, C.L. de. (2008) Herança da senescência retardada em milho. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 43: 207-213.
- Costa, L.C., Justino, F., Oliveira, L.J.C., Sedyama, G.C., Ferreira, W.P.M., & Lemos, C.F. (2009) Potential forcing of CO₂, technology and climate changes in maize (*Zea mays*) and bean (*Phaseolus vulgaris*) yield in southeast Brazil. *Environmental research letters*, 4: 014013.
- 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. 3 ed. Viçosa - UFV. p. 668.
- Cruz, C.D., Regazzi, A.J., Carneiro, P.C.S. (2012) Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético. 4 ed. Viçosa: UFV, 512p.
- Dalal, M., Sharma, T.R. (2017) Biotechnological Applications for Improvement of Drought Tolerance. *In: Abiotic Stress Management for Resilient Agriculture*. p. 299-312.

- Daros, M., Amaral Junior, A.T., Pereira, M.G., Santos, F.S., Scapim, C.A., Freitas Júnior, S.P., Daher, R.F., Ávila, M.R. (2004) Correlações entre caracteres agronômicos em dois ciclos de seleção recorrente em milho-pipoca. *Ciência Rural*. 34: 1389-1394.
- 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 Science*, 49: 1201-1210.
- Dias, K.O.D.G., Gezan, S.A., Guimarães, C.T., Parentoni, S.N., Guimarães, P.E. de O., Carneiro, N.P., Portugal, A.F., Bastos, E.A., Cardoso, M.J., Anoni, C. de O., de Magalhães, J.V., de Souza, J.C., Guimarães, L.J.M, Pastina, M.M. (2018) Estimating Genotype x Environment Interaction for and Genetic Correlations among Drought Tolerance Traits in Maize via factor Analytic Multiplicative Mixed Models. *Crop Science*, 58: 72.
- Durães, F.O.M., Santos, M.X., Gama, E.E.G., Magalhães, P.C., Albuquerque, P.E.P., Guimarães, C.T. (2004) Fenotipagem Associada a Tolerância à Seca em Milho para Uso em Melhoramento, Estudos Genômicos e Seleção Assistida por Marcadores. *Mistério da Agricultura, pecuária e abastecimento*, 39: 18.
- Earl, H., Tollenaar, M. (1999) Using chlorophyll fluorometry to compare photosynthetic performance of commercial maize (*Zea mays* L.) hybrids in the field. *F. Crop Res.* 61: 201-210.
- Edmeades, G.O., Bolaños, J., Chapam, S.C., Lafitte, H.R., Banziger, M. (1999) Selection Improves Drought Tolerance in Tropical Maize Populations. *Crop Sci*, 39: 1306-1315.
- Elazab, A., Molero, G., Serret, M.D., Araus, J.L. (2012) Root traits and $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ of durum wheat under different water regimes. *Funct Plant Biol*, 39: 379.

- 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 Breeding*, 136: 197-205.
- Farquhar, G.D., & Sharkey, T.D. (1982) Stomatal Conductance and Photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33: 317-345.
- Farquhar, G.D., Hubick, K.T., Condon, A.G., Richards, R.A. (1989) "Carbon isotope fractionation and plant water-use efficiency". *in Stable isotopes in ecological research*, 68: 21-40.
- Fedoroff, N.V. (2015) Food in a future of 10 billion. *Agriculture e Food Security*, 4: 11.
- Fernández-Calleja, M., Monteagudo, A., Casas, A. M., Boutin, C., Pin, P. A., Morales, F., Igartua, E. (2020) Rapid On-Site Phenotyping via Field Fluorimeter Detects Differences in Photosynthetic Performance in a Hybrid-Parent Barley Germplasm Set. *Sensors* 20: 1486.
- Flexas, J., Carriquí, M., Nadal, M. (2018) Gas exchange and hydraulics during drought in crops: who drives whom?. *Journal of Experimental Botany*, 69: 3791-3795.
- Flint-Garcia, S.A. (2017) Kernel Evolution: From Teosinte to Maize. 1: 18.
- Freitas Júnior, S.P., Amaral Júnior, A.T., Rangel, R.M., Viana, A.P. (2009) Genetic gains in popcorn by full-sib current selection. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 9: 1-7.
- Galinat, W.C. (1977) The origin of corn. In: Sprague, G.F. (Ed) Corn and corn improvement. *Academic Press*, p. 48.
- Galinat, W.C. (1979) Ciba-Geigy Agrochemicals: Maize. Basle, Switzerland: Ciba-Geigy Agrochemicals, p. 105.
- Galkovskyi T., Mileyko Y., Bucksch A., Moore B., Symonova O., Price C.A., Topp C.N., Iyer-Pascuzzi A.S., Zurek P.R., Fang S. (2012) GiA Roots: software for

- the high throughput analysis of plant root system architecture. *BMC Plant Biol*, 12: 116.
- Gao, Y., & Lynch, J.P. (2016) Reduced crown root number improves water acquisition under water deficit stress in maize (*Zea mays* L.). *Journal of experimental botany*, 67: 4545-4557.
- Gaut, B.S., D'ennequin, M.L.T., Peek, A.S., Sawkins, M.C. (2000) Maize as model for the evolution of plant nuclear genomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97: 7008-7015.
- Ghannoum, O. (2008) Fotossíntese C4 e estresse hídrico. *Annals of Botany*, 103: 635-644.
- Giaveno, C.D., Ribeiro, R.V., Souza, G.M., Oliveira, R.F. (2007) Screening of tropical maize for salt stress tolerance. *Crop Breed Appl Biotechnol*, 7: 304-313.
- Golbashy, M., Ebrahimi, M., Khorasani, S.K., Choukan, R. (2010) Evaluation of drought tolerance of some corn (*Zea mays* L.) hybrids in Iran. *Afr. J. Agric. Res.* 5: 2714-2719.
- González, L., González-Vilar, M. (2001) Determination of Relative Water Content. *Handbook of Plant Ecophysiology Techniques*. 207-212.
- Goodman, M.M. (1980) História e Origem do Milho. In: Paterniani, E. (Ed.). *Melhoramento e produção do milho no Brasil*. Campinas, Fundação Cargill, p. 1-31.
- Goodman, M.M., Smith, J.S.C. (1987) *Botânica* In: Paterniani, E., Viegas, G. P. (Ed.). *Melhoramento e produção de milho*, p. 41-78.
- Griffing, A.R. (1956) Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system. *Australian Journal of Biological Science*, 9: 463-493.
- Guadagnin, J.P. (1996) Milho pipoca. Porto Alegre: Fepagro, 9: 11.
- Guimarães, L.J.M., Mendes, F.F., Guimaraes, P.D.O., Pacheco, C.A.P., Meirelles, W.F., Machado, J.D.A., Parentoni, S.N. (2013) Desempenho de híbridos de

- milho sob estresse de seca. In Embrapa Milho e Sorgo-Artigo em anais de congresso. *In: congresso brasileiro de melhoramento de plantas, 7.* Uberlândia. Variedade melhorada: a força da nossa agricultura: anais. Viçosa, MG: SBMP.
- Gupta, A., Rico-Medina, A., Caño-Delgado, A.I. (2020) The physiology of plant responses to drought. *Science*, 368: 266-269.
- Hallauer, A.R. (2001) *Specialty corns*. 2. ed. Boca Raton, London, New York, Washington: CRC Press, p. 469.
- Hallauer, A.R., Carena, M.J., Miranda Filho, J.B. (2010) Quantitative Genetics in Maize Breeding. 3. ed. New York: Springer, p. 663.
- Heiser Jr, C.B. (1997) Sementes para a civilização: a história da alimentação humana.
- 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.
- Hoseney, R.C., Zeleznak, K., Abdelrahman, A. (1983) Mechanism of Popcorn popping. *Journal of Cereal Science*, 1: 43-52.
- Hund, A., Ruta, N., Liedgens, M. (2009) Rooting depth and water use efficiency of tropical maize inbred lines, differing in drought tolerance. *Plant and Soil*, Dordrecht, 318: 311-325.
- Jákli, B., Hauer-Jákli, M., Böttcher, F., Meyer zur Müdehorst, J., Senbayram, M., Dittert, K. (2018) Leaf, canopy and agronomic water-use efficiency of field-grown sugar beet in response to potassium fertilization. *J Agron Crop Sci* 204: 99-110.
- Kalaji, H.M., Dabrowski, P., Cetner, M.D., Samborska, I.A., Lukasik, I., Brestic, M., Zivcar, M., Tomasz, H., Mojski, J., Kociel, H., Pahchal, B.M. (2017) A

- comparison between different chlorophyll content meters under nutrient deficiency conditions. *J Plant Nutr*, 40: 1024-1034.
- Kamphorst, S. H., Lima, V.J. De., Amaral Júnior, A.T., Schimitt, K.F.M., Leite, J.T., Carvalho, C.M., Silva, R.M.R., Xavier, K.B., Ferreira, F.R.A., Santos, P.H.A.D., Campostrini, E. (2018b) Popcorn breeding for water-stress tolerance or for agronomic water-use efficiency? *Genetics and Molecular Research*, 17: 1-19.
- Kamphorst, S.H. (2019) *Melhoramento do milho-pipoca para ambientes com limitação hídrica: Seleção de genótipos superiores, estudos de caracteres relacionados e análise genética*. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de plantas) – Campos dos Goytacazes – RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense – UENF, 142p.
- Kamphorst, S.H., Amaral Júnior, A.T., de Lima, V.J., Santos, P.H.A.D., Rodrigues, W.P., Vivas, J.M.S., Gonçalves, G.M.B., Schmitt, F.F.M., Leite, J.T., Vivas, M., Moura, F., Vergara, O., Araus, J.L., Ramalho, J.C., Campostrini, E. (2020) Comparison of Selection Traits for Effective Popcorn (*Zea mays* L. var. Everta) Breeding Under Water Limiting Conditions. *Frontiers in Plant Science*, 11: 1289.
- 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., de Lima, V.J., Schimitt, 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., Júnior A.T. do A. (2018a) Water stress adaptation of popcorn roots and association with agronomic traits. *Genetics and Molecular Research*, 17: 1-14.
- Kist, B.B., Carvalho, C., Beling, R.R. (2019) Anuário brasileiro do milho – Santa Cruz do Sul: *Editora Gazeta Santa Cruz*, p. 72.

- Kist, B.B., Filter, C.F., Santos, C.E., Carvalho, C. (2018) Anuário brasileiro do milho. Santa Cruz do Sul: *Editores Gazeta Santa Cruz*, p. 88.
- Kist, B.B., Santos, C.E.E., Beling, R.R. (2016) Anuário brasileiro do milho Santa Cruz do Sul: *Editores Gazeta Santa Cruz*, p 96.
- Kistley, L., Maezumi, S.Y., Gregorio de Souza, J., Przelomska, N.A.S., Malaquias Costa, F., 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., de Oliveira Freitas, F., Allaby, R.G. (2018) Multiproxy evidence highlights a complex evolutionary legacy of maize in South America. *Science*, 362: 1309-1313.
- Kozlov, T.T. (2015) *Plant Water Consumption and response*. p. 135-325.
- Lambers, H., Atkin O.K., Millenaar F.F. (2002) Respiratory patterns in roots in relation to their functioning. In: Waisel Y, Eshel A, Kafkaki K, eds. *Plant roots: The hidden half*, 3rd edn. New York: Marcel Dekker, p. 521-552.
- Lamego, D.L., Kamphorst, S.H., Carvalho, C.M., Silva, R.M.R., Silva Junior, S.B., Figueiredo, J.S.M., Lima, V.J., Amaral Júnior, A.T. (2019) O Milho-Pipoca como Opção de Cultivo para os Agricultores de Campos dos Goytacazes. *Revista de Extensão da UENF*, 4: 36-55.
- Larcher, W. (2000) *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos: RiMa, p. 529.
- Laxa, M., Liebthal, M., Telman, W., Chibani, K., Dietz, K. (2019) The role of the plant antioxidant system in drought tolerance. *Antioxidants*, 8: 94.
- 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, M., Zinsly, J.R., Vencovsky, R., Melo, M.R. (1971) Resultados parciais de um programa de melhoramento de milho (*Zea mays* L.) visando ao aumento da produtividade, caracteres agronômicos e capacidade de expansão. In: *Relatório científico do departamento e instituto de genética*, 5: 84-93.

- Lima, V.J., Amaral Júnior, A.T., Kamphorst, S.H., Bispo, R.B., Leite, J.T., Santos, T.O., Schmitt, K.F.M., Chaves, M.M., Oliveira, U.A., Santos, P.H.A.D., Gonçalves, G.M.B., Khan, S., Guimarães, L.J.M. (2019) Combined Dominance and Additive Gene Effects in Trait Inheritance of Drought-Stressed and Full Irrigated Popcorn. *Agronomy*, 9: 782.
- Lima, V.J., Amaral Júnior, A.T., Kamphorst, S.H., Pena, G.F., Leite, J.T., Shimitt, 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. *Genetics and Molecular Research*, 15: 1.
- Lira, M.A. (1983) *Seleção entre e dentro de famílias de meio-irmãos para produção e capacidade de expansão e correlações entre alguns caracteres em milho-pipoca (Zea mays L.)* Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) – Lavras – MG, Universidade Federal de Lavras - UFLA, 62p.
- 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. *Environmental and Experimental Botany*, 71: 158-165.
- Machado, A.T., Machado, C.T. & Nass, L.L. (2011) Manejo da diversidade genética e melhoramento participativo de milho em sistemas agroecológicos. *Revista Brasileira de Agroecologia*, 6: 127-136.
- Machado, P.F. (1997) *Efeitos das condições de colheita e secagem sobre a capacidade de expansão de milho pipoca*. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) – Viçosa – MG, Universidade Federal de Viçosa – UFV, 41p.
- Magalhães, P.C., Souza, T.C. de., Lavinsky, A.O., Albuquerque, P.E.P. de., Oliveira, L.L. de., Castro, E.M. de. (2016) Phenotypic plasticity of root system and shoots of '*Sorghum bicolor* under diferente soil water levels during pre-flowering stage. *Australian Journal of crop Science*, Lismore, 10: 81-87.
- Marchesan, C.B. (2008) *Análise genética de um cruzamento dialélico parcial em pimentão visando caracteres agrônômicos e resistência ao oídio*. Dissertação (Mestrado em agricultura tropical). Instituto Agrônômico de Campinas – IAC: 70p.

- Matta, P.P., Viana, J.M.S. (2001) Testes de capacidade de expansão em programas de melhoramento de milho-pipoca. *Scientia Agricola*, 58: 845-851.
- Matteucci, M.B.A., Leandro, W.M., Ferreira, J.P., Melo Neto, A.J. (2009) Seleção massal para cor de tegumento de uma variedade crioula de milho pipoca (*Zea mays* L.) VI Congresso Brasileiro de Agroecologia e II Congresso Latino Americano de Agroecologia 4: 1.
- Mehndiratta, P.D., Phul, P.S. (1983) Genetic and cytoplasmic effects on chlorophyll content in pearl millet. *Theor. Appl. Genet.* 65: 339-342.
- Mendes, W. de S., Drews, T.A., Medeiros, J.C., Rosa, J.D., Gualberto, A.V.S., Mielezrski, F. (2017) Development and productivity of maize in response to spatial arrangement under semiarid condition of Northeastern Brazil. *Aust J Crop Sci*, 11: 313-321.
- Miti, F., Tongoona, P., Derera, J. (2010) S1 selection of local maize landraces for low soil nitrogen tolerance in Zambia. *African J Plant Sci* 4: 67-81.
- Mitra, J. (2001) Genetics and genetic improvement of drought resistance in crop plants. *Curr Sci* 80: 758-763.
- Moterle, L.M., Braccini, A.L., Scapim, C.A., Pinto, R.J.B., Gonçalves, L.S.A., Rodrigues, R., Amaral Júnior, A.T. (2012) Combining ability of popcorn lines for seed quality and agronomic traits. *Euphytica*, 185: 337-347.
- Nakabayashi, R., Yonekura-Sakakibara, K., Urano, K., Suzuki, M., Yamada, Y., Nishizawa, T., Matsuda, F., Kojima, M., Sakakibara, H., Shinozaki, K., Michael, A.J., Tohge, T., Yamazaki, M., Saito, K. (2014) Enhancement of oxidative and drought tolerance in *Arabidopsis* by overaccumulation of antioxidant flavonoids. *Plant J.* 77: 367-379.
- Paterniani, E., Campos, M.S. (2005) Melhoramento de milho. In: Borém, A. (Ed). *Melhoramento de espécies cultivadas*. 2. ed. Viçosa: UFV, p. 491-552.
- Paterniani, E., Campos, S. (1999) Melhoramento do milho. In: Borém, A. (Organizador). *Melhoramento de espécies cultivadas*. Viçosa. Editora UFV. p. 429-485.

- Peters, G.P., Marland, G., Le Quéré, C., Boden, T., Canadell, J.G., Raupach, M.R. (2011) Rapid growth in CO₂ emissions after the 2008 – 2009 global financial crisis. *Nat Clim Chang*, 2: 2-4.
- Radoglou, K.M., Jarvis, P.G. (1990) Effects of CO₂ enrichment on four poplar clones.I. *Growth and leaf anatomy*. *Ann. Bot.* 65: 617-626.
- Ramalho, M.A.P., Santos, J.B., Zimmermann, M.J.O. (1993) *Genética quantitativa em plantas autógamas: aplicações ao melhoramento do feijoeiro*. Goiânia – GO, p 271.
- Rangel, R.M., Amaral JR., A.T., Scapim, C.A., Freitas JR., S.P., Pereira, M.G. (2008) Genetic parameters in parents and hybrids of circulant diallel in popcorn. *Genetics and Molecular Research*, 7: 1020-1030.
- Rockenbach, M.F., Corrêa, C.C.G., Heringer, A.S., Freitas, I.L.J., Santa-Catarina, C., do Amaral-Júnior, A.T., Silveira, V. (2018) Differentially abundant proteins associated with heterosis in the primary roots of popcorn. *PLoS One*, 13: e0197114.
- Romano, G., Zia, S., Spreer, W., Sanchez, C., Cairns, J., Araus, J.L., & Muller, J. (2011) Use of thermography for high throughput phenotyping of tropical maize adaptation in water stress. *Computers and Electronics in Agriculture*, 79: 67-74.
- Santiago Luz, M.D.L., Dalpasquale, A., Scapim, C.A., Lucca e Braccini, A.D., Royer, M.R., Mora, F. (2005) Influência da umidade das sementes na capacidade de expansão de três genótipos de milho-pipoca (*Zea mays* L.). *Acta Scientiarum Agronomy*, 27: 3.
- 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 Selecionados e não Selecionados para ASI sob Estresse de Água no Florescimento e no Enchimento de Grãos. *Rev Bras Milho e Sorgo*, 2: 71-81.
- Sawazaki, E. (2001) A cultura do Milho-pipoca no Brasil. *O Agrônomo*, Campinas, 53: 11-13.

- Schneider, C.A., Rasband, W. S., and Eliceiri, K. W. (2012) NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9: 671-675.
- Schwantes, I.A., do Amaral Júnior, A.T., Vivas, M., de Almeida Filho, J.E., Kamphorst, S.H., Guimarães, A.G., Khan, S. (2018) Inheritance of resistance to fusarium ear rot in popcorn. *Crop Breed Appl Biotechnol*, 18: 81-88.
- Silva, H.P., Barbosa, M.P.M., Nass, L.L., Camargo, L.E.A. (2001) Capacidade de combinação e heterose para resistência a *Puccinia polysora* Underw. Em milho. *Sci Agric*. 58: 777-783.
- Silva, R.G., Miranda, G.V., Cruz, C.D., Galvão, J.C.C., Silva, D.G. (2008) Estimativas de Parâmetros Genéticos da Produção de Grãos das Populações de Milho UFVM 100 e UFVM 200, submetidas a Déficit hídrico. *Rev Bras Milho e Sorgo*, 7: 57-67.
- Silva, W.J., Vidal, B.C., Martins, M.E.Q., Vargas, H., Pereira, A.C., Zerbetto, M., Miranda, L.C.M. (1993) What makes popcorn pop. *Nature*, London, 362: 417.
- Sinha, S.K., Khanna, R. (1975) Physiological, biochemical, and Genetic Basis of Heterosis. *Avanços em agronomia*, 27: 123-174.
- Smirnoff, N. (1993) The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *New Phytol*, 125: 27-58.
- Souza, L.V. de., Miranda, G.V., Galvão, J.C.C., Guimarães, L.J.M., Santos, I.C. dos. (2009) Combining ability of maize grain yield under diferente levels of environmental stress. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 44: 1297-1303.
- Souza, T.C. (2017) Ecofisiologia e suas implicações no manejo cultural do milho safrinha. In: Seminário Nacional de Milho Safrinha, Cuiabá. Construindo sistemas de produção sustentáveis e rentáveis: anais. Sete Lagoas: *Associação Brasileira de Milho e Sorgo*, p. 42-85.
- Souza, T.C., Magalhães, P.C., Castro, E.M.D., Duarte, V.P., Lavinsky, A.O. (2016) Corn root morphoanatomy at diferente development stages and yield under water stress. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 51: 330-339.

- Sweley, J.C., Rose, D.J., Jackson, D.S. (2013) Quality Traits and Popping Performance Considerations for Popcorn (*Zea mays* Everta). *Food Reviews International*, 29: 157-177.
- Taiz, L., Zeiger, E., Moller, I.M., & Murphy, A. (2015) *Plant physiology and development*. 6 ed. p. 747-759.
- Tambussi, E.A., Bort, J., Araus, J.L. (2007) Water use efficiency in C3 cereals under Mediterranean conditions: a review of physiological aspects. *Ann Appl Biol* 150: 307-321.
- Teixeira, F.F., Gomide, R.L., Albuquerque, P.E.P. de., Andrade, C.L.T. de., Leite, C.E.P., Parentoni, S.N., Guimarães, P.E. de O., Guimarães, L.J.M., Silva, A.R., Bastos, E.A., Cardoso, M.J. (2010) Evaluation of maize core collection for drought tolerance. *Crop Breed Appl Biotechnol*, 10: 312-320.
- Tollenaar, M., Ahmadzadeh, A., Lee, E.A. (2004) Physiological Basis of Heterosis for Grain Yield in Maize. *Crop Sci*, 44: 2086.
- Trachsel, S., Kaeppeler, S.M., Brown, K.M., & Lynch, J.P. (2011) Shovelomics: high throughput phenotyping of maize (*Zea mays* L.) root architecture in the field. *Plant and Soil*, 341: 75-87.
- Vaughan, M.M., Christensen, S., Schmelz, E.A., Huffaker, A., Mcauslane, H.J., Alborn, H.T., & Teal, P.E. (2015) Accumulation of terpenoidphytoalexins in maize roots is associated with drought tolerance. *Plant, cell & environment*, 38: 2195-2207.
- Vencovsky, R. (1987) Herança quantitativa. In: Paterniani, E., Viégas G.P. [Ed]. *Melhoramento e produção de milho*. 2.ed. Campinas: Fundação Cargill, p. 137-214.
- Vittorazzi, C., Amaral Junior, A.T., Guimarães, A.G., Silva, F.H.L., Pena, G.F., Daher, R.F., Gerhardt, I.F.S., Oliveira, G.H.F., Santos, P.H.A.D., Souza, Y.P., Kamphorst, S.H., Lima, V.J. (2018) Evaluation of genetic variability to form heterotic groups in popcorn. *Genetics and Molecular Research*. 17: 1-17.

- Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., Foolad, M. (2007) Heat tolerance in plants: An overview. *Environ. Exp. Bot.* 61: 199-223.
- Willier, G. (1927) Factors affecting the popping quality of pop corn. *Journal of Agricultural Research*, 35: 615-624.
- Xavier, K.B., Kamphorst, S.H., Carvalho, C.M., Silva, R.M.D.R., Júnior, S.B.D.S., Lima, V.J. & Amaral Júnior, A.T.D. (2019) Comércio de milho-pipoca na região norte fluminense e características apreciadas no produto. *Revista de Extensão da UENF*, 4: 22-35.
- Zaefyzadeh, M., Quliyev, R.A., Babayeva, S.M., Abbasov, M.A. (2009) The effect of the interaction between genotypes and drought stress on the superoxide dismutase and chlorophyll content in durum wheat landraces. *Turk J Biol*, 33: 1-7.
- Zaidi, P.H., Srinivasan, G., Cordova, H., Sanchez, C. (2004) Gains from improvement for mid-season drought tolerance in tropical maize (*Zea mays* L.). *Field Crops Research*, 89: 135-152.
- Zhao, J., Xue, Q., Jessup, K.E., Hao, B., Hou, X., Marek, T.H., Xu, W., Evett, S.R., O'Shaughnessy, S.A., Brauer, D.K. (2018) Yield and water use of drought-tolerant maize hybrids in a semiarid environment. *F Crop Res*, 216: 1-9.
- Zhao, W., Sun, Y., Kjelgren, R., Liu, X. (2015) Response of stomatal density and bound gas exchange in leaves of maize to soil water deficit. *Acta Physiol. Plant.* 37: 1704.
- Zia, S., Romano, G., Spreer, W., Sanchez, C., Cairns, J., Araus, J.L., & Müller, J. (2012) Infrared Thermal Imaging as a Rapid Tool for Identifying Water-Stress Tolerant Maize Genotypes of Different Phenology. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 199: 75-84.
- Zinsly, J.R., Machado, J.A. (1987) Milho pipoca. In: Paterniani, E., Viegas, G.P. eds. *Melhoramento e produção do milho*. Campinas, Fundação Cargill, p. 413-421.