

**ESTRESSE SUPRA-ÓTIMO DE TEMPERATURA NA
MORFOFISIOLOGIA DE LINHAGENS DE MILHO-PIPOCA**

CAROLINA MACEDO CARVALHO

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

**CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ
FEVEREIRO – 2025**

**ESTRESSE SUPRA-ÓTIMO DE TEMPERATURA NA
MORFOFISIOLOGIA DE LINHAGENS DE MILHO-PIPOCA**

CAROLINA MACEDO CARVALHO

“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 Mestra em Genética e Melhoramento de Plantas”

Orientador: Prof. Dr. Antônio Teixeira do Amaral Junior

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ
FEVEREIRO – 2025

FICHA CATALOGRÁFICA

UENF - Bibliotecas

Elaborada com os dados fornecidos pela autora.

C331

Carvalho, Carolina Macedo.

Estresse supra-ótimo de temperatura na morfofisiologia de linhagens de milho-pipoca / Carolina Macedo Carvalho. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2025.

120 f. : il.

Bibliografia: 87 - 108.

Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias, 2025.

Orientador: Antonio Teixeira do Amaral Junior.

1. Milho-pipoca. 2. estresse térmico. 3. *Zea mays*. 4. estresse abiótico. 5. melhoramento genético. I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD - 631.5233

ESTRESSE SUPRA-ÓTIMO DE TEMPERATURA NA MORFOFISIOLOGIA DE LINHAGENS DE MILHO-PIPOCA

CAROLINA MACEDO CARVALHO

“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 Mestra em Genética e Melhoramento de Plantas.”

Aprovada em 24 de fevereiro de 2025.

Comissão Examinadora:



Documento assinado digitalmente
HENRIQUE DUARTE VIEIRA
Data: 26/02/2025 09:21:23-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Henrique Duarte Vieira (D.Sc., Produção Vegetal) - UENF



Documento assinado digitalmente
AMANDA GONCALVES GUIMARAES
Data: 26/02/2025 11:22:28-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof.^a Amanda Gonçalves Guimarães (D.Sc., Genética e Melhoramento de Plantas) – UFVJM



Documento assinado digitalmente
CRISTIAN ANTONIO ROJAS
Data: 27/02/2025 10:25:07-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Cristian Antonio Rojas (D.Sc., Bioquímica) - UNILA

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

DEDICATÓRIA

Aos meus pais, Marlene e Adilso, que com amor incondicional, me deram a base para acreditar em meus sonhos e a força para realizá-los.

Ao meu esposo, Gabriel, por ser meu alicerce nos momentos mais desafiadores.

Aos meus familiares e amigos que, mesmo à distância, sempre estão prontos para celebrar cada conquista.

Por fim, dedico a mim mesma, pela coragem de persistir, mesmo quando o caminho parecia incerto.

Que este seja apenas mais um passo em uma jornada de aprendizado contínuo.

AGRADECIMENTOS

A conclusão desta dissertação é fruto de uma jornada repleta de desafios e aprendizados, que não teria sido possível sem o apoio, incentivo e colaboração de muitas pessoas. Manifesto aqui minha gratidão a todos que, de alguma forma, contribuíram para este momento;

Ao meu orientador, prof. Antônio Teixeira do Amaral Junior, pelo acompanhamento atento, paciência e valiosas orientações, que foram fundamentais para o desenvolvimento deste trabalho, não apenas como um guia acadêmico, mas também como um exemplo de profissionalismo e ética;

Ao meu coorientador, prof. Valter Jário de Lima, cuja expertise e apoio constante foram essenciais para a construção deste trabalho. Agradeço por suas orientações precisas, pela disponibilidade e pelo incentivo ao meu crescimento acadêmico. Suas contribuições ultrapassaram o campo acadêmico, inspirando-me com seus exemplos de dedicação e profissionalismo;

Ao prof. Henrique Duarte Vieira, que com sua generosidade “abriu as portas” do Setor de Tecnologia de Sementes do Laboratório de Fitotecnia da UENF para me receber no desenvolvimento desta pesquisa. Também, pelos seus ensinamentos, o que estendo à Dra. Rosenilda de Souza, então pós-doutoranda sob supervisão do prof. Henrique D. Vieira;

Ao prof. Samuel Henrique Kamphorst, pioneiro com a pesquisa com déficit hídrico em milho-pipoca, cujo trabalho prospectou a seleção prévia das linhagens utilizadas nesta pesquisa com estresse supra-ótimo de temperatura;

Aos meus pais, Adilso e Marlene, por serem meu porto seguro e me ensinarem, desde cedo, o valor do esforço e da perseverança. O trabalho árduo que, com tanto esforço, vocês cultivaram sob o sol e enfrentando as adversidades da vida, foi o alicerce que me permitiu sonhar e conquistar. Este trabalho, mais do que uma realização pessoal, é um tributo à coragem e ao sacrifício de vocês, que tornaram possível cada capítulo desta jornada;

Ao meu esposo, por ser meu companheiro, apoio e fonte inesgotável de carinho. Pela paciência nos momentos difíceis, pelos gestos de compreensão e por acreditar em mim durante essa jornada. Sua presença foi a luz que me guiou nos momentos de incerteza, e este trabalho também é fruto da sua dedicação, amor e constante incentivo;

À minha família e amigos, pelo suporte constante, compreensão nos momentos de ausência e confiança em minhas escolhas. Que compartilharam não só os desafios, mas também as conquistas e alegrias desta caminhada;

Aos colegas de laboratório e professores, cujas trocas de ideias e experiências enriqueceram meu conhecimento e ampliaram minha perspectiva;

À UENF pela oportunidade de realização do mestrado, à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001, pela concessão de bolsa e à FAPERJ pelo apoio financeiro do projeto;

A todos, meu sincero agradecimento.

SUMÁRIO

RESUMO	vii
ABSTRACT	ix
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. OBJETIVOS.....	3
3. REVISÃO DE LITERATURA.....	4
3.1. Aspectos gerais da cultura do milho-pipoca	4
3.2. Pesquisas com estresses abióticos em milho-pipoca na UENF	6
3.3. Estresse por alta temperatura e implicações no melhoramento genético de plantas com enfoque a <i>Zea mays</i>	9
3.4. Características relacionadas à tolerância ao estresse por altas temperaturas	11
3.5. Estresse térmico por altas temperaturas na espécie <i>Zea mays</i>	14
4. MATERIAL E MÉTODOS.....	19
4.1. Genótipos	19
4.2. Condições experimentais	19
4.3. Características avaliadas	21
4.3.1. Características fisiológicas.....	21
A. Trocas gasosas e permeabilidade de membranas	21
B. Índices de pigmentos foliares e refletância foliar	23
C. Fluorescência da clorofila	23
4.3.2. Características morfológicas	24
4.4. Análises estatísticas	26
5. RESULTADOS E DISCUSSÃO	28

5.1.	Características fisiológicas	29
5.1.1.	Trocas gasosas e permeabilidade de membranas	29
5.1.2.	Índices de pigmentos e refletância foliar	43
5.1.3.	Fluorescência da clorofila	52
5.2.	Características morfológicas	67
5.3.	Implicações para o melhoramento do milho-pipoca	82
6.	CONCLUSÕES	85
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	87

RESUMO

CARVALHO, Carolina Macedo; M.Sc.; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro; fevereiro de 2025; Estresse supra-ótimo de temperatura na morfofisiologia de linhagens de milho-pipoca; Orientador: D.Sc. Antônio Teixeira do Amaral Junior. Conselheiros: D.Sc. Alexandre Pio Viana e D.Sc. Henrique Duarte Vieira.

À medida que as mudanças climáticas se intensificam, a agricultura enfrenta desafios crescentes decorrentes de estresses abióticos, como exemplo o aumento das temperaturas, o que pode ultrapassar o limiar ótimo para o desenvolvimento das culturas agrícolas, incluindo o milho-pipoca. Essas condições acima do ótimo podem resultar em efeitos adversos, como impacto na maquinaria fotossintética com consequente diminuição do crescimento. Parte-se da hipótese de que a Coleção de Germoplasma da UENF apresenta genótipos com maior tolerância ao estresse supra-ótimo de temperatura, embasada por resultados advindos de trabalhos precedentes que permitiram a seleção de genótipos com maior adaptação ao déficit hídrico. Este estudo teve como objetivo avaliar o impacto de diferentes temperaturas durante a fase inicial de desenvolvimento de linhagens pré-selecionadas para tolerância ao déficit hídrico. Para tanto, dez linhagens foram cultivadas em câmara de crescimento sob cinco diferentes condições controladas de temperaturas (12h diurna/12h noturna), a saber: 25°C/20°C (T1), 30°C/25°C (T2), 35°C/30°C (T3), 40°C/30°C (T4) e 45°C/30°C (T5), aplicadas de 4 a 15 dias após a germinação. As características avaliadas foram separadas em fisiológicas e morfológicas. Os resultados indicaram que as faixas de temperaturas moderadas

(30°C/25°C e 35°C/30°C) foram mais prósperas ao crescimento e desenvolvimento das linhagens, promovendo maiores taxas de fotossíntese, integridade das membranas, índices de pigmentos e fluorescência da clorofila. Em contrapartida, imposições de temperaturas extremas de 45°C/30°C (T5) resultaram em estresse térmico severo, com evidentes perdas de desempenho nas trocas gasosas, na integridade das membranas e na fluorescência da clorofila, além de comprometimento na morfologia da parte aérea e radicular. Dentre as linhagens avaliadas, as L220, L292, L263, L594 e L61 se destacaram por suas superioridades em temperaturas moderadas, especialmente em 30°C/25°C, apresentando altas taxas de fotossíntese. Por outro lado, as L507, L381 e L263, demonstraram maior tolerância ao calor, mantendo um desempenho aceitável nas condições de 35°C/30°C e 40°C/30°C. A linhagem L76 destacou-se para diversas características, como índices de pigmentos e fluorescência da clorofila, sendo particularmente tolerante ao estresse térmico, o que a torna uma boa candidata para utilização em programas de melhoramento que visem ao enfrentamento de temperaturas mais elevadas. Este estudo confirma a hipótese de que a Coleção de Germoplasma da UENF contém genótipos com maior tolerância ao estresse térmico e que essas linhagens podem ser essenciais em programas de melhoramento visando à adaptação da cultura a condições climáticas extremas. Com base em seus desempenhos, as linhagens L507, L381 e L76 são estratégicas para obtenção de genótipos tolerantes ao calor e que contribuam com cultivos sustentáveis em um cenário de aumento da temperatura global. Além disso, as faixas de temperatura detectadas como ideais para as linhagens podem ser utilizadas como indicadoras na orientação de práticas agrícolas e estratégias de manejo, como a escolha de variedades adequadas para diferentes condições climáticas, promovendo maior produtividade e adaptabilidade ao estresse térmico.

Palavras-chaves: *Zea mays*; estresse abiótico; melhoramento genético.

ABSTRACT

CARVALHO, Carolina Macedo; M.Sc.; State University of the North Fluminense Darcy Ribeiro; february 2025; Supra-optimal temperature stress on morphophysiology of popcorn inbred lines; Advisor: D.Sc. Antônio Teixeira do Amaral Junior. Counselors: D.Sc. Alexandre Pio Viana and D.Sc. Henrique Duarte Vieira.

As climate change intensifies, agriculture faces increasing challenges due to abiotic stresses, such as rising temperatures, which may exceed the optimal threshold for the development of agricultural crops, including popcorn maize. These above-optimal conditions can result in adverse effects, such as impacts on the photosynthetic machinery, leading to reduced growth. Starting from the hypothesis that the UENF Germplasm Collection contains genotypes with greater tolerance to supra-optimal temperature stress, supported by results from previous studies that allowed the selection of genotypes better adapted to water deficit. This study aimed to evaluate the impact of different temperatures during the initial development phase of pre-selected lineages for water deficit tolerance. To this end, ten lineages were grown in a growth chamber under five different controlled temperature conditions (12h day/12h night), namely: 25°C/20°C (T1), 30°C/25°C (T2), 35°C/30°C (T3), 40°C/30°C (T4), and 45°C/30°C (T5), applied from 4 to 15 days after germination. The evaluated traits were divided into physiological and morphological characteristics. The results indicated that moderate temperature ranges (30°C/25°C and 35°C/30°C) were more favorable for the growth and development of the lineages, promoting higher rates of photosynthesis, membrane integrity, pigment

indices, and chlorophyll fluorescence. In contrast, extreme temperatures of 45°C/30°C (T5) resulted in severe thermal stress, with evident losses in gas exchange performance, membrane integrity, and chlorophyll fluorescence, as well as compromised shoot and root morphology. Among the evaluated lineages, L220, L292, L263, L594, and L61 stood out for their superior performance at moderate temperatures, especially at 30°C/25°C, showing high photosynthesis rates. On the other hand, L507, L381, and L263 demonstrated greater heat tolerance, maintaining acceptable performance under 35°C/30°C and 40°C/30°C conditions. Lineage L76 excelled in various traits, such as pigment indices and chlorophyll fluorescence, being particularly tolerant to thermal stress, making it a strong candidate for use in breeding programs aimed at addressing higher temperatures. This study confirms the hypothesis that the UENF Germplasm Collection contains genotypes with greater tolerance to thermal stress and that these lineages may be essential in breeding programs aimed at adapting crops to extreme climatic conditions. Based on their performance, lineages L507, L381, and L76 are strategic for obtaining heat-tolerant genotypes that contribute to sustainable cultivation in a scenario of rising global temperatures. Furthermore, the temperature ranges identified as ideal for the lineages can be used as indicators to guide agricultural practices and management strategies, such as selecting suitable varieties for different climatic conditions, promoting greater productivity and adaptability to thermal stress.

Keywords: *Zea mays*; abiotic stress; plant breeding.

1. INTRODUÇÃO

À medida que as mudanças climáticas se intensificam, a agricultura se depara com desafios crescentes decorrentes de estresses abióticos, tornando-se uma preocupação global de importância cada vez maior (Kumar et al., 2021; Yang et al., 2024b; Yuan et al., 2024). Esses desafios são uma consequência direta do aquecimento global, fenômeno que se traduz em eventos climáticos extremos, como período de secas mais recorrentes e prolongados, com ondas de calor extremo (Kumar et al., 2021). Desta forma, a agricultura, um pilar da segurança alimentar, está no epicentro dessa ebulição climática (Baraka, 2023; Terán et al., 2024).

Segundo o Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas (IPCC), em 2022 as atividades humanas podem ter contribuído para um aumento em cerca de 1,0°C na temperatura global em relação aos níveis pré-industriais, com uma faixa de variação de 0,8°C a 1,2°C. Além disso, as estimativas sugerem uma probabilidade de que o aquecimento global atinja 1,5°C entre 2030 e 2052 (IPCC, 2022). Esse aumento nas temperaturas tem impactos significativos no desenvolvimento das culturas agrícolas, resultando em efeitos adversos, com diminuição da produtividade (Deryng et al., 2014; Arshad et al., 2017; Fiorini et al., 2024; Yuan et al., 2024). Entre as culturas afetadas, o milho comum é particularmente vulnerável ao aumento das temperaturas. Sua suscetibilidade a esse estresse pode resultar em reduções expressivas na produção. Estimativas indicam que cada grau Celsius de aumento na temperatura ótima pode acarretar reduções na produção de milho no Brasil na ordem de 5,5% (Zhao et al., 2017; Fiorini et al., 2024).

O estresse por alta temperatura se manifesta como uma ameaça durante todas as fases do desenvolvimento do milho comum, desde a germinação até a produção de grãos (Barbosa et al., 2019; Hill e Li, 2022). Durante a germinação,

temperaturas acima de 30°C acabam por prejudicar o número de sementes germinadas, levando a falhas de estande no campo (Barbosa et al., 2019). Durante a fase inicial de desenvolvimento, as altas temperaturas podem exercer impacto significativo no crescimento das plântulas (Lv et al., 2024; Yang et al., 2024a). Isso ocorre devido às mudanças adversas provocadas no processo fotossintético, danificando as membranas das células, prejudicando a absorção de nutrientes e gerando limitações na eficiência de diversas enzimas (Shao et al., 2021; Waqas et al., 2021). Nas fases posteriores, temperaturas supra-ótimas tendem a diminuir o alongamento dos estigmas da espiga, bem como o tamanho e número de ramos no pendão (Shao et al., 2021), afetando diretamente as estruturas reprodutivas. Por consequência, genótipos de milho comum menos adaptados às altas temperaturas podem apresentar menor produtividade, com redução no tamanho da espiga e número de grãos (Hatfield e Prueger, 2015; Bheemanahalli et al., 2022), repercutindo diretamente na produção e rentabilidade dos agricultores, por conseguinte, na oferta desse alimento para a população (Resentini et al., 2023).

Apesar dos avanços em pesquisas sobre estresse por alta temperatura em milho comum, há lacunas de conhecimento sobre os efeitos desse estresse supra-ótimo na cultura do milho-pipoca, embora esta possua valor econômico superior ao do milho comum (Swetha et al., 2017; Bertolucci, 2022). Na cultura do milho-pipoca, sobretudo a fase inicial de desenvolvimento é particularmente sensível ao impacto das variações de temperatura (Catão e Caixeta, 2017; Dowd e Johnson, 2018; O'Connor et al., 2020; Walne e Reddy, 2022). Portanto, avaliar a dinâmica de desenvolvimento das plantas durante esse período é essencial para identificar as respostas críticas às diferentes temperaturas e, assim, revelar informações valiosas sobre as estratégias de melhoramento que podem ser implementadas para tornar os genótipos mais tolerantes ao estresse supra-ótimo de temperatura.

Por conseguinte, este estudo visou aprofundar a compreensão dos efeitos da alta temperatura sobre a fisiologia e a morfologia de linhagens de milho-pipoca em fases iniciais do crescimento, bem como a identificação de genótipos mais tolerantes ao calor, proporcionando *insights* valiosos para a seleção precoce visando à adaptação às mudanças climáticas. Além disso, esta pesquisa preencherá uma lacuna no conhecimento, oferecendo base científica para estratégias de manejo mais eficazes e sustentáveis, beneficiando tanto os agricultores quanto a segurança alimentar global.

2. OBJETIVOS

2.1. OBJETIVO GERAL

Avaliar o impacto da alta temperatura na fase inicial de desenvolvimento de linhagens de milho-pipoca e suas respostas fisiológicas e morfológicas sob diferentes condições controladas de temperatura, a fim de identificar genótipos mais tolerantes e fornecer *insights* para a seleção precoce.

2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 2.2.1. Avaliar o desempenho morfofisiológico de linhagens de milho-pipoca durante o período de 15 dias após a emergência sob cinco diferentes condições controladas de temperatura;
- 2.2.2. Identificar linhagens de milho-pipoca que demonstrem maior tolerância ao estresse térmico com base em critérios fisiológicos e morfológicos;
- 2.2.3. Compreender as diferenças na dinâmica de crescimento das plantas de milho-pipoca submetidas a cinco diferentes condições controladas de temperatura.

3. REVISÃO DE LITERATURA

3.1. Aspectos gerais da cultura do milho-pipoca

O milho-pipoca, de sinonímia científica *Zea mays* L. everta, pertence à família Poaceae, subfamília Panicoideae, tribo Maydeae (Koo e Jiang, 2008). Sua origem, assim como o milho comum, é amplamente debatida, com a teoria mais aceita sugerindo que ambos evoluíram a partir de um ancestral comum, conhecido como teosinto (Bennetzen et al., 2001). Esse processo de domesticação trouxe à baila modificações cruciais, diferenciando o milho-pipoca de seu ancestral silvestre. Entre essas mudanças, destaca-se a dificuldade na dispersão natural das sementes, resultado da anatomia dos grãos, que se tornaram mais aderidos ao sabugo e envolvidos pela palha, dificultando a disseminação (Doebley et al., 2006). Essas adaptações não apenas contribuíram para a singularidade do milho-pipoca, mas também destacam a engenhosidade da seleção natural e da intervenção humana no melhoramento de culturas agrícolas.

Há evidências que indicam que o milho-pipoca pode representar o estágio inicial e menos domesticado do milho, devido a características semelhantes aos indivíduos mais silvestres, como o tamanho das sementes, a maior prolificidade e o pericarpo mais rígido (Ziegler, 2001). Além disso, seu antecessor, o teosinto, também possui a capacidade de expansão dos grãos (Contreras et al., 2006). O milho-pipoca, assim como o milho comum, possui 10 pares de cromossomos ($2n = 20$), sendo uma espécie diploide. No entanto, em termos de diversidade genética,

o milho-pipoca apresenta um número menor de cultivares registradas em comparação ao milho comum, que possui milhares de variedades devido ao seu amplo uso na alimentação humana, animal e na indústria.

O milho-pipoca apresenta outras características distintas quando comparado ao milho comum. Em termos de estrutura da planta, possui porte menor, baixo vigor e produtividade, mas as diferenças mais significativas estão na morfologia dos grãos (Ziegler, 2001). Quando aquecido, a umidade dentro do grão se transforma em vapor, devido ao pericarpo rígido, aumentando a pressão no interior do grão e causando a expansão do grão (Zinsly e Machado, 1987). Esse processo de expansão ocorre quando o grão é submetido a uma temperatura de aproximadamente 177°C sob uma pressão de 930,8 kPa (Ruffato et al., 2000). Normalmente, a capacidade de expansão é determinada pela relação entre o volume da pipoca expandida e a massa dos grãos (Saito et al., 2021), sendo influenciada por fatores genéticos, bem como pelo tipo de equipamento utilizado, método de secagem, teor de umidade e integridade do grão (Ruffato et al., 2000).

Do ponto de vista econômico, o milho-pipoca é predominantemente utilizado na alimentação humana. Ao longo dos anos, tem havido um aumento gradual nos campos de produção de milho-pipoca no Brasil (Prestes et al., 2019; Bertolucci, 2022). Devido ao seu uso exclusivo para fins alimentares, existe uma maior dedicação à qualidade do produto. Os preços unitários por quilo do milho-pipoca geralmente não apresentam variações sazonais, ao contrário do que ocorre com os milhos doce e verde, que apresentam preços mais altos no outono-inverno e mais baixos na primavera-verão (Brandão, 2018), o que contribui para a percepção de maior rentabilidade da cultura em comparação com outros tipos de milho. Apesar da sua importância, nota-se uma lacuna significativa em pesquisa dedicada a essa cultura, tendo em vista que o germoplasma desta espécie é menos explorado quando comparado com as pesquisas desenvolvidas com o milho comum (Senhorinho et al., 2019).

A crescente demanda por essa cultura (Ziegler et al., 2020), aliada aos desafios impostos pelos estresses abióticos à produção agrícola global (Hatfield e Dold, 2018), remetem à necessidade de investimentos em pesquisa e desenvolvimento de genótipos mais adaptados. Os efeitos dos estresses, como altas temperaturas, secas e outras condições adversas, podem impactar negativamente a produção do milho-pipoca, assim como do milho comum (Ortez et

al., 2023). Portanto, é imperativo explorar estratégias de melhoramento genético e práticas de manejo que aumentem a tolerância a esses estresses e, ao mesmo tempo, que promovam um desenvolvimento mais sustentável da cultura.

3.2. Pesquisas com estresses abióticos em milho-pipoca na UENF

Desde 1998 a Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF), por meio do Laboratório de Melhoramento Genético Vegetal (LMGV), se dedica ao desenvolvimento de programa com melhoramento genético do milho-pipoca. O objetivo é desenvolver cultivares com alta produtividade de grãos e capacidade de expansão, abordando várias vertentes, como a seleção recorrente fenotípica, seleção genômica ampla, identificação de fontes de resistência a estresses bióticos, estudo de reservatório gênico para identificação de grupos heteróticos, seleção de genótipos com adaptação a baixos níveis de P e N no solo (Freitas Júnior et al., 2009; Amaral Júnior et al., 2013, 2019; Lima et al., 2016; Kurosawa et al., 2017; Santos et al., 2017, 2019, 2023; Schwantes et al., 2017, 2020; Gerhardt et al., 2019; Silva et al., 2019; Khan et al., 2020; Amaral Junior et al., 2023a, 2023b; Santos Junior et al., 2023; Souza et al., 2023), bem como ao estresse causado pelo déficit hídrico (Kamphorst et al., 2019, 2020, 2021; Lima et al., 2019; Carvalho et al., 2023; Lamêgo et al., 2024; Oliveira et al., 2024b), além de investigações sobre expressões proteômicas em condições de déficit por N, P e hídrico no solo (Khan et al., 2022; Bispo et al., 2024; Lamêgo et al., 2024) e os efeitos da associação plantas-microrganismos sobre características morfofisiológicas (Oliveira et al., 2024a).

As pesquisas relacionadas a estresses abióticos têm contribuído significativamente para avanços no melhoramento da cultura do milho-pipoca. No que diz respeito ao déficit de nitrogênio, o foco tem sido a identificação de efeitos gênicos e de genótipos eficientes no uso do nutriente (Santos et al., 2017, 2020, 2023; Souza et al., 2023), assim como de níveis de N adequados para a discriminação da eficiência de uso do nutriente e o estágio da planta para eficiente seleção precoce (Khan et al., 2020), além de investigações sobre expressões morfofisiológicas e proteômicas da planta sob estresse (Khan et al., 2020, 2022). Até o presente, decorrente dos trabalhos realizados pela equipe, houve o registro de três híbridos de milho-pipoca eficientes no uso do N (Amaral Junior et al., 2023b).

Em relação ao fósforo, as pesquisas se iniciaram com a identificação de efeitos gênicos relacionados com a eficiência de uso do nutriente, de forma consentânea com a discriminação de genótipos eficientes no uso do nutriente (Gerhardt et al., 2017, 2019; Silva et al., 2019; Santos et al., 2022), possibilitando o registro de três híbridos simples no MAPA (Amaral Junior et al., 2023a). Os estudos evoluíram para a investigação de perfis proteômicos e seus genes expressos em condições de estresse ao P (Bispo et al., 2024).

Já a linha de pesquisa com o déficit hídrico se iniciou com o trabalho pioneiro para a cultura do milho-pipoca desenvolvido por Kamphorst et al. (2018b), em que se discriminou o mérito genético da tolerância à seca e da eficiência agrônômica no uso da água, possibilitando trazer à baila informações inéditas sobre a expressão de características fisiológicas e morfoagronômicas – incluindo radiculares – associadas à tolerância à seca (Kamphorst et al., 2018a, 2018b, 2019, 2020). Como resposta adaptativa ao déficit hídrico, as linhagens apresentaram aumento no ângulo das raízes de suporte e da coroa (Kamphorst et al., 2018a, 2018b) e associações genéticas negativas entre características agrônômicas e densidade de raízes de suporte e da coroa (Kamphorst et al., 2018b).

Decorrente do estudo precursor de Kamphorst et al. (2018), foram selecionadas dez linhagens contrastantes, as quais foram cruzadas em esquema de dialelo completo e, então, realizado um estudo de herança da tolerância ao déficit hídrico em milho-pipoca (Lima et al., 2019), que revelou que os efeitos gênicos dominantes desempenham função preponderante na regulação do crescimento de raiz, indicando que a influência da heterose é particularmente benéfica em cenários de escassez hídrica. Adicionalmente, destacou-se a importância da seleção do genitor feminino, visando a otimizar características relacionadas às trocas gasosas durante o processo reprodutivo para uma maior resiliência em condição de déficit hídrico (Kamphorst et al., 2022). Em decorrência, foi possível o primeiro registro no MAPA de híbrido de milho-pipoca no país com tolerância ao déficit hídrico, denominado UENF WS01 (Lima et al., 2021).

Em um segundo momento, um novo painel com 50 linhagens de milho-pipoca do Banco Ativo de Germoplasma da UENF foi avaliado quanto a características morfoagronômicas em condição de déficit hídrico – solo a -1,5 Mpa aos 63 e 100 dias após o plantio nas estações de cultivo de 2020 e 2021, respectivamente – e bem irrigada – solo a 100% da capacidade de campo – (Leite

et al., 2022), donde se concluiu que o teor de clorofila (estimado por SPAD), a massa de cem grãos e o número de grãos por espiga podem contribuir para a seleção indireta de linhagens com maior potencial de rendimento de grãos em condição de escassez hídrica.

Investigações adicionais foram realizadas para apurar a diferenciação morfoagronômica, fisiológica e radicular de variedades de milho-pipoca em condições hídricas contrastantes, revelando a diversidade existente na Coleção de Germoplasma da UENF, de interesse para a obtenção de genótipos superiores para tolerância à seca ou para eficiência no uso da água, bem como a relação entre características morfológicas e fisiológicas em condição de estresse hídrico (Leite et al., 2021; Santos et al., 2022). Nesta seara, Leite et al. (2021) identificaram a existência de associação sinérgica entre ângulo e comprimento de raiz para com a taxa líquida de acumulação de CO₂, condutância estomática e concentração de clorofila (via índice SPAD), as quais foram as mais importantes para a identificação e a fenotipagem de genótipos superiores de milho-pipoca em condição de estresse hídrico.

Na pesquisa de Carvalho et al. (2023) que envolveu a avaliação de características da parte aérea e do sistema radicular de dez linhagens S₇ e seus 45 híbridos dialélicos de milho-pipoca, em estágio de plântulas germinadas em papel *germitest*, sob condição de 70% e 25% de retenção de água em câmaras de crescimento com temperaturas alternadas de 20°C/30°C para o fotoperíodo de dia e noite, respectivamente, foi desvendado que os efeitos gênicos de dominância também são fundamentais para a resiliência de plântulas aos impactos de déficit hídrico, possibilitando, por conseguinte, prescrever a seleção precoce como opção exequível para a obtenção de genótipos superiores.

Atinente às investigações com estresses abióticos, mais recentemente o grupo de pesquisa, em associação com *expertises* do Laboratório de Fitotecnia (LFIT) da UENF, tem incorporado estudo envolvendo o estresse por temperaturas supra-ótimas, visando a prover conhecimentos também sobre esse importante efeito climático causador de danos à cultura do milho-pipoca. Isto posto, mostrou-se relevante a utilização de acessos da Coleção de Germoplasma da UENF pré-selecionados ao déficit hídrico como ponto de partida para compreender os efeitos do calor e identificar genótipos de milho-pipoca tolerantes a altas temperaturas. Este foi o foco dessa pesquisa de dissertação de mestrado, como passo inicial para

o desenvolvimento de um programa de melhoramento que vise a colaborar com a redução dos efeitos das altas temperaturas na cultura do milho-pipoca.

3.3. Estresse por alta temperatura e implicações no melhoramento genético de plantas com enfoque a *Zea mays*

O desafio imposto pelo estresse decorrente de altas temperaturas emerge como uma das questões mais prementes que a agricultura global enfrenta atualmente, sobretudo decorrente das mudanças climáticas. Esse fenômeno tem impacto substancial no desenvolvimento e na produtividade das culturas, incluindo o milho-pipoca, que é o foco deste estudo. Diante desse cenário desafiador, torna-se essencial uma compreensão mais densa dos efeitos de temperaturas supra-ótimas sobre as plantas, especialmente por se tratar de evento cujos efeitos são governados por um complexo mecanismo envolvendo vários genes (Shanmugavel et al., 2021; Ortez et al., 2023).

A avaliação de genótipos em ambientes naturais sujeitos a altas temperaturas apresenta desafios consideráveis devido à variabilidade climática e à dificuldade de controlar variáveis externas. As avaliações de campo podem ser influenciadas por flutuações sazonais, condições climáticas imprevisíveis e interações complexas entre genótipos e ambiente, o que pode levar a avaliações enviesadas, vez que as condições podem não ser ideais para avaliação dos efeitos da alta temperatura (Resentini et al., 2023; Djalovic et al., 2024). Para mitigar essas limitações, é necessário avaliar experimentos em várias estações e locais durante vários anos, garantindo a obtenção de dados mais robustos, no entanto, essa abordagem é mais onerosa e exige recursos consideráveis (Feng et al., 2023).

Por outro lado, a avaliação de genótipos em ambientes controlados, como casas de vegetação ou câmaras com controle de temperatura, oferece a vantagem do controle das condições aplicadas (Marcelino et al., 2022; Pour-Aboughadareh et al., 2022; Sharma et al., 2024). Nesses ambientes, é possível ajustar a temperatura, umidade e iluminação de acordo com as necessidades específicas da pesquisa (Fleming et al., 2023). Isso permite um controle rigoroso sobre os fatores ambientais que podem afetar o desempenho das plantas. No entanto, existem desafios associados a ambientes controlados, incluindo o alto custo de construção e manutenção dessas instalações, bem como a disponibilidade de pessoal qualificado para operá-las. Além disso, replicar completamente as condições de

campo em um ambiente controlado pode ser uma tarefa complexa, especialmente para culturas como milho, que tem alta exigência de luz, o que gera dificuldades em simular condições naturais (Li e Howell, 2021).

No entanto, as pesquisas realizadas nessas condições controladas são essenciais para compreender os mecanismos de resposta das plantas ao estresse térmico (Feng et al., 2023), provendo informações que possibilitam estudar os efeitos de variáveis climáticas isoladamente, sem interferências externas, o que ajuda a compreender melhor como as plantas respondem a esses fatores. Além disso, esses estudos são fundamentais para calibrar modelos de cultivo, prever os impactos das mudanças climáticas na agricultura, bem como permitir explorar ciclos de crescimento acelerados, reduzindo o tempo necessário para desenvolvimento da pesquisa agrícola (Feng et al., 2023).

A principal vantagem das condições controladas é minimizar a repercussão da influência ambiental, permitindo focalizar a investigação apenas nos impactos da elevação da temperatura no desenvolvimento das plantas. Portanto, o objetivo principal foi observar as respostas morfofisiológicas das plantas, decorrentes, especificamente, do efeito da temperatura supra-ótima, visando a elencar o modo de ação dos mecanismos de tolerância (Li e Howell, 2021). De todo modo, há que se destacar que estudos com base em ambientes controlados são complementares às avaliações de campo.

Um estudo conduzido por Karim et al. (2000) analisou os efeitos do estresse térmico no crescimento e na fotossíntese de seis variedades de milho comum tropical em condições de altas temperaturas. Para investigar como o calor intenso afeta o crescimento e a fotossíntese das plântulas, os autores impuseram condições de cultivo em câmara de crescimento com duas configurações de temperatura: 25/22°C e 42/30°C (dia/noite), em dois experimentos separados. Esses experimentos foram conduzidos até 9 e 15 dias após a semeadura, respectivamente. Diversas características foram avaliadas, incluindo o tamanho individual das folhas, a taxa de extensão das folhas durante o dia e a taxa de fotossíntese das folhas individuais. A análise se concentrou na relação entre essas características e a produção total de biomassa durante as fases heterotrófica (dependente da nutrição) e autotrófica (independente da nutrição) do crescimento das plântulas. Foram identificados indicadores-chave relacionados à tolerância térmica, como a área total das folhas, a taxa de extensão das folhas ao longo do dia e a atividade fotossintética, que se revelaram com forte correlação para com a produção total de biomassa. Surpreendentemente, as variedades apresentaram

desempenhos diferentes sob condições ideais de crescimento em comparação com as condições sob estresse térmico. Isso ressalta a complexa relação entre o crescimento e a fotossíntese em diferentes temperaturas em *Zea mays* L.

Em outro estudo com a espécie *Zea mays* L., Sinsawat et al. (2004) investigaram os efeitos do estresse térmico no aparato fotossintético. Para tanto, plantas de milho foram expostas a duas temperaturas diferentes: controle, a 25°C/22°C; e alta temperatura, a 41°C/30°C (dia/noite). Durante o experimento, foram avaliadas características relacionadas à fotossíntese, incluindo a eficiência do fotossistema II (PSII), a taxa de transporte de elétrons e a atividade da carboxilase ribulose-1,5-bifosfato (RuBisCO). Os resultados revelaram que o estresse por alta temperatura causou danos significativos ao aparato fotossintético, com diminuição acentuada na eficiência do PSII, na taxa de transporte de elétrons e na atividade de RuBisCO. Isso indica que o estresse térmico prejudicou a capacidade das plantas de realizar a fotossíntese de maneira eficiente, o que pode ter implicações negativas na produção sob condições climáticas extremas.

Por sua vez, Xia et al. (2021) concentraram-se na investigação dos efeitos do aumento da temperatura na zona radicular de plantas de milho comum. O estudo avaliou a atividade da enzima antioxidante, a fluorescência da clorofila e a fotossíntese. Os resultados revelaram que o aumento da temperatura da água, usada para simular o aquecimento da zona radicular, a 30°C promoveu o crescimento de plântulas e aumentou as atividades de enzimas antioxidantes, a taxa de transferência de elétrons e a fotossíntese foliar. No entanto, temperaturas excessivamente altas (acima de 36°C) resultaram na redução da atividade enzimática e em danos à taxa fotossintética. Essas descobertas ressaltam a complexidade da resposta do milho comum ao estresse térmico e a importância de avaliar múltiplas características para compreender seus efeitos.

3.4. Características relacionadas à tolerância ao estresse por altas temperaturas

O estudo do estresse por temperaturas supra-ótimas em plantas pode ser abordado por meio de uma variedade de técnicas e equipamentos e, por conseguinte, por diferentes características. Entre essas, têm sido empregados equipamentos que possibilitam a estimativa da eficiência da fotossíntese, das trocas gasosas, dos índices de pigmentos foliares, da fluorescência da clorofila e

de características morfológicas tanto da parte aérea quanto da raiz (Sinsawat et al., 2004), favorecendo uma compreensão mais abrangente dos efeitos do calor nas espécies vegetais.

Dentre esses efeitos, as altas temperaturas nas plantas podem resultar em danos aos elementos envolvidos na fotossíntese, levando a uma diminuição nas taxas de absorção de dióxido de carbono (Smith e Keenan, 2020; Werner et al., 2020). A sensibilidade da fotossíntese ao calor geralmente está associada a danos nos constituintes do fotossistema II (PSII), que estão localizados nas membranas tilacoides dos cloroplastos, bem como nos componentes das membranas (Hemantaranjan et al., 2014). Em estudos recentes com *Carica papaya*, Souza et al. (2022) destacaram que temperaturas supra-ótimas afetam a fotossíntese, principalmente por meio de danos ao PSII, com redução da produção de oxigênio e aumento do estresse oxidativo. Em milho comum, o calor excessivo interfere em processos fisiológicos-chave, como a fotossíntese, a respiração e a translocação de nutrientes (Mathur et al., 2021; El-Sappah et al., 2022; Pang et al., 2024).

Em condições de temperaturas altas, a inibição da fotossíntese está frequentemente associada ao fechamento dos estômatos nas folhas, um mecanismo de regulação da planta para conservar a água presente em seu interior quando em condições de estresse térmico e hídrico. O fechamento dos estômatos reduz a condutância estomática, limitando a entrada de dióxido de carbono (CO₂) no mesófilo foliar. Isso significa que a planta tem menos acesso ao CO₂ essencial para a fotossíntese, o que compromete a produção de carboidratos e, conseqüentemente, o desenvolvimento de biomassa, resultando em menor crescimento (Duarte et al., 2020).

Ainda, é importante notar que o fechamento estomático, embora conserve a água, pode ter outros efeitos colaterais, pois, ao reduzir a saída de água por transpiração, pode ocorrer uma menor dissipação de calor, aumentando a temperatura interna das folhas, causando danos às enzimas, resultando em estresse oxidativo, com mudanças na membrana celular e alterações na fotossíntese. Além disso, pode aumentar a atividade da fotorrespiração da enzima RuBisCO, um processo que consome energia e reduz a eficiência da fotossíntese (Salvucci e Crafts-Brandner, 2004; Tongerlo et al., 2021; Zhang et al., 2023).

A quantificação da fluorescência da clorofila **a** (FC) tem sido empregada na identificação de estresses em plantas devido à sua precisão e rapidez (Souza,

2021). Essa abordagem se destaca como uma opção eficaz para aquilatar de forma não-destrutiva danos no aparato fotoquímico causados por estresses, por exemplo, por alta temperatura (Baker, 2008; Kimm et al., 2021; Zhuang et al., 2023). Em termos gerais, a análise da FC da clorofila *a* tem como objetivo estimar e avaliar a atividade global do PSII (Guidi et al., 2007; Ehlert e Hinch, 2008; Kalaji et al., 2017; Falcioni et al., 2022).

Além disso, é possível analisar o impacto do estresse térmico por meio de avaliações de características morfológicas. Isso envolve a avaliação, por exemplo, da altura da planta, da massa fresca e seca da parte aérea, do diâmetro do caule, da área foliar, bem como do rendimento de grãos (Hussain et al., 2019; Ayenan et al., 2021; Choudhary et al., 2022; Kourani et al., 2022; Zhou et al., 2022). Outras abordagens incluem a avaliação dos efeitos da temperatura na senescência foliar, na produção de matéria seca do grão e na planta inteira, assim como na distribuição de matéria seca na planta (Badu-Apraku et al., 1983; Sherstneva et al., 2021; Han et al., 2023; Shao et al., 2024). Essas estimativas permitem revelar um cenário mais abrangente dos efeitos do estresse térmico nas plantas, desde os estágios iniciais de desenvolvimento até a fase reprodutiva, fornecendo informações essenciais para compreender e mitigar os impactos do estresse térmico na agricultura.

A senescência prematura das folhas pode ter impacto substancial na quantidade e qualidade da produção das plantas cultivadas (Zentgraf et al., 2021). Apesar de ser uma estratégia que contribui para a perpetuação da cultura, plantas anuais, como o milho comum, sofrem perdas significativas de rendimento agrícola, acarretando simultaneamente na diminuição da produção e em prejuízos econômicos consideráveis para os agricultores (Sade et al., 2018; Yannam et al., 2022; Xu et al., 2024).

Ainda em relação à morfologia, Walne e Reddy (2022) assinalaram que os efeitos de temperaturas mais elevadas no crescimento e no desenvolvimento de milho comum reduzem o crescimento das raízes e da parte aérea, limitam a acumulação de biomassa e afetam negativamente o desenvolvimento geral da planta. Assim, a exposição das raízes a temperaturas superiores às ideais causa interferências no crescimento da raiz primária, resultando em diminuição no comprimento, bem como das raízes laterais; por conseguinte, o ângulo de emergência das raízes é reduzido (Calleja-Cabrera et al., 2020). Portanto, é evidente a necessidade de realizar avaliações radiculares visando o estudo dos

impactos de temperaturas altas no sistema radicular das plantas, vez que danos podem acometer a estabilidade e o desenvolvimento desse órgão.

3.5. Estresse térmico por altas temperaturas na espécie *Zea mays*

O estresse supra-ótimo de temperatura, que ocorre quando a temperatura do ambiente ou do solo excedem os limites ideais para o crescimento e o desenvolvimento saudável das plantas, tem impacto significativo na produtividade das plantas cultivadas (Mahan et al., 2022).

Portanto, é fundamental compreender a interação entre as condições ambientais e o desenvolvimento das plantas, de modo a reconhecer as condições ideais que possibilitam um desenvolvimento saudável e a expressão de seu potencial reprodutivo, e as situações de estresse que resultam em limitações na capacidade das plantas em atingir seu máximo potencial genético (Tan et al., 2023).

O estresse térmico é definido como alterações na temperatura, sejam essas baixas (estresse por frio) ou altas (estresse por calor), que produzem modificações no organismo das plantas, afetando amplamente os processos fisiológicos (Zandalinas et al., 2018). O estresse supra-ótimo ou por alta temperatura, ocorre em uma elevação na faixa de aproximadamente 10 a 15°C na temperatura ambiente (Fritsche-Neto e Borém, 2022), podendo ser classificado como aumento significativo na temperatura vigente. O chamado “choque térmico” é caracterizado quando o estresse acontece por um período transitório e de forma súbita (Fritsche-Neto e Borém, 2022). Esses estresses abióticos têm efeitos negativos sobre as plantas, prejudicando a fotossíntese, causando desidratação, danificando as células e alterando o metabolismo (Batra et al., 2023).

A temperatura é um dos fatores mais importantes para o desenvolvimento da cultura do milho comum, uma vez que a planta requer temperaturas ideais para seu correto desenvolvimento desde estádios iniciais (Waqas et al., 2021). As temperaturas consideradas ideais variam de acordo com a fase de crescimento da planta e a ocorrência de variações extremas pode prejudicar sua formação e desenvolvimento. Para a germinação das sementes, a faixa de temperatura ótima situa-se entre 25°C e 28°C; já no período de crescimento vegetativo, as temperaturas adequadas abrangem uma faixa de 24°C a 30°C (Waqas et al., 2021). Na fase reprodutiva, que engloba a formação de espigas e grãos, as temperaturas

ideais situam-se entre 30°C e 35°C (Yadav et al., 2016). Portanto, compreender as respostas a temperaturas supra-ótimas específicas em cada estágio de desenvolvimento do milho-pipoca é fundamental para o manejo eficaz dessa cultura e, assim, garantir uma produção saudável e de qualidade.

Nos estádios iniciais, as altas temperaturas podem afetar a germinação e a emergência das plântulas (Waqas et al., 2021), bem como a formação dos estandes. Durante o período vegetativo, em decorrência de altas temperaturas, observa-se uma redução na taxa de crescimento e desenvolvimento, resultando em plantas com menor estatura e também com menor número de folhas (Osakabe et al., 2014). Na formação das espigas, o estresse por alta temperatura pode comprometer a viabilidade do pólen, causar abortamento floral e, conseqüentemente, comprometer a formação dos grãos. Além disso, no enchimento dos grãos, as altas temperaturas podem causar redução na taxa de acumulação de amido e, por conseqüência, no peso dos grãos (Waqas et al., 2021). É importante notar que essas resultâncias têm um efeito cumulativo na produtividade do milho comum, pois a redução no número plantas, bem como de espigas e no peso dos grãos afeta proporcionalmente a produção final (Chukwudi et al., 2021).

Tanto as temperaturas elevadas diurnas quanto noturnas exercem efeitos adversos sobre as plantas de milho comum. As temperaturas diurnas elevadas aumentam a temperatura dos tecidos, provocando efeitos nocivos nas funções celulares (Djanaguiraman et al., 2013; Narayanan et al., 2015), bem como aceleram a evaporação da umidade presente nas folhas das plantas, o que resulta, frequentemente, em desidratação e murchamento tecidual.

Estudos têm apontado impactos significativos do estresse térmico na produção de milho comum. Por exemplo, durante um período de 18 dias, que abrangeu desde o estágio de espigamento até a fase de maturação, a produção de milho comum reduziu em 42% o peso de grãos por planta quando as temperaturas diurnas/noturnas aumentaram de 25/15 para 35/15°C (Badu-Apraku et al., 1983). Porém, algumas plantas possuem potencial para tolerância ao calor, desenvolvendo respostas para minimizar os danos causados (Li e Zhang, 2022; Tas, 2022).

As plantas, em geral, possuem complexos mecanismos de resposta para enfrentar o estresse térmico. Sob condições de temperaturas extremamente

elevadas, a resposta ao estresse térmico é ativada; já sob temperaturas moderadamente elevadas, ou seja, abaixo da faixa de estresse térmico, são ativadas respostas à termomorfogênese classificadas como mudanças morfológicas e de desenvolvimento em plantas expostas a temperaturas levemente elevadas (Zhou et al., 2022; Reis, 2023).

Em temperaturas elevadas, a estrutura das proteínas pode ser comprometida, provocando a desnaturação e perda da função enzimática, o que prejudica a eficiência fotossintética e o metabolismo energético (Bita e Gerats, 2013). Além disso, o calor excessivo pode desencadear a desidratação das células vegetais, aumentar a produção de espécies reativas de oxigênio (EROs) e provocar o fechamento estomático, o que reduz a troca gasosa e a disponibilidade de CO₂ para a fotossíntese (Mittler, 2006). Especificamente para a cultura do milho-pipoca, temperaturas supra-ótimas durante períodos críticos de desenvolvimento, como a polinização e o enchimento de grãos, podem resultar em má formação dos grãos e redução significativa no rendimento (Westgate, 2015). O calor extremo pode comprometer a integridade dos grãos, afetando sua capacidade de expansão ao serem estourados, o que é uma característica crucial para a qualidade comercial do milho-pipoca (Farooq et al., 2009).

A resposta ao estresse térmico é mediada pela via “fator de transcrição de choque térmico” (HSF), a qual é ativada quando a planta se encontra em situação de estresse, induzindo a expressão das proteínas de choque térmico (HSP) (Zhou et al., 2022). Essas proteínas desempenham uma função crucial na proteção das células vegetais, atuando como “guardiãs” das proteínas e membranas celulares, ajudando a prevenir a desativação de proteínas essenciais e, assim, mantêm a integridade das membranas celulares, mesmo sob condições de estresse térmico (Li e Howell, 2021).

A resposta à termomorfogênese é medida pela via do fator 4 de interação com o fitocromo (PIF4), que é um fator de transcrição que se ativa quando submetido a temperaturas moderadamente elevadas, regulando a expressão dos genes relacionados ao alongamento, crescimento e desenvolvimento foliar (Zhou et al., 2022). Quando as plantas são expostas a temperaturas ligeiramente superiores, desencadeia-se a ativação do PIF4, que se conecta a regiões promotoras específicas de genes associados ao alongamento, crescimento e desenvolvimento foliar. Essa ativação possibilita que as plantas se adaptem ao

estresse provocado pelas elevadas temperaturas, promovendo não apenas a sobrevivência, mas também o florescimento e o crescimento vigoroso (Zhou et al., 2022).

Especificamente em relação ao milho comum, o estudo de Zhao et al. (2021) demonstrou como as proteínas quinases dependentes de cálcio (CDPKs), especificamente a ZmCDPK7, desempenha uma função crucial na tolerância ao estresse térmico. Tal enzima regula a fotossíntese, a atividade antioxidante, a expressão de uma pequena proteína de choque térmico que interage com ZmCDPK7 (ShSP17.4) e da proteína B homóloga da oxidase, que também é fosforilada por ZmCDPK7 (RBOHB). Sua indução pelo ácido abscísico (ABA) destaca ainda mais seu envolvimento na resposta da planta ao estresse térmico (Zhao et al., 2021).

Além disso, estudos recentes, como o de Calleja-Cabrera et al. (2020) têm evidenciado as complexas respostas das plantas às altas temperaturas. No milho comum, por exemplo, as temperaturas elevadas causam a diminuição da quantidade e atividade das aquaporinas, que são canais de membrana responsáveis pela captação de água pelas raízes das plantas. Ainda, parece haver uma diminuição apenas leve na absorção de nutrientes em temperaturas mais elevadas, como fósforo e potássio (Calleja-Cabrera et al., 2020).

Outro mecanismo desencadeado por condições de estresse por alta temperatura, é a resposta proteica desdobrada no retículo endoplasmático. Trata-se de uma estratégia de defesa contra o acúmulo de proteínas mal conformadas ou não corretamente dobradas no retículo. Isso se deve aos danos no processo de dobramento de proteínas no retículo endoplasmático, que causa um acúmulo de proteínas em estado não conformado. Em resposta, a via proteica desdobrada é acionada para restaurar a homeostase do retículo, aumentando a produção de chaperonas e outras proteínas envolvidas no correto dobramento e degradação de proteínas. Em resumo, o estresse térmico por alta temperatura induz a resposta proteica desdobrada nas plantas como uma estratégia de proteção para restaurar a homeostase do retículo endoplasmático e lidar com o acúmulo de proteínas mal conformadas (Li e Howell, 2021).

Em relação ao milho-pipoca, poucas pesquisas tratam especificamente do estresse térmico. O estudo de Dowd e Johnson (2018) analisou como os danos por insetos afetam a expressão de genes ligados à tolerância ao calor e ao estresse

hídrico, destacando sua relevância para o melhoramento genético em cenários de mudanças climáticas. Por meio de análises de microarranjo genético em grãos de pipoca de espigas danificadas e não danificadas por insetos, realizadas em condições de campo ao longo de vários anos, os pesquisadores identificaram alterações significativas na expressão de genes ligados ao choque térmico, senescência e resistência ao estresse hídrico, especialmente em anos de condições climáticas adversas. Os grãos de espigas não danificadas apresentaram-se com maior expressão de genes de resiliência, enquanto o estresse ambiental reduziu a expressão desses genes em anos adversos. A pesquisa reforça a importância de considerar fatores bióticos e abióticos no desenvolvimento de culturas mais resistentes e sustentáveis.

A fase inicial de desenvolvimento do milho-pipoca é particularmente sensível ao impacto das variações de temperatura (Dowd e Johnson, 2018), trazendo à baila a importância da avaliação do impacto do estresse supra-ótimo na cultura em estágio de plântula.

Por fim, faz-se mister destacar que ao explorar as complexidades do estresse supra-ótimo de temperatura na espécie *Zea mays*, bem como em outras espécies, é essencial avaliar suas implicações mais amplas, especialmente no que diz respeito à compreensão dessas respostas para, então, aprimorar a tolerância da espécie ao estresse térmico por altas temperaturas.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. Genótipos

Foram utilizadas dez linhagens de milho-pipoca advindas do Banco de Germoplasma da UENF (Tabela 1).

Tabela 1. Descrição das linhagens avaliadas e suas respectivas estimativas de rendimento de grãos (RG), capacidade de expansão (CE), dias para florescimento masculino (FM), bem como classificação quanto à tolerância ao estresse hídrico (WS) e genealogia.

Linhagens	RG (Kg ha ⁻¹)	CE (mL g ⁻¹)	FM (dias)	WS	Genealogia
L54	652,00	24	60	T	Beija-flor
L76	2.011,00	30	59	T	Viçosa
L220	965,00	31	60	T	IAC 125
L292	2.438,00	24	64	T	URUG 298
L381	1.724,00	19	59	T	SAM
L688	1.367,00	27	63	T	UENF 14
L263	1.736,00	20	70	I	PARA 172
L507	1.549,00	26	70	I	PA 170 ROXO
L594	1.477,00	20	62	S	RS 20
L61	889,00	31	67	S	BRS Angela

WS = do inglês *water stressed*, representa a resposta das linhagens ao déficit hídrico, com as classificações T: Tolerante, I: intermediário e S: suscetível. Classificação adaptada de Kamhorst et al. (2019) e Leite et al. (2022).

4.2. Condições experimentais

Os experimentos foram instalados no Setor de Tecnologia de Sementes do Laboratório de Fitotecnia (LFIT) da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy

Ribeiro (UENF), no ano de 2024, durante o período de 15 dias após a semeadura (15 DAS), utilizando-se o delineamento em blocos ao acaso com quatro repetições, totalizando 200 unidades de plantas.

A germinação foi realizada em tubetes de formato cônico com capacidade de 290 cm³ contendo perfurações na extremidade inferior, utilizando-se duas sementes por tubete. Os tubetes foram alocados em suportes específicos e, então, acondicionados em caixa de isopor com perfurações para permitir o apoio dos recipientes, bem como para vedar o substrato e, assim, preservar a temperatura subterrânea da temperatura do ambiente. O substrato utilizado foi Basaplant®, composto por casca de *Pinus*, fibra de coco, turfa fibrosa, vermiculita, NPK e micronutrientes.

Desde o semeio até o quarto DAS o experimento foi submetido à temperatura de 25°C durante o dia e 20°C à noite. A partir do quarto dia foram impostas cinco condições climáticas específicas para os tratamentos, fundamentadas em temperaturas de dia/noite, a saber: 25°C/20°C (T1), 30°C/25°C (T2), 35°C/30°C (T3), 40°C/30°C (T4) e 45°C/30°C (T5). Para manter as temperaturas estáveis, foram utilizadas câmaras climáticas, empregando-se fotoperíodo de 12h, simulando condições diurnas e noturnas associadas aos períodos de temperaturas. Para o fornecimento adequado de intensidade luminosa, foram adicionados painéis *Quantum Grow Led 1.000 W LM301B* da marca SAMSUNG à câmara climática, instalados a uma distância de 20 cm de altura das unidades experimentais (Figura 1).

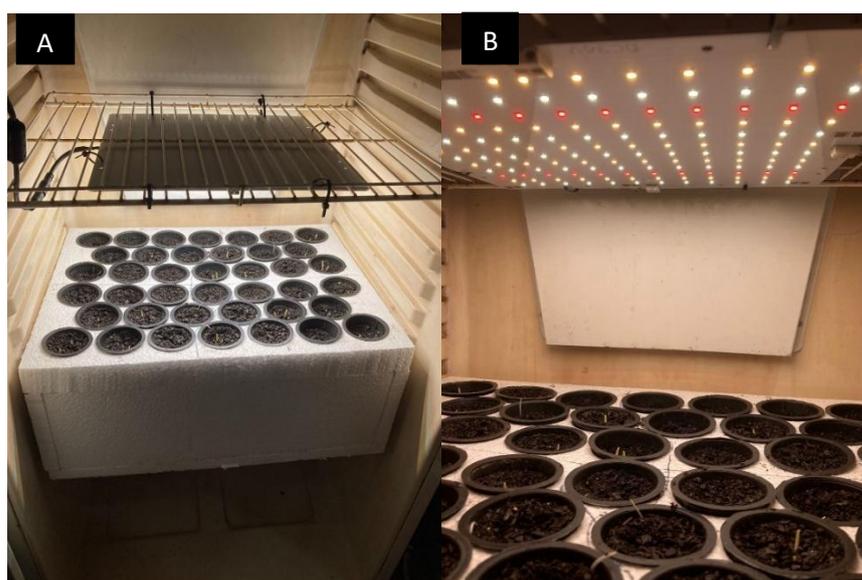


Figura 1. Visualização frontal interna das unidades experimentais na câmara climática (A) e mais aproximada da placa de LED instalada (B).

A irrigação do substrato foi realizada igualmente entre os tratamentos, aplicando-se diariamente 15 mL de água à qual foram adicionados, em dias alternados, 20 mL de solução de (Hoagland e Arnon, 1950) à metade da força.

4.3. Características avaliadas

Foram avaliadas características referentes a três categorias: fisiológicas, morfológicas da parte aérea e morfológicas do sistema radicular, onde ambas foram avaliadas no décimo quinto dia do experimento.

4.3.1. Características fisiológicas

As avaliações fisiológicas foram realizadas utilizando equipamentos específicos, mensurando-se a última folha completamente expandida das plântulas.

A. Trocas gasosas e permeabilidade de membranas

Folhas mais desenvolvidas foram selecionadas e cuidadosamente posicionadas na câmara de um analisador portátil de gases infravermelho (IRGA) modelo LI-COR 6400 (LI-COR Biosciences, Nebraska, EUA) (Figura 2), o qual foi previamente calibrado, de modo a assegurar a cobertura total da área de medição e evitar danos físicos à folha. Foram ajustados os níveis de fluxo de ar em $415 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. A intensidade luminosa na câmara foi ajustada para $700 \mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e controlada de acordo com os níveis de radiação fotossinteticamente ativa (PAR).

As quantificações incluíram: taxa de fotossíntese líquida (A_{net} , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), taxa de transpiração (E , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), condutância estomática (G_s , $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), concentração interna de CO_2 (C_i , $\mu\text{mol mol}^{-1}$) e déficit de pressão de vapor (VPD, *leaf-air* Kpa). Após o fechamento da câmara, realizou-se o monitoramento detalhado da estabilização dos parâmetros antes do início da coleta de dados. A folha foi posicionada na câmara, garantindo que estivesse completamente estendida e sem danos ou dobras que pudessem comprometer as medições. Os valores das variáveis exibidas pelo aparelho foram acompanhados continuamente até que apresentassem variações mínimas, indicando a estabilização. Este processo de estabilização é crucial para assegurar que a folha

tenha atingido um estado de equilíbrio com as condições impostas na câmara. Após cada quantificação, a câmara de medição e os sensores foram limpos para evitar a acumulação de resíduos que pudessem interferir nas avaliações subsequentes. Todo o procedimento foi repetido para cada tratamento, evitando oneração de estimativas.

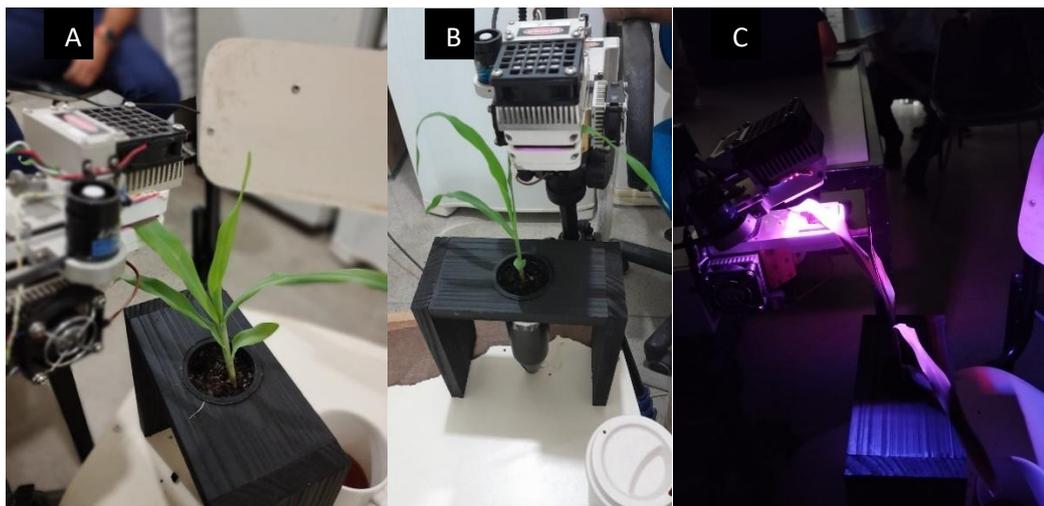


Figura 2. Registros lateral (A), frontal (B) e no escuro (C) da realização das avaliações com o equipamento IRGA.

Visando a avaliar possíveis danos causados na membrana das folhas, foi realizada a análise de permeabilidade de membrana (PM), aqui representada pela fuga de eletrólitos. Para tanto, foram retirados dez discos foliares com 0,7 cm de diâmetro de cada uma das repetições, os quais foram lavados em água deionizada e alocados em frascos de cintilação contendo 8 mL de água deionizada. Os tubos foram mantidos em sala climatizada e a condutividade foi aferida por condutímetro antes de adicionar os discos (condutividade inicial) e após 24h (condutividade final). Após a leitura do intervalo de 24h os frascos foram acondicionados em banho-maria por duas horas em temperatura média entre 80 e 90°C. Ao fim desse período, após deixados arrefecer até 25°C, a condutividade foi examinada novamente para estimativa do seu valor total (Figura 3).

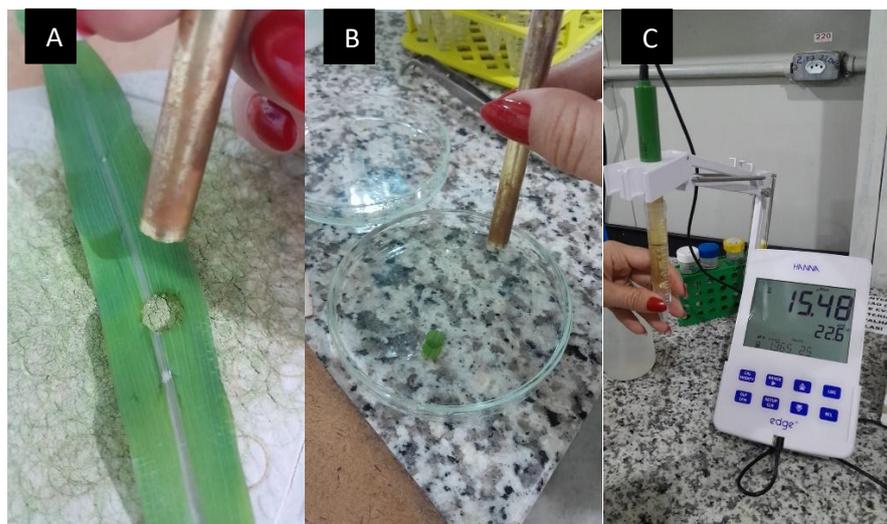


Figura 3. Retirada de discos foliares com cortador circular (A), com consequente limpeza dos discos em água deionizada (B) e aferições utilizando-se condutivímetro (C).

B. Índices de pigmentos foliares e refletância foliar

O teor relativo de clorofila (CHL), o conteúdo foliar de antocianinas (ANT), o teor de flavonoides (FLV) e o índice nitrogênio-flavonoides (NFI) foram estimados em folhas completamente expandidas, utilizando-se o medidor portátil de fluorescência da clorofila MPM-100 (*Multiphase Plant Efficiency Analyser* da empresa Hansatech Instruments LTDA., Reino Unido).

Para a estimativa da refletância foliar foi utilizado o espectrômetro portátil CI-710 (CID-Bio-Science, Inc., Camas, Washington, EUA), o qual foi calibrado *a priori* das avaliações, utilizando-se de padrões de refletância branca e escura, de modo a garantir quantificações precisas nos diferentes comprimentos de onda de luz. As mensurações foram realizadas no terço médio da folha sadia completamente expandida aos 15 DAS, tendo sido estimados: PRI – índice de refletância fotoquímica e NDVI – índice de vegetação por diferença normalizada.

C. Fluorescência da clorofila

As avaliações de fluorescência foram realizadas utilizando-se o fluorímetro por imagem modulado (Modelo *FluorCam* 800 MF, da Photon System Instruments, República Tcheca), o qual foi previamente configurado e calibrado para o protocolo *quenching* pré-definido no equipamento. Para tanto, selecionaram-se amostras de

folhas saudáveis e totalmente expandidas. Antes da coleta de dados, as folhas foram deixadas por um período de no mínimo 30 minutos em escuridão. Após o período de adaptação, as folhas foram posicionadas sob a câmera do fluorímetro, que utiliza luz modulada em diferentes comprimentos de onda para estimular a fluorescência (Figura 4 B). O equipamento captura imagens da fluorescência em tempo real, permitindo a análise simultânea de múltiplos pontos na folha. Durante a medição, o *FluorCam* registra a fluorescência mínima (F_o), máxima (F_m) e a eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m), além de outros índices fotossintéticos, como QY_{Max} (rendimento quântico máximo do PSII em estado adaptado ao escuro), NPQ_{LSS} (*quenching* não-fotoquímico no estado estacionário da fotossíntese adaptada à luz), NPQ_{D3} (*quenching* não-fotoquímico instantâneo durante o período de relaxamento da fluorescência no escuro), e Rfd_{LSS} (razão de decréscimo da fluorescência no estado estacionário da fotossíntese).

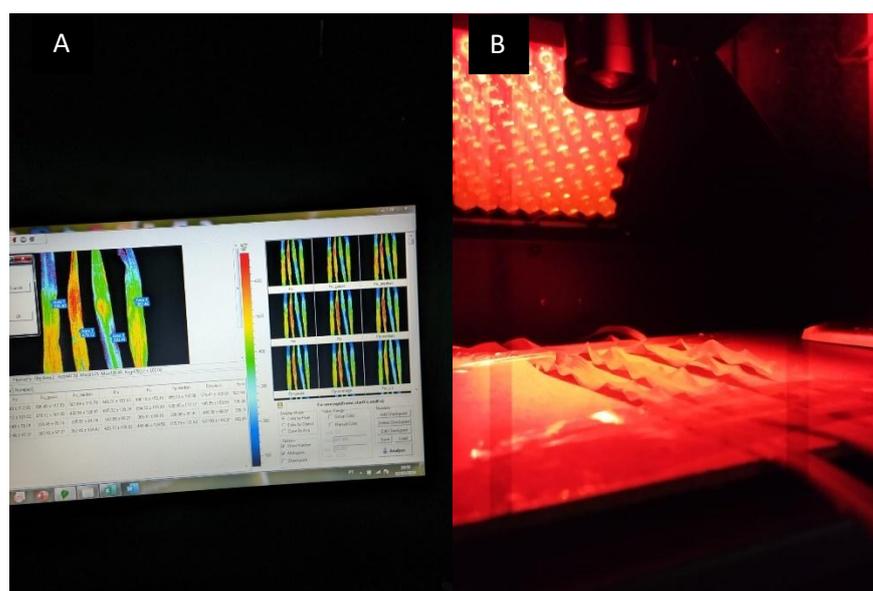


Figura 4. Registro de avaliação utilizando o *FluorCam* (A) e visualização das folhas dispostas na câmara de avaliação por este equipamento (B).

4.3.2. Características morfológicas

Aferiu-se a área foliar (AF, cm^2) por meio de fotografia de cada planta individual, utilizando-se câmera digital, cujas imagens foram analisadas utilizando o *software ImageJ* (Schneider et al., 2012). Posteriormente, a parte aérea foi

destacada na base da plântula, acondicionada em saco de papel e levada para secar em estufa com circulação forçada de ar, regulada à temperatura média de 70°C, por um período médio de 48h ou até a estabilização do peso. Em seguida, foram realizadas as pesagens das amostras em balança analítica de precisão obtendo-se a biomassa seca e, então, estimando-se o peso seco da parte aérea (PSA, mg plântula⁻¹) (Figura 5).

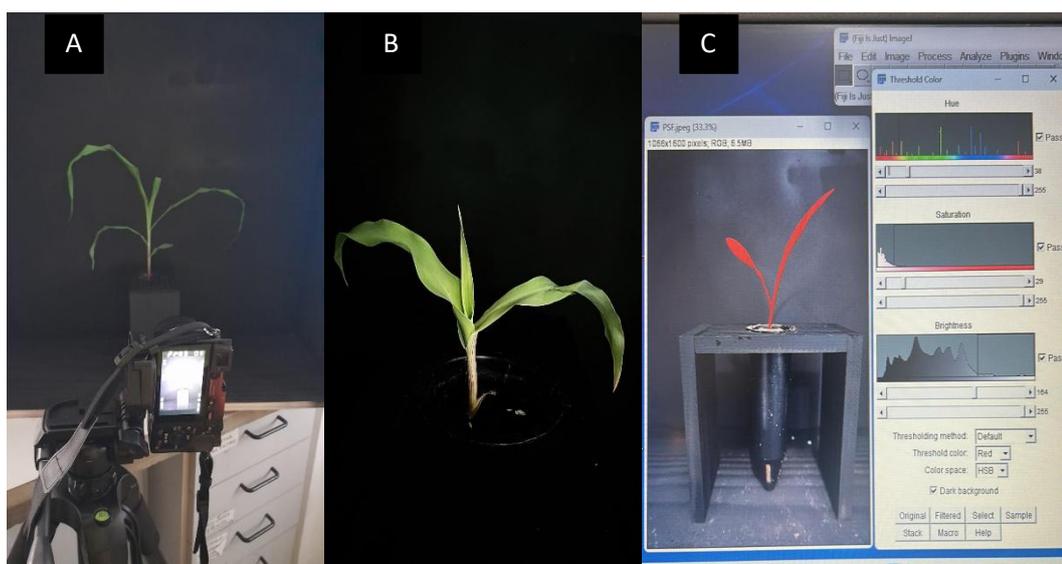


Figura 5. Registro do momento da realização da fotografia individual das plantas por meio de câmera fotográfica (A), com a imagem da parte aérea (B) e a consequente realização das análises das imagens via *ImageJ* (C).

Após o destaque da parte aérea, foi realizada a lavagem para a separação das raízes da plântula do substrato por meio da imersão destas em água corrente com o auxílio de uma peneira. A seguir, as raízes foram inseridas em bandeja de acrílico contendo água e acondicionadas em estúdio fotográfico. O procedimento adotado contribuiu para a diminuição da sobreposição radicular e obtenção de estimativas mais fidedignas. As fotografias, possuindo 94,3 px/cm, foram analisadas no *software GiA Roots* (Galkovskyi et al., 2012) (Figura 6) e, então, estimadas as características: área da rede (AR, cm²); espessura da rede (ER, n/n); comprimento da rede (CR, cm) e volume da rede (VR, cm³). Ao final, as raízes foram colocadas para secar em estufa a 70°C pelo período de 48h, obtendo-se as estimativas do peso seco radicular (PSR, mg plântula⁻¹), as quais foram divididas

pelos valores de PSA para a obtenção da razão raiz/parte aérea (RRA) utilizando-se o estimador $RRA = PSR/PSA$.

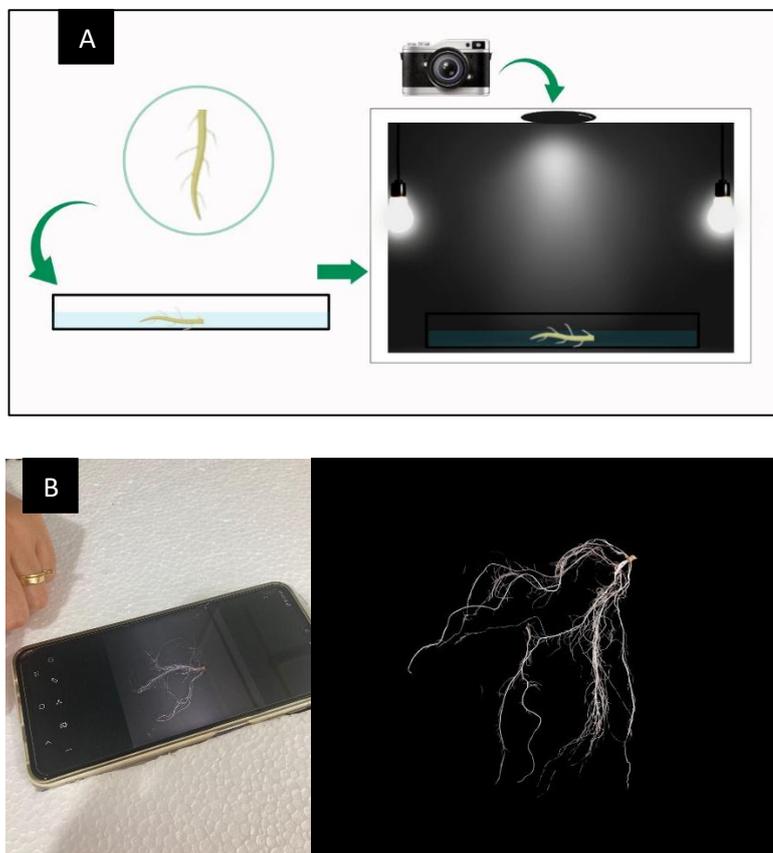


Figura 6. Representação esquemática da fotografia do sistema radicular (A) e resultado obtido em análises pelo *software Gia Roots* (B).

4.4. Análises estatísticas

Os dados das parcelas experimentais foram utilizados para abastecer o programa GENES (Cruz, 2016) de informações necessárias para realizar as ANOVAs individuais por temperatura (T) com base no modelo $Y_{ij} = \mu + g_i + b_j + \varepsilon_{ij}$, em que: Y_{ij} = valor observado do i-ésimo genótipo no j-ésimo bloco; μ = constante geral; g_i = efeito fixo atribuído ao i-ésimo genótipo; b_j = efeito aleatório do bloco j; e ε_{ij} = erro aleatório associado à observação Y_{ij} .

Em seguida, realizou-se a análise de variância conjunta entre os tratamentos (temperaturas), de acordo com o modelo estatístico $Y_{ijk} = \mu + G_i + B/T_{jk} + T_j + GT_{ij} + \varepsilon_{ijk}$, em que: Y_{ijk} = observação do i-ésimo genótipo no j-ésima

temperatura e k-ésimo bloco; μ = constante geral; G_i = efeito fixo do i-ésimo genótipo; B/T_{jk} = efeito aleatório do k-ésimo bloco dentro da T_j ; T_j = efeito fixo do j-ésima temperatura; GT_{ij} = efeito fixo da interação entre o i-ésimo genótipo e a j-ésima temperatura; e ε_{ijk} = erro aleatório experimental médio associado à observação Y_{ijk} .

A redução proporcional (%) de cada característica, dada a comparação entre as temperaturas com condição ideal (T1) foi calculada por meio das expressões: $100 - [(YT_2/YT_1) * 100]$, $100 - [(YT_3/YT_1) * 100]$, $100 - [(YT_4/YT_1) * 100]$ e $100 - [(YT_5/YT_1) * 100]$, em que: Y = é a média geral da característica na condição T1, T2, T3, T4 e T5.

Após a verificação de diferenças significativas na ANOVA conjunta, procedeu-se ao teste de comparação de médias para discriminar os tratamentos que apresentaram melhor desempenho, utilizando-se o teste Tukey em 5% de significância ($p \leq 0,05$) para as comparações entre ambientes e o teste Scott-Knott em 5% ($p \leq 0,05$) para agrupamento de médias de genótipos (linhagens).

A análise estatística foi realizada utilizando o *software* GENES versão 1990.2023.69 (Cruz, 2013, 2016). Os gráficos foram gerados utilizando o *software* OriginPro 2016.

5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Por meio da utilização do equipamento *Datalogger* da marca AKSO, modelo AK172 mini, pode-se constatar que as temperaturas propostas para avaliação dos genótipos (linhagens) nas câmaras climáticas foram alcançadas de forma fidedigna durante os 15 dias decorridos da implementação do experimento (Figura 7). Os valores de temperatura (°C) obtidos com o uso do *Datalogger* do 5° até o 15° DAS revelaram estimativas de 25 e 45°C e suas variações ao longo dos dias (Figura 7).

Para o tratamento de 25/20°C, a temperatura média diurna ao longo do experimento foi de 28°C e noturna de 20°C, com acréscimo médio de 3°C, provavelmente decorrente da utilização do painel de LED, que ao ser acionado no período diurno, dissipa energia em forma de calor, aumentando a temperatura proposta para cada tratamento. Esse mesmo efeito foi observado nos demais tratamentos; assim, as temperaturas observadas foram de 32/25°C para o tratamento de 30/25°C, de 36/30°C para o tratamento de 35/30°C, de 41/30°C para o tratamento de 40/30°C, e de 46/30°C para o tratamento de 45/30°C. Pelo mesmo motivo, alguns tratamentos chegaram a ser submetidos a temperaturas muito além das propostas, como foram os casos de: i) 25/20°C, que exibiu temperatura máxima de 31°C no sexto dia do experimento; ii) 30/25°C, que expressou temperatura máxima de 34°C no oitavo dia do experimento; iii) 35/30°C, em que se observou temperatura máxima de 39°C alcançada no sexto dia do experimento; e iv) 40/30°C, que apresentou ao sexto dia a temperatura de 43°C e para o qual também foram

observadas magnitudes de 46°C em sete dias consecutivos, a contar do sexto ao décimo segundo dia de experimento (Figura 7).

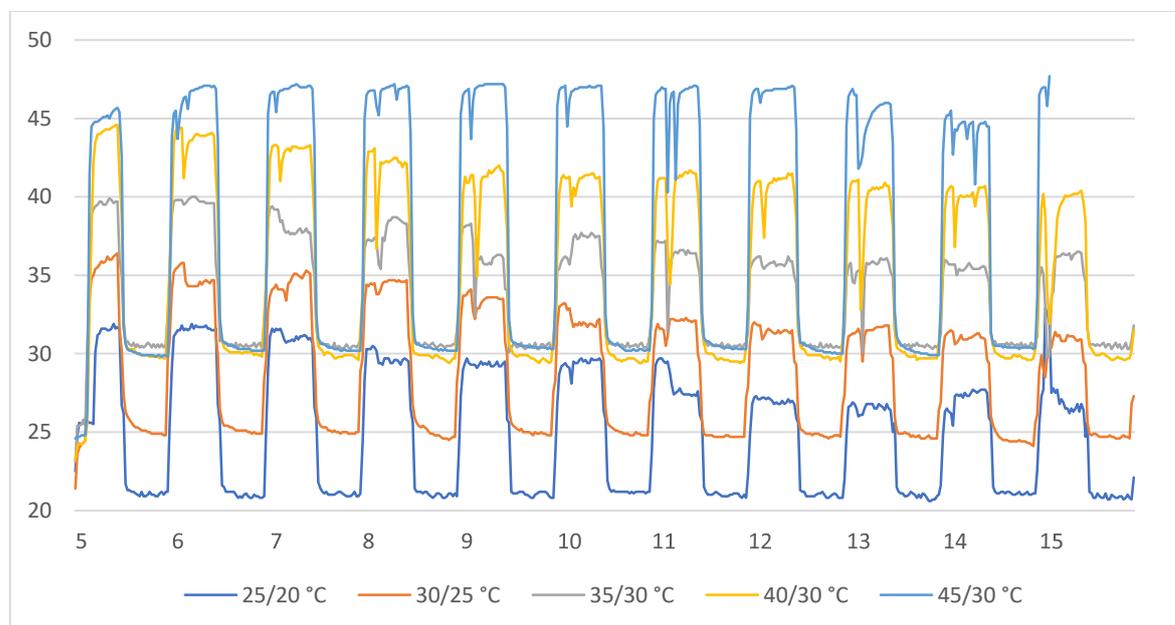


Figura 7. Estimativas de variações das temperaturas diárias obtidas por *Datalogger* a partir do 5º dia do experimento para cinco tratamentos de temperaturas aplicados (25/20°C, 30/25°C, 35/30°C, 40/30°C e 45/30°C) a plântulas de linhagens de milho-pipoca alocadas em tubetes em câmara de crescimento.

5.1. Características fisiológicas

5.1.1. Trocas gasosas e permeabilidade de membranas

Houve diferença significativa para todas as características analisadas ($p \leq 0,01$ ou $p \leq 0,05$), indicando ocorrência de variabilidade entre os genótipos avaliados (Tabela 2), bem como para o ambiente e a interação G x A. O coeficiente de variação variou de 16,70% para taxa de fotossíntese líquida (Anet) a 46,74% para condutância estomática (Gs).

Para a permeabilidade de membrana todas as fontes de variação foram altamente significativas ($p \leq 0,01$), com estimativa de coeficiente de variação de 31,66% (Tabela 2).

Tabela 2. Resumo da análise de variância conjunta para trocas gasosas (Anet, Gs, Ci, E e VPD) e permeabilidade de membrana (PM) de dez linhagens de milho-pipoca cultivadas em estádio de plântula em câmara de crescimento para cinco imposições de faixas diurna/noturna de temperaturas.

FV	GL	Quadrados Médios					
		Anet	Gs	C _i	E	VPD	PM
Genótipo	9	132,06 **	0,16 **	20918,23 **	39,66 **	0,89 *	992,48 **
Ambiente	4	981,84 **	0,21 **	54958,54 **	85,60 **	29,97 **	1536,65 **
G x A	36	20,67 **	0,03 **	13622,88 **	10,01 **	0,81 **	529,60 **
Resíduo	135	5,43	0,01	5361,51	3,32	0,41	80,62
Média		13,96	0,24	244,04	4,81	2,15	28,36
CV (%)		16,70	46,74	30,00	37,89	29,91	31,66

^{ns} = não-significativo, ** e * = significativos em 1% e 5% de probabilidade, respectivamente, pelo teste F. Anet = taxa de fotossíntese líquida ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); Gs = condutância estomática ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); C_i = concentração interna de CO₂ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-1}$); E = taxa de transpiração ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); VPD = déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar (*leaf-air* Kpa); e PM = taxa de permeabilidade de membrana (%).

As estimativas de média geral exibidas para condutância estomática (Gs) e concentração interna de CO₂ (C_i) foram mais elevadas no tratamento com temperatura de 30/25°C, ao passo que os tratamentos com temperaturas de 25/20°C, 35/30°C, 40/30°C e 45/30°C proporcionaram médias inferiores, porém semelhantes e em mesmo nível de significância entre si para essas características (Figura 8).

Para a taxa de fotossíntese líquida (Anet), o tratamento com variação de temperatura de 40/30°C resultou em média superior, embora não tenha diferido significativamente de 35/30°C. Por sua vez, o tratamento com os valores de temperaturas de 35/30°C não apresentou diferença estatística em relação a 25/20°C e a 30/25°C. O tratamento com temperaturas de 45/30°C proporcionou média expressivamente inferior e significativamente diversa das demais médias expressas pelas outras faixas de temperaturas (Figura 8).

Para a característica déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar (VPD), a condição de 40/30°C proporcionou a média mais elevada. Nessa característica foi observado um aumento gradativo e significativo das médias oriundas de 25/20°C a 40/30°C, seguido por uma redução em 45/30°C, que foi significativamente inferior quando comparada a 35/30°C e a 40/30°C (Figura 8).

Com relação à taxa de transpiração (E), o tratamento com temperaturas de 25/20°C representou a condição com expressão da menor média, acentuadamente

contrastante para com os demais tratamentos, que apresentaram aumento substancial nas médias para essa característica, com o valor mais expressivo alcançado em 40/30°C, todavia sem diferir estatisticamente das condições de temperaturas de 30/25°C, 35/30°C e 45/30°C (Figura 8).

As trocas gasosas em plantas estão intimamente relacionadas, influenciando diretamente a eficiência do uso da água e a adaptação a diferentes condições ambientais (Cao et al., 2022; Wang et al., 2024). A temperatura supra-ótima impacta negativamente a troca gasosa, particularmente a fotossíntese (Diao et al., 2024). Esse efeito é devido sobretudo à desregulação da condutância estomática e da fotossíntese. Além disso, a redução da condutância do mesófilo e os desequilíbrios no metabolismo do carbono também contribuem para a limitação da troca gasosa (Momayyezi et al., 2022; Zeng et al., 2024).

A análise de variância dos índices de trocas gasosas e da permeabilidade de membranas revelou efeitos altamente significativos para todas as fontes de variação, o que denotam existência de expressivas variações entre os genótipos e às diferenças entre as temperaturas a que foram submetidos.

As médias gerais estimadas para as temperaturas avaliadas em relação à permeabilidade da membrana indicaram que o maior valor ocorreu na faixa de 35/30°C, sem diferença estatística em relação à média expressa pela faixa de 40/30°C, denotando que essas variações de temperaturas favoreceram uma maior permeabilidade de membrana. Por outro lado, as menores médias, correspondentes a uma menor permeabilidade de membrana, foram registradas nas faixas extremas, quais sejam, 25/20°C e 45/30°C (Figura 8).

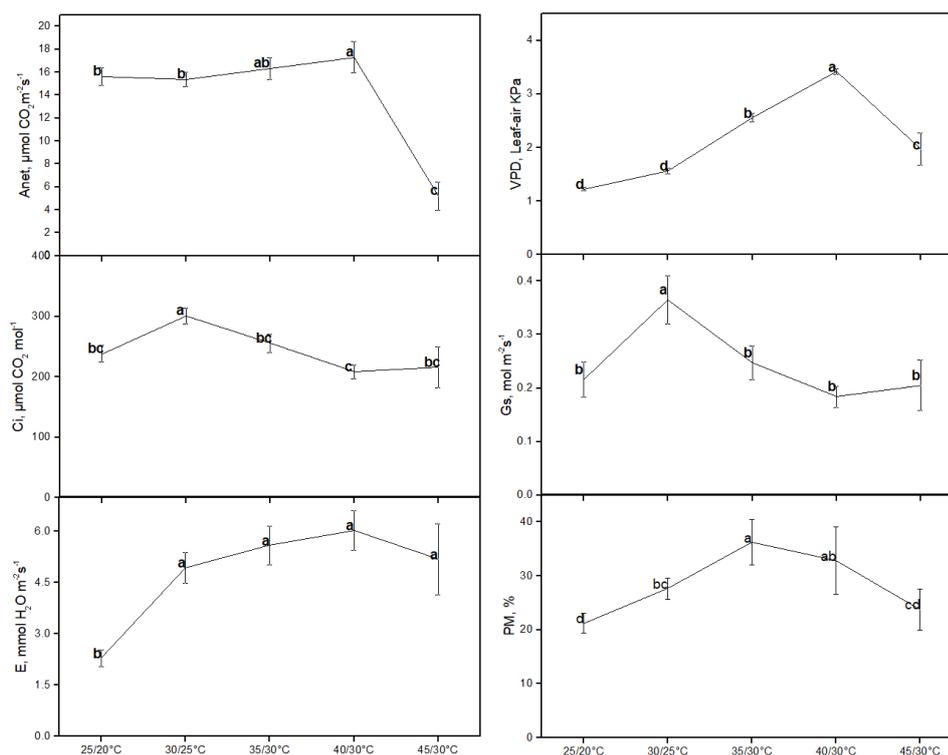


Figura 8. Gráficos representativos da comparação pelo teste Tukey das variações das estimativas de médias gerais para as características relacionadas a trocas gasosas (Anet = taxa de fotossíntese líquida, Gs = condutância estomática, Ci = concentração interna de CO₂, E = taxa de transpiração, e VPD = déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar); e à permeabilidade de membranas (PM) de dez linhagens de milho-pipoca avaliadas em cinco condições de temperaturas impostas.

Considerando a interação significativa entre genótipos e ambientes para as características relacionadas a trocas gasosas, foi avaliado o desempenho de cada linhagem nas diferentes condições térmicas pelo teste Tukey, bem como as diferenças entre as linhagens pelo teste Scott-Knott (Tabela 3).

Na comparação das estimativas da taxa de fotossíntese líquida (Anet) as linhagens L76, L220, L292, L381, L688 e L61 apresentaram as médias mais elevadas e estatisticamente não diferenciadas entre as faixas de temperaturas de 25/20°C a 40/30°C. Embora a L263 também tenha apresentado melhor desempenho na faixa de temperaturas entre 25/20°C a 40/30°C, em 25/20°C não se diferenciou estatisticamente da condição 45/30°C. Para as linhagens L507 e L54 as médias superiores ocorreram no tratamento de 40/30°C, embora não diferindo estatisticamente da imposição de 35/30°C. E, por último, a linhagem L594 apresentou médias mais elevadas nas faixas de temperaturas amenas (25/20°C e 35/30°C), sendo que 35/30°C não apresentou diferenciação estatística da condição 40/30°C (Tabela 3).

Tabela 3. Comparação de estimativas das médias das características relacionadas a trocas gasosas e à permeabilidade de membrana para dez linhagens de milho-pipoca avaliadas em cinco faixas de temperatura diurna/noturna, utilizando teste Tukey para comparação das diferentes condições térmicas para cada linhagem e teste Scott-Knott para comparação das diferenças entre as linhagens dentro de cada condição térmica.

G	Anet									
	25/20°C		30/25°C		35/30°C		40/30°C		45/30°C	
L54	15,86	B a	16,36	B a	17,14	AB b	20,96	A a	5,08	C b
L76	18,93	A a	17,82	A a	20,78	A a	20,98	A a	5,80	B b
L220	13,25	A b	12,64	A b	15,70	A b	13,98	A c	2,63	B c
L292	17,36	A a	17,73	A a	19,05	A a	21,80	A a	6,21	B b
L381	15,38	A b	14,14	A b	14,71	A b	17,18	A b	0,60	B c
L688	17,24	A a	17,01	A a	18,21	A a	19,40	A b	10,59	B a
L263	14,26	AB b	16,11	A b	15,31	A b	17,29	A b	10,07	B a
L507	11,96	BC b	13,14	BC b	16,42	AB b	19,10	A b	9,62	C a
L594	13,22	A b	12,69	A b	9,39	AB c	7,59	B d	0,11	C c
L61	18,66	A a	15,95	A a	16,55	A b	14,68	A c	1,28	B c

G	Gs									
	25/20°C		30/25°C		35/30°C		40/30°C		45/30°C	
L54	0,15	B b	0,50	A a	0,24	B a	0,20	B a	0,28	B b
L76	0,35	AB a	0,52	A a	0,34	AB a	0,26	B a	0,23	B b
L220	0,36	AB a	0,45	A a	0,38	AB a	0,21	B a	0,43	AB a
L292	0,20	B b	0,44	A a	0,27	AB a	0,25	AB a	0,10	B c
L381	0,18	A b	0,25	A b	0,25	A a	0,16	A a	0,05	A c
L688	0,35	AB a	0,48	A a	0,36	AB a	0,24	B a	0,23	B c
L263	0,12	B b	0,33	AB a	0,16	B b	0,14	B a	0,40	A a
L507	0,10	A b	0,17	A b	0,12	A b	0,13	A a	0,29	A b
L594	0,10	A b	0,13	A b	0,10	A b	0,06	A a	0,01	A c
L61	0,25	AB a	0,40	A a	0,26	AB a	0,18	AB a	0,06	B c

G	Ci									
	25/20°C		30/25°C		35/30°C		40/30°C		45/30°C	
L54	218,13	AB a	331,17	A a	241,42	AB a	185,36	B a	343,18	A a
L76	271,56	A a	324,25	A a	267,07	A a	241,05	A a	255,16	A a
L220	297,77	AB a	340,31	A a	313,08	AB a	257,21	AB a	184,68	B b
L292	248,61	AB a	309,46	A a	252,02	AB a	221,66	AB a	146,74	B b
L381	244,98	A a	300,95	A a	267,38	A a	205,36	AB a	92,63	B b
L688	285,05	A a	323,93	A a	288,33	A a	230,25	A a	298,53	A a
L263	201,92	B a	302,15	AB a	239,73	AB a	178,99	B a	345,47	A a
L507	171,39	B a	248,50	AB a	136,09	B a	140,39	B a	315,58	A a
L594	185,17	AB a	206,11	AB a	287,80	A a	179,41	AB a	90,67	B b
L61	259,69	A a	326,66	A a	265,05	A a	245,91	A a	87,97	B b

Tabela 3 – Cont.

G	E									
	25/20°C		30/25°C		35/30°C		40/30°C		45/30°C	
L54	1,82	B a	6,58	A a	5,50	A a	6,21	A a	7,78	A b
L76	3,45	B a	6,16	AB a	7,23	A a	7,99	A a	7,49	A b
L220	3,16	B a	5,72	AB a	7,84	A a	7,14	A a	5,56	AB b
L292	2,42	C a	5,80	ABC a	6,36	AB a	8,39	A a	3,12	BC c
L381	2,16	BC a	3,97	ABC b	5,77	A a	5,46	AB b	1,55	C c
L688	3,07	B a	5,87	AB a	7,31	A a	7,33	A a	6,59	AB b
L263	1,54	B a	4,95	B a	4,15	B b	4,79	B b	10,45	A a
L507	1,27	B a	2,88	B b	3,18	B b	4,80	AB b	7,03	A b
L594	1,35	A a	2,27	A b	2,65	A b	2,27	A c	0,23	A c
L61	2,74	AB a	5,15	AB a	5,88	A a	5,91	A a	2,06	B c

G	VPD									
	25/20°C		30/25°C		35/30°C		40/30°C		45/30°C	
L54	1,25	C a	1,47	BC a	2,56	AB a	3,32	A a	2,76	A a
L76	1,13	B a	1,36	B a	2,35	AB a	3,19	A a	2,28	AB a
L220	1,14	B a	1,43	B a	2,26	B a	3,53	A a	1,41	B b
L292	1,26	C a	1,56	BC a	2,58	AB a	3,32	A a	1,58	BC b
L381	1,27	C a	1,68	BC a	2,52	AB a	3,41	A a	0,82	C b
L688	1,07	B a	1,38	B a	2,23	AB a	3,29	A a	3,12	A a
L263	1,30	C a	1,63	BC a	2,69	AB a	3,43	A a	2,81	AB a
L507	1,31	C a	1,82	BC a	2,87	AB a	3,62	A a	3,11	A a
L594	1,36	C a	1,89	BC a	3,02	AB a	3,77	A a	0,94	C b
L61	1,20	C a	1,46	BC a	2,52	AB a	3,31	A a	0,90	C b

G	PM									
	25/20°C		30/25°C		35/30°C		40/30°C		45/30°C	
L54	14,52	A a	21,34	A b	23,76	A c	18,42	A d	22,29	A b
L76	32,22	A a	23,36	AB b	24,74	AB c	16,00	AB d	12,34	B b
L220	16,46	BC a	33,38	AB a	29,62	BC c	47,30	A b	12,33	C b
L292	19,28	AB a	32,74	A a	32,47	A c	18,47	AB d	14,70	B b
L381	27,48	B a	24,63	B b	52,01	A b	36,02	AB c	19,55	B b
L688	16,23	C a	21,50	BC b	35,85	B c	58,35	A b	18,20	C b
L263	25,69	B a	35,50	B a	42,60	B b	70,98	A a	28,93	B b
L507	18,42	A a	19,85	A b	23,41	A c	13,91	A d	22,60	A b
L594	20,06	B a	29,00	B a	63,73	A a	22,92	B d	37,35	B a
L61	22,32	B a	35,14	AB a	34,17	AB c	26,02	B c	49,76	A a

Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas na horizontal não diferem entre si pelo teste Tukey e minúsculas na vertical não diferem estatisticamente entre si pelo teste Scott-Knott. G = genótipo (linhagem); Anet = taxa de fotossíntese líquida; Gs = condutância estomática; Ci = concentração interna de CO₂; E = taxa de transpiração; VPD = déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar; e PM = permeabilidade da membrana.

Ao se observar a característica G_s , as linhagens L507, L381 e L594 evidenciaram desempenho equitativo em todas as faixas de temperaturas, ao passo que a L688, L292, L76, L54, L220 e L61 apresentaram desempenho superior na condição de 30/25°C. Contudo, para a linhagem L76 essa condição de temperaturas não se diferenciou estatisticamente de 25/20°C, 35/30°C e 45/30°C. Para a L220 e L688, não houve diferenças significativas em relação aos intervalos de temperaturas de 25/20°C e 35/30°C. Da mesma forma, para a L61 não houve diferenças significativas em relação às condições de 25/20°C, 35/30°C e 40/30°C. Por fim, a L263 apresentou estimativa de média superior na faixa de temperaturas de 45/30°C, mas sem se diferenciar estatisticamente da condição de 30/25°C (Tabela 3)

Considerando-se C_i , as linhagens L688 e L76 apresentaram desempenho estatístico não diferenciado em todas as faixas de temperaturas aplicadas. Por outro lado, as linhagens L381, L61, L292 e L220 expressaram estimativas de médias superiores na faixa de 30/25°C, mas sem se diferenciarem estatisticamente das faixas de 25/20°C, 35/30°C e 40/30°C. As linhagens L54, L263 e L507 apresentaram supremacia na imposição de 45/30°C. No entanto, a L54 não expressou médias com diferenças significativas para as faixas de temperaturas de 25/20°C, 30/25°C e 35/30°C enquanto a L263 não se diferenciou significativamente das faixas de 30/25°C e 35/30°C. Por último, a linhagem L507 apresentou desempenho superior em 35/30°C, sem se diferenciar estatisticamente de 30/25°C, e a linhagem L594 se destacou em 35/30°C, mas sem exibir diferenças significativas para as temperaturas de 25/20°C, 30/25°C e 40/30°C (Tabela 3)

No que se refere à taxa de transpiração (E), as linhagens L688, L220 e L61 apresentaram médias mais elevadas na condição de temperaturas de 40/30°C. No entanto, a L688 e a L220 não se diferenciaram estatisticamente para os intervalos de temperaturas de 30/25°C, 35/30°C e 45/30°C. A linhagem L61 também não apresentou diferenças significativas para as imposições de temperaturas de 25/20°C, 35/30°C e 30/25°C. Por sua vez, a L263 e a L507 apresentaram médias superiores na faixa de temperaturas mais elevadas (45/30°C), embora a L507 não tenha expressado diferenciação significativa para com os valores de temperaturas de 40/30°C. A linhagem L54 destacou-se nas temperaturas de 30/25°C e 45/30°C, enquanto a L76 e a L292 apresentaram os melhores desempenhos em 40/30°C, embora sem diferenciação significativa para com os tratamentos de 30/25°C,

35/30°C e 45/30°C. A linhagem L594 apresentou médias similares em todos os tratamentos de temperaturas impostas e a L381 teve a maior média expressa em 35/30°C, embora sem apresentar diferenças estatísticas para com as médias nas variações de temperaturas de 30/25°C e 40/30°C (Tabela 3).

Em relação ao déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar (VPD), todas as linhagens apresentaram maiores expressividades de médias na faixa de temperaturas de 40/30°C. No entanto, as linhagens L54, L76, L688, L263 e L507 não apresentaram diferenças significativas nas faixas de 35/30°C e 45/30°C. Além disso, as linhagens L292, L61, L381 e L594 não apresentaram diferenças significativas em 35/30°C (Tabela 3).

Para a característica de permeabilidade de membrana (PM), as linhagens L54 e L507 foram as únicas que apresentaram desempenho estatisticamente similar em todas as faixas de temperaturas diurnas/noturnas impostas. A linhagem L76 deteve estimativa de média superior em 25/20°C, sem se diferenciar estatisticamente das faixas de temperaturas de 30/25°C a 40/30°C. A L220 foi a linhagem que apresentou média superior em 40/30°C, porém sem expressar diferença significativa de 30/25°C. A linhagem L292 apresentou supremacia de média em 30/25°C, sem haver diferenciação significativa de 25/20°C, 35/30°C e 40/30°C. De forma análoga, a L381 apresentou média superior em 35/30°C, mas sem se diferenciar apenas da faixa de 40/30°C. As linhagens L688 e L61 apresentaram as médias mais elevadas em relação às demais em 40/30°C, enquanto a L594 foi a soberana em 35/30°C. Finalmente, a L61 apresentou estimativa mais vantajada de média em 45/30°C, porém sem diferença significativa das faixas de temperaturas de 35/30°C e 40/30°C (Tabela 3).

No agrupamento das linhagens pelo teste Scott-Knott, para a característica Anet, as linhagens L76 e L292 foram consistentemente reunidas no grupo com estimativas de médias superiores para as faixas de 25/20°C a 40/30°C. A linhagem L688 também se destacou, sendo alocada no grupo de 25/20°C a 35/30°C e em 45/30°C, podendo ser considerada umas das poucas linhagens a apresentar elevada média nessa última condição, juntamente com as L263 e L507 (Tabela 3).

Para Gs, as linhagens L76, L220, L688 e L61 foram classificadas no grupo com médias mais superiores para os tratamentos de 25/20°C a 40/30°C. Por outro lado, as L220 e L263 foram as únicas linhagens a se destacarem em 45/30°C (Tabela 3).

Em alusão às características C_i e VPD, todas as linhagens apresentaram agrupamentos semelhantes nas faixas de temperaturas de 25/20°C a 40/30°C. No entanto, em 45/30°C as linhagens L54, L76, L688, L263 e L507 foram classificadas no grupo com as médias mais expressivas (Tabela 3).

Com relação à taxa de transpiração (E), as L54, L76, L220, L292, L688 e L61 foram as linhagens sistematicamente alocadas no grupo com médias mais elevadas para as condições de 25/20°C a 40/30°C. A linhagem L381 destacou-se para as faixas de temperaturas de 25/20°C e 35/30°C, enquanto a L263 se manteve no grupo com médias superiores em 25/20°C, 30/25°C e 45/30°C, sendo a única deste grupo com supremacia de estimativa de média para a faixa de 45/30°C. Por outro lado, as linhagens L507 e L594 permaneceram inseridas nos grupos com médias inferiores para as faixas de temperaturas de 30/25°C a 45/30°C, sendo superiores apenas a 25/20°C (Tabela 3).

Já para PM, na faixa de temperaturas de 25/20°C, todas as linhagens detiveram resultados estatisticamente semelhantes, não havendo destaque para qualquer genótipo. Na condição de 30/25°C as linhagens L220, L292, L263, L594 e L61 se reuniram no grupo A, de maiores estimativas de médias. Em 35/30°C o grupo com maior média foi composto apenas pela L594, enquanto em 40/30°C unicamente pela L263. Finalmente, na faixa 45/30°C as linhagens L594 e L61 se alocaram no grupo com as maiores médias, destacando-se dos demais genótipos (Tabela 3).

Nesse estudo, os resultados das trocas gasosas em milho-pipoca evidenciam o impacto significativo das variações de temperatura sobre processos fisiológicos cruciais, como a condutância estomática (Gs), a concentração interna de CO_2 (C_i), a taxa de fotossíntese líquida (Anet) e o déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar (VPD). Essas estimativas são diretamente influenciadas por condições ambientais e estão associadas à capacidade adaptativa das linhagens frente ao estresse térmico.

As maiores estimativas de valores associados à condutância estomática (Gs) e à concentração interna de CO_2 (C_i) observadas em 30/25°C indicam que esta faixa de temperatura é mais favorável para o funcionamento estomático e a difusão de CO_2 no interior da folha. Essas condições refletem um ambiente com temperaturas moderadas, em que o equilíbrio entre a demanda evaporativa e o fechamento estomático favorece o funcionamento do metabolismo fotossintético.

Por outro lado, em temperaturas mais altas (35/30°C, 40/30°C e 45/30°C) ou mais baixas (25/20°C), G_s e C_i apresentaram valores reduzidos, indicando menor eficiência na assimilação de carbono e um possível ajuste fisiológico para evitar perda excessiva de água ou danos ocasionados por calor em temperaturas mais altas. Em temperaturas mais baixas (25/20°C) as trocas gasosas são reduzidas devido à menor atividade enzimática, especialmente da RuBisCO, que limita a fixação de CO_2 na fotossíntese. Além disso, o fechamento parcial dos estômatos, causado pela menor demanda evaporativa, reduz a entrada de CO_2 na folha.

Em relação à fotossíntese (A_{net}), a superioridade observada em 40/30°C indica que as linhagens possuem certa tolerância ao aumento de temperatura. No entanto, a queda acentuada da estimativa de A_{net} em 45/30°C reflete o efeito negativo de temperaturas mais elevadas, possivelmente causado por danos ao aparato fotossintético, ocorrendo fechamento estomático mais intenso ou comprometimento das enzimas-chave, como a RuBisCO. Temperaturas extremas podem induzir estresse térmico severo, levando à inibição da fotossíntese líquida, como demonstrado por estudos prévios em milho e outras gramíneas C4 (Doğru, 2021; Liu et al., 2022; Meng et al., 2022). Porém, não houve redução acentuada de G_s nesse trabalho; por conseguinte, a redução proeminente da taxa fotossintética em 45/30°C, mesmo sem um fechamento estomático mais intenso, pode ser explicada por fatores bioquímicos e fisiológicos relacionados ao estresse térmico. Em altas temperaturas, as proteínas envolvidas na fotossíntese, como a RuBisCO, sofrem desestruturação parcial ou inibição de sua atividade, reduzindo a fixação de CO_2 (Qu et al., 2021; Stainbrook et al., 2022). Além disso, o aumento da temperatura acelera a taxa de fotorrespiração, havendo consumo de oxigênio em vez de CO_2 , diminuindo a eficiência do ciclo de Calvin (Cavanagh et al., 2022).

Outro fator importante é o dano potencial aos sistemas fotossintéticos, como o fotossistema II (PSII), que pode ser prejudicado pela dissipação excessiva de energia luminosa em forma de calor. Esse desequilíbrio reduz a capacidade da planta de converter energia luminosa em energia química, comprometendo ainda mais a fotossíntese (Calderon, 2022; Endo et al., 2023). Nesse estudo, foram observados resultados que corroboram com essa hipótese. Por exemplo, o aumento gradual da fluorescência mínima em estado adaptado ao escuro (F_0) até 40/30°C indicou danos estruturais iniciais ao PSII, como a dissociação de proteínas associadas ao complexo e o comprometimento da estabilidade das membranas do

tilacoide. Adicionalmente, a redução dos índices F_v/F_m e QY_{max} em temperaturas mais elevadas, como 40/30°C e 45/30°C, evidenciou uma queda na eficiência fotoquímica máxima, reforçando os efeitos cumulativos do estresse térmico sobre o PSII. Assim, mesmo com os estômatos permanecendo parcialmente abertos, o desempenho fotossintético é severamente impactado pelas limitações bioquímicas e estruturais causadas pelo estresse térmico (Zhang et al., 2023).

O déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar (VPD), com aumento gradual e significativo de 25/20°C até 40/30°C, está relacionado à maior demanda evaporativa do ar em temperaturas mais altas. Isso ocasiona maior perda de água pelas folhas, gerando um gradiente de pressão que pode limitar a abertura estomática e, conseqüentemente, a troca gasosa (Zhang et al., 2023). A redução do VPD em 45/30°C pode ser explicada por um colapso parcial do mecanismo estomático, que tende a restringir as trocas gasosas como resposta de sobrevivência. Essa reação fisiológica é corroborada pela observação de que, nessa faixa de temperatura, a fotossíntese líquida (A_{net}) foi significativamente inferior às demais condições avaliadas, indicando limitações na maquinaria fotossintética. Além disso, a condutância estomática (G_s) apresentou redução em relação às temperaturas consideradas ótimas, como 30/25°C. A diminuição significativa do VPD indica um ajuste adaptativo para reduzir a perda de água, protegendo a planta contra os efeitos prejudiciais do estresse térmico e preservando a homeostase hídrica e metabólica. Esses resultados evidenciam que em situações de altas temperaturas as plantas acionam mecanismos fisiológicos que priorizam a sobrevivência em detrimento do desempenho fotossintético máximo.

A maior permeabilidade de membrana observada nas faixas de temperaturas mais elevadas (35/30°C e 40/30°C) pode ser atribuída ao impacto térmico sobre a estrutura lipídica e proteica das membranas celulares. Em temperaturas mais elevadas, há aumento na fluidez da bicamada lipídica, o que facilita a passagem de substâncias através da membrana (Shourabi et al., 2024). Esse fenômeno é frequentemente relacionado ao aumento da energia cinética das moléculas e a uma possível transição de fase nos componentes lipídicos, resultando em maior permeabilidade (Kulke et al., 2023). No entanto, o mesmo efeito não foi observado em 45/30°C, provavelmente devido à ocorrência de danos severos e irreversíveis à estrutura das membranas celulares nesta faixa de

temperaturas, com a desestabilização da bicamada lipídica e das proteínas ultrapassando o limite de adaptação das células, levando à perda de funcionalidade da membrana em vez de um simples aumento de permeabilidade. Isso significa que, em vez de facilitar a passagem de substâncias, as membranas podem ter sofrido rupturas locais ou alterações drásticas na sua estrutura, comprometendo sua capacidade de manter as funções celulares.

Por outro lado, a menor permeabilidade de membrana registrada na faixa de 25/20°C reflete a estabilidade estrutural típica de temperaturas mais amenas. Nessa condição, a fluidez da membrana é reduzida, mantendo a organização e função seletiva da barreira lipídica. Essa característica pode ser vantajosa em determinados contextos biológicos, como a preservação da integridade celular em ambientes de temperatura moderada (Harayama e Antonny, 2023).

Os resultados indicam que as temperaturas mais elevadas tendem a comprometer a função de barreira da membrana, enquanto temperaturas mais amenas preservam sua integridade. Esse comportamento é consistente com as descrições científicas, que destacam a função das variações térmicas na modulação da permeabilidade de membranas, sendo um fator crucial para a adaptação celular e resposta a estresses ambientais (Niu e Xiang, 2018; Cao et al., 2023; Ifeduba et al., 2024).

A análise de variância conjunta das trocas gasosas e da permeabilidade de membranas revelou efeitos altamente significativos para todas as fontes de variação, indicando ocorrência de variações expressivas entre os genótipos, bem como entre as temperaturas a que foram submetidos. A significância da interação G x A evidencia que as respostas dos genótipos variaram de acordo com as condições térmicas a estes aplicadas.

Os resultados obtidos nesse estudo permitem identificar as melhores e as piores temperaturas para o cultivo das linhagens de milho-pipoca, com base nas expressões das características fisiológicas relacionadas a trocas gasosas avaliadas. De forma geral, as faixas de temperaturas entre 25/20°C e 40/30°C destacaram-se como as mais favoráveis para a maioria das linhagens, considerando-se as estimativas da taxa fotossintética líquida (Anet), da condutância estomática (Gs), da concentração interna de CO₂ (C_i), da taxa de transpiração (E) e do déficit de pressão de vapor (VPD). Mais especificamente,

30/25°C e 35/30°C proporcionaram os resultados mais expressivos, com diversas linhagens atingindo desempenho mais elevado nesses intervalos de temperaturas.

As linhagens, L688, L76, L292, L220 e L61 demonstraram desempenho superior consistente ao longo das faixas de 25/20°C a 40/30°C, evidenciando uma maior adaptabilidade a essas condições. A linhagem L688, por exemplo, apresentou alta eficiência para Anet, Gs e Ci em praticamente todas as temperaturas dessas faixas. A linhagem L594 se evidenciou em 35/30°C e 40/30°C para com permeabilidade de membrana (PM) e VPD, o que sugere uma capacidade de adaptação térmica em condições específicas. Já a temperatura de 30/25°C foi particularmente benéfica para as linhagens L54, L292 e L220, que atingiram desempenhos superiores em variáveis como Ci e E, evidenciando um bom ajuste às condições térmicas intermediárias.

Por outro lado, temperaturas mais elevadas como 45/30°C, foram desfavoráveis para a maioria das linhagens. Apenas algumas, como as L263, L507 e, em menor grau, a L54, conseguiram se destacar para características específicas, como Anet, E e Ci, sugerindo uma maior tolerância relativa dessas linhagens a condições extremas de calor. Ainda assim, o desempenho geral dessas linhagens em 45/30°C foi inferior ao observado em temperaturas mais moderadas.

Outro fator relevante é o impacto do déficit de pressão de vapor (VPD) em temperaturas elevadas. O aumento do VPD pode provocar o fechamento dos estômatos, reduzindo a fotossíntese e a eficiência do uso da água (Gonzalez-Rodriguez et al., 2001; Xue, 2004). Isso foi evidente na linhagem L381, que teve rendimento superior apenas em temperaturas amenas, como 35/30°C. Além disso, em temperaturas extremas, como 45/30°C, mostraram-se particularmente limitantes, com a maioria das linhagens apresentando reduções significativas no funcionamento fisiológico devido às restrições impostas por essas condições térmicas.

Em relação à permeabilidade de membranas (PM), nas temperaturas de 25/20°C todas as linhagens apresentaram desempenho uniforme, sem sinais de suscetibilidade ou extravasamento significativo de eletrólitos. Este resultado indica ser esta a condição mais favorável para o cultivo, proporcionando estabilidade fisiológica e reduzindo os efeitos adversos associados ao estresse térmico. Já na faixa de 30/25°C as linhagens que apresentaram maiores médias – L220, L292, L263, L594 e L61 – podem ser classificadas como de maiores suscetibilidades ou

intolerâncias ao estresse térmico. Apesar disso, o desempenho das demais linhagens foi satisfatório, o que posiciona essa faixa de temperaturas como moderadamente desfavorável, com precaução específica para os genótipos mencionados.

Na faixa de temperaturas 35/30°C apenas a linhagem L594 expressou elevada estimativa de PM, destacando-se por sua sensibilidade nessa condição térmica. A maioria dos genótipos, no entanto, mantiveram bom desempenho, indicando que esta faixa de temperaturas pode ser considerada relativamente favorável para o cultivo, com atenção necessária à linhagem sensível. Por outro lado, as temperaturas mais elevadas, como 40/30°C, mostraram-se desfavoráveis para com as linhagens L220, L688 e L263, que apresentaram estimativas de PM elevadas, demonstrando sê-las sensíveis ao estresse térmico. Esse aumento do extravasamento de eletrólitos compromete os processos fisiológicos, limitando o desempenho das plantas nessas condições térmicas. Esses resultados corroboram com o estudo de Dias et al. (2010), que revelou que em temperaturas acima de 35°C a fluidez da membrana foi alterada, levando ao aumento da peroxidação lipídica, o que resultou em diminuição na seletividade da membrana, caracterizada pelo vazamento aumentado de eletrólitos. De forma ainda mais acentuada, a temperatura de 45/30°C foi considerada sobremaneira desfavorável, com as linhagens L594 e L61 se destacando como as mais sensíveis a esse estresse severo, embora a maior parte dos genótipos tenha enfrentado dificuldades de adaptação.

Resumidamente, os resultados para trocas gasosas confirmam que as faixas de 25/20°C a 40/30°C são as mais adequadas para o cultivo da maioria das linhagens de milho-pipoca, com destaque especial para temperaturas próximas a 30/25°C e 35/30°C. Em contrapartida, temperaturas excessivamente elevadas, como 45/30°C, devem ser evitadas, pois comprometem o funcionamento fisiológico das plantas. Estudos indicam que o crescimento e a respiração das plantas de milho são otimizados em torno de 30°C, enquanto temperaturas acima desse limite podem prejudicar esses processos (Zheng et al., 2018; Walne e Reddy, 2022; Sobejano-Paz et al., 2023). Além disso, temperaturas extremas, como 45°C, podem causar danos significativos ao milho, afetando tanto o crescimento vegetativo quanto o reprodutivo, e resultando em redução drástica do rendimento de grãos (Hatfield e Prueger, 2015; Walne e Reddy, 2022). Essas informações são

essenciais para orientar o manejo térmico e a escolha de ambientes de cultivo, garantindo o melhor desempenho das linhagens avaliadas.

Em relação à permeabilidade de membranas, 25/20°C foi a condição mais favorável, com tendência à uniformidade das médias expressas para todas as linhagens avaliadas. As temperaturas intermediárias, como 35/30°C, podem ser viáveis para a maioria dos genótipos, com atenção às linhagens mais sensíveis. Já as faixas mais altas, especialmente 45/30°C, devem ser evitadas, devido ao impacto negativo severo no desempenho das linhagens. Essas informações são valiosas para o manejo e a escolha de genótipos mais adaptados às condições térmicas predominantes, contribuindo para uma maior eficiência no cultivo.

Em conjunto, os resultados para trocas gasosas e permeabilidade de membranas indicam que as faixas de 25/20°C a 40/30°C são as mais adequadas para o cultivo de milho-pipoca, com destaque para 30/25°C e 35/30°C, por favorecerem as trocas gasosas e minimizarem o estresse térmico. Em 30/25°C as linhagens L220, L292, L263, L594 e L61 apresentaram desempenhos superiores, enquanto em 35/30°C as linhagens L507, L381 e L263 apresentaram-se com maior adaptação. Temperaturas acima de 40/30°C prejudicam a fotossíntese e aumentam a permeabilidade das membranas. Decorrente da ameaça das mudanças climáticas, a seleção de genótipos tolerantes ao estresse térmico, como a L507 e L381, é opção favorável para a inclusão em cruzamentos visando à obtenção de híbridos superiores que garantam maior adaptação do milho-pipoca a climas mais quentes e extremos, assegurando produtividade adequada a essas condições.

5.1.2. Índices de pigmentos e refletância foliar

O conteúdo de clorofila (CHL), de flavonoides (Flav) e o índice nitrogênio-flavonoides (NFI) apresentaram diferenças significativas para todas as fontes de variação. Por outro lado, o teor relativo de antocianina (ANTH) manifestou diferença estatística apenas para a fonte de variação ambiente. Já, com relação às variáveis de refletância – índice de vegetação por diferença normalizada (NDVI) e índice de refletância fotoquímica (PRI) –, seus quadrados médios exibiram estimativas com diferenças significativas para todas as fontes de variação analisadas (Tabela 4).

Os coeficientes de variação experimental (CV%) expressaram-se com valores variando de 18,08% para NDVI a 125,52% para ANTH (Tabela 4).

Tabela 4. Resumo da análise de variância conjunta para índices de pigmentos foliares (CHL, FLV, ANTH e NFI) e refletância foliar (NDVI e PRI) de dez linhagens de milho-pipoca cultivadas em estágio de plântula em câmara de crescimento para cinco imposições de faixas diurna/noturna de temperaturas.

FV	GL	Quadrados Médios							
		CHL	FLV	ANTH	NFI	NDVI	PRI		
Genótipo	9	0,0515 **	0,0904 **	0,0030 ns	3,8446 **	0,0530 **	0,0004 **		
Ambiente	4	0,5387 **	0,0701 **	0,0250 **	21,4652 **	1,7604 **	0,0177 **		
G x A	36	0,0285 **	0,0269 **	0,0033 ns	1,3868 **	0,0272 **	0,0002 **		
Resíduo	135	0,0081	0,0139	0,0040	0,1896	0,0139	0,0001		
Média		0,4372	0,2809	0,0500	1,7130	0,6527	0,0359		
CV (%)		20,5481	41,9582	125,5202	25,4207	18,0772	24,6624		

^{ns} = não-significativo, ** e * = significativos em 1% e 5% de probabilidade, respectivamente, pelo teste F. CHL = teor relativo de clorofila; FLV = teor de flavonoides; ANTH = conteúdo foliar de antocianinas; NFI = índice nitrogênio-flavonoides; NDVI = índice de vegetação por diferença normalizada; e PRI = índice de refletância fotoquímica.

Analisando o desempenho geral das linhagens nas diferentes temperaturas quanto aos índices de pigmentos foliares, observou-se tendência a uma constante para o teor de clorofila (CHL) nas faixas de temperaturas entre 25/20°C e 40/30°C; porém, em 45/30°C houve decréscimo acentuado na estimativa de CHL, gerando uma diferenciação significativa para com os demais tratamentos de temperaturas (Figura 9).

Para o conteúdo de antocianinas nas folhas (ANTH), houve uma tendência de aumento na concentração com o incremento da temperatura entre as faixas de 25/20°C a 35/30°C, porém sem diferença significativa, havendo diminuto decréscimo em 40/30°C, mas ainda assim mantendo-se no mesmo nível de significância das faixas de temperaturas anteriores. Na faixa de 45/30°C houve incremento acentuado na média de ANTH, gerando diferença significativa para com os demais intervalos de temperaturas (Figura 9).

Em relação ao teor de flavonoides (FLV), também foi identificada uma tendência de aumento com a elevação das faixas de temperatura, nesse caso, de 30/25°C para 40/30°C, com essa expressando o maior valor. No entanto, as médias expressas nessas temperaturas se destacaram estatisticamente apenas em relação à média expressa na faixa de 30/25°C (Figura 9).

Para o índice nitrogênio:flavonoides (NFI) houve uma redução nas médias com o aumento da temperatura a partir de 30/25°C, cuja qual não exibiu diferença significativa para com a média expressa em 25/20°C, mostrando tendência a maior expressividade das médias em temperaturas mais amenas. Destaca-se que entre 35/30°C e 40/30°C houve reduzido acréscimo na média, insuficiente para gerar diferença significativa, com estas duas faixas de temperaturas demarcadas estatisticamente como as médias intermediárias (Figura 9).

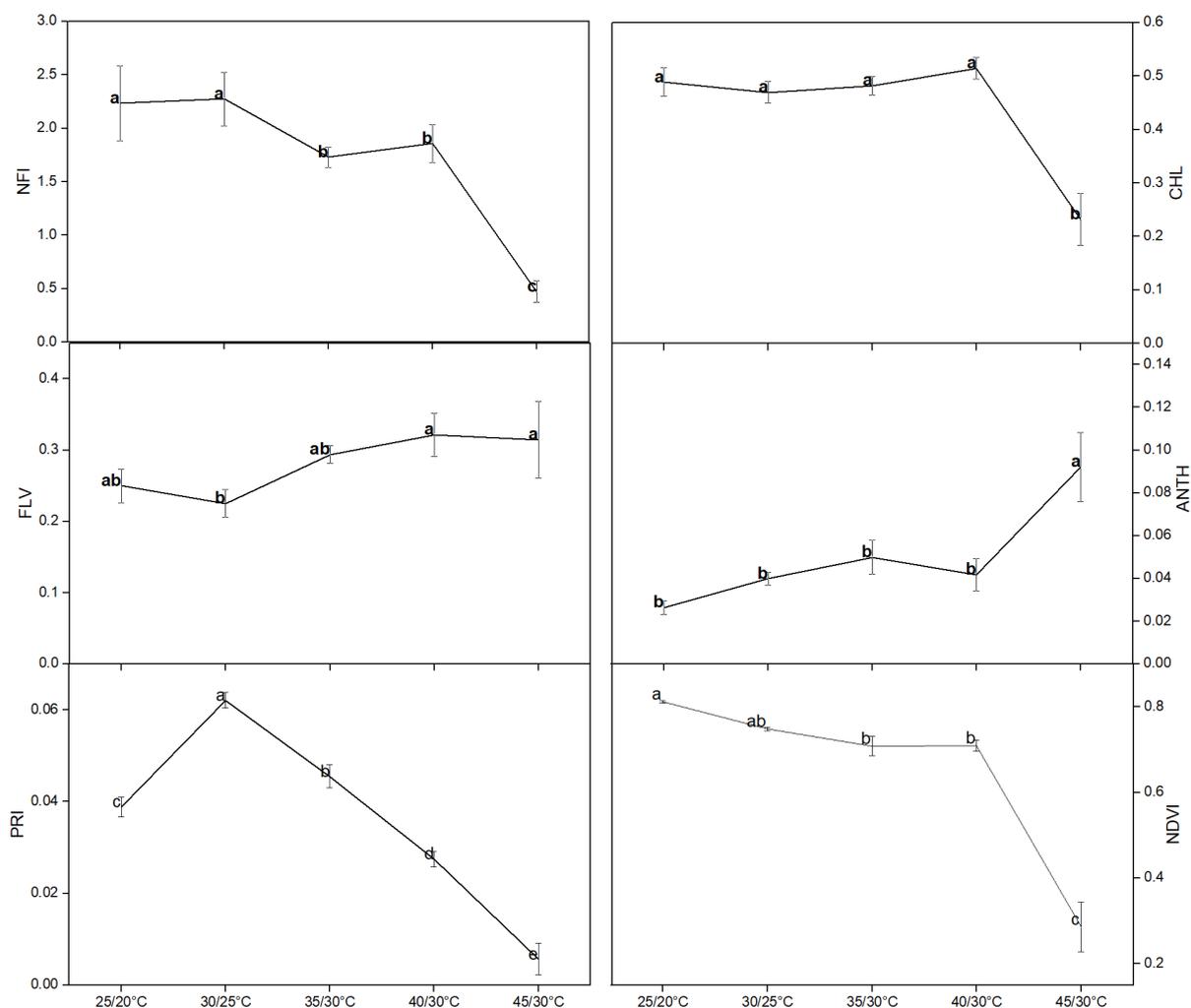


Figura 9. Gráficos representativos da comparação pelo teste Tukey das variações das estimativas de médias gerais para as características de pigmentos foliares (CHL = teor relativo de clorofila, FLV = teor de flavonoides, ANTH = conteúdo foliar de antocianinas, e NFI = índice nitrogênio-flavonoides) e refletância foliar (NDVI = índice de vegetação por diferença normalizada e PRI = índice de refletância fotoquímica) de dez linhagens de milho-pipoca avaliadas em cinco condições de temperaturas impostas.

Considerando-se a média geral das diferentes temperaturas para índices de refletância foliar, detectou-se que a variável PRI apresentou um aumento significativo de 25/20°C para 30/25°C, com subsequentes quedas abruptas gerando diferenças significativas para os intervalos de temperaturas de 35/30°C, 40/30°C e 45/30°C. Às temperaturas de 25/20°C houve estimativa de média inferior à de 35/30°C, mas superior às condições de 40/30°C e 45/30°C (Figura 9).

Em relação a NDVI, assim como ocorreu com NFI, houve uma tendência de redução destas com o aumento da temperatura. As temperaturas mais amenas

proporcionaram médias superiores para ambas as características – 30/25°C para NFI e 25/20°C para NDVI. Ressalte-se a queda abrupta nas médias de ambas as características para o acréscimo de temperatura entre 40/30°C e 45/30°C (Figura 9).

Na comparação das médias das linhagens entre as temperaturas por meio do teste Tukey para o conteúdo de clorofila (CHL), as linhagens L54 e L263 apresentaram desempenhos estatisticamente equivalentes em todas as temperaturas aplicadas. A linhagem L76, em contraste, apresentou melhor desempenho nas temperaturas mais amenas, ou seja, de 25/20°C, mas sem diferenciar significativamente de seu desempenho em 30/25°C. Já a linhagem L594 exibiu média superior nas temperaturas de 40/30°C, com diferença significativa em relação às demais condições de temperaturas impostas. Por sua vez, as linhagens L220, L292, L381, L688, L507 e L61 expressaram médias superiores e equitativas sob o aspecto estatístico nas faixas de temperaturas entre 25/20°C e 40/30°C (Tabela 5).

Tabela 5. Comparação de estimativas das médias das características relacionadas a pigmentos foliares e à refletância foliar para dez linhagens de milho-pipoca avaliadas em cinco faixas de temperatura diurna/noturna, utilizando teste Tukey para comparação das diferentes condições térmicas para cada linhagem e teste Scott-Knott para comparação das diferenças entre as linhagens dentro de cada condição térmica.

G	CHL				
	25/20°C	30/25°C	35/30°C	40/30°C	45/30°C
L54	0,44 A b	0,41 A b	0,43 A a	0,41 A b	0,515 A a
L76	0,69 A a	0,54 AB a	0,49 B a	0,5 B b	0,2075 C c
L220	0,43 A b	0,43 A b	0,44 A a	0,45 A b	0,185 B c
L292	0,44 A b	0,55 A a	0,51 A a	0,47 A b	0,2025 B c
L381	0,44 A b	0,41 A b	0,52 A a	0,52 A b	0,07 B d
L688	0,52 A b	0,53 A a	0,52 A a	0,55 A a	0,315 B b
L263	0,54 A b	0,51 A a	0,47 A a	0,49 A b	0,37 A b
L507	0,51 A b	0,49 AB a	0,58 A a	0,61 A a	0,3275 B b
L594	0,41 B b	0,36 B b	0,39 B a	0,59 A a	0,0000 C d
L61	0,48 A b	0,48 A a	0,47 A a	0,56 A a	0,125 B c

Tabela 5 – Cont.

G	ANTH				
	25/20°C	30/25°C	35/30°C	40/30°C	45/30°C
L54	0,03 B a	0,05 B a	0,04 B a	0,05 B a	0,1938 A a
L76	0,04 A a	0,04 A a	0,05 A a	0,07 A a	0,095 A b
L220	0,02 A a	0,05 A a	0,04 A a	0,03 A a	0,085 A b
L292	0,04 A a	0,06 A a	0,04 A a	0,02 A a	0,035 A b
L381	0,03 A a	0,04 A a	0,03 A a	0,09 A a	0,015 A b
L688	0,02 A a	0,02 A a	0,05 A a	0,02 A a	0,1225 A a
L263	0,01 A a	0,04 A a	0,03 A a	0,03 A a	0,085 A b
L507	0,03 A a	0,04 A a	0,08 A a	0,03 A a	0,0575 A b
L594	0,02 A a	0,03 A a	0,04 A a	0,06 A a	0,095 A b
L61	0,03 A a	0,04 A a	0,11 A a	0,03 A a	0,1375 A a

G	FLV				
	25/20°C	30/25°C	35/30°C	40/30°C	45/30°C
L54	0,3 AB a	0,28 B a	0,31 AB a	0,45 AB a	0,52 A a
L76	0,14 A a	0,14 A a	0,27 A a	0,27 A b	0,325 A b
L220	0,23 A a	0,19 A a	0,2 A a	0,19 A b	0,2725 A b
L292	0,22 A a	0,17 A a	0,29 A a	0,18 A b	0,24 A b
L381	0,22 AB a	0,23 AB a	0,31 A a	0,36 A a	0,0725 B c
L688	0,23 AB a	0,2 B a	0,3 AB a	0,33 AB a	0,44 A a
L263	0,21 B a	0,35 AB a	0,32 AB a	0,32 AB a	0,44 A a
L507	0,43 AB a	0,25 B a	0,31 B a	0,47 AB a	0,56 A a
L594	0,28 A a	0,19 A a	0,3 A a	0,3 A a	0,12 A c
L61	0,26 A a	0,25 A a	0,35 A a	0,35 A a	0,155 A c

G	NFI				
	25/20°C	30/25°C	35/30°C	40/30°C	45/30°C
L54	1,47 A c	1,47 A c	1,42 A b	0,94 A b	1,0118 A a
L76	5,12 A a	3,84 B a	1,93 C a	2,33 C a	0,3235 D b
L220	1,99 A b	2,37 A c	2,33 A a	2,5 A a	0,343 B b
L292	2 BC b	3,35 A a	1,84 C a	2,82 AB a	0,4253 D b
L381	2,04 A b	1,83 A c	1,73 A a	1,7 A b	0,2415 B b
L688	2,23 AB b	2,69 A b	1,83 B a	1,71 B b	0,7208 C a
L263	2,69 A b	1,44 B c	1,52 B b	1,53 B b	0,8553 B a
L507	1,22 AB c	1,93 A c	1,92 A a	1,39 AB b	0,594 B a
L594	1,53 A c	1,91 A c	1,36 A b	1,98 A b	0,0000 B b
L61	2,03 A b	1,92 A c	1,41 A b	1,68 A b	0,2015 B b

Tabela 5 = Cont.

G	NDVI									
	25/20°C		30/25°C		35/30°C		40/30°C		45/30°C	
L54	0,819	A a	0,765	A a	0,723	A a	0,760	A a	0,344	B b
L76	0,792	A a	0,748	A a	0,738	A a	0,637	A a	0,238	B c
L220	0,797	A a	0,730	A a	0,736	A a	0,655	A a	0,171	B c
L292	0,819	A a	0,763	A a	0,756	A a	0,744	A a	0,181	B c
L381	0,808	A a	0,750	A a	0,704	A a	0,721	A a	0,158	B c
L688	0,818	A a	0,744	A a	0,737	A a	0,711	A a	0,470	B b
L263	0,823	A a	0,767	A a	0,744	A a	0,744	A a	0,669	A a
L507	0,812	A a	0,744	A a	0,740	A a	0,746	A a	0,395	B b
L594	0,819	A a	0,743	A a	0,512	B a	0,692	AB a	0,092	C c
L61	0,816	A a	0,730	A a	0,692	A a	0,687	A a	0,133	B c

G	PRI									
	25/20°C		30/25°C		35/30°C		40/30°C		45/30°C	
L54	0,042	B a	0,064	A a	0,051	AB a	0,036	B a	0,018	C a
L76	0,037	BC a	0,055	A a	0,042	AB b	0,021	C a	-0,003	D b
L220	0,037	BC a	0,063	A a	0,049	AB a	0,024	CD a	0,007	D b
L292	0,043	BC a	0,072	A a	0,056	AB a	0,027	CD a	0,016	D a
L381	0,035	B a	0,068	A a	0,049	B a	0,034	B a	-0,006	C b
L688	0,041	A a	0,055	A a	0,047	A a	0,022	B a	-0,002	C b
L263	0,027	B a	0,065	A a	0,040	B b	0,029	B a	0,025	B a
L507	0,038	BC a	0,060	A a	0,052	AB a	0,033	C a	0,007	D b
L594	0,036	B a	0,060	A a	0,028	B c	0,024	B a	-0,004	C b
L61	0,053	AB a	0,061	A a	0,041	BC b	0,026	C a	-0,002	D b

Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas na horizontal não diferem entre si pelo teste Tukey e minúsculas na vertical não diferem estatisticamente entre si pelo teste Scott-Knott. CHL = conteúdo de clorofila; FLV = teor de flavonoides; ANTH = conteúdo de antocianinas; NFI = índice nitrogênio-flavonoides; NDVI = índice de vegetação por diferença normalizada; e PRI = índice de refletância fotoquímica.

À exceção de L54, que apresentou média superior na condição de 45/30°C, todas as linhagens exibiram desempenho semelhante nas temperaturas de 25/20°C a 45/30°C para o conteúdo de antocianinas (ANTH) (Tabela 5).

As linhagens L76, L220, L292, L594 e L51 apresentaram médias estatisticamente semelhantes para teor de flavonoide (FLV) em todas as temperaturas aplicadas. Por outro lado, as L54, L688, L263 e 507 revelaram melhores desempenhos na faixa de temperaturas de 45/30°C. Entretanto, a L54 e a L688 não expressaram médias com diferenças significativas entre 25/20°C, 35/30°C e 40/30°C, assim como a L263 não expressou diferença estatística entre 30/25°C a 40/30°C, e L507 para com os intervalos de 25/20°C a 40/30°C. A

linhagem L381, embora tenha apresentado a maior média em 40/30°C, não expressou diferença significativa para como as médias auferidas nas faixas de 25/20°C, 30/25°C e 35/30°C (Tabela 5).

Para o índice nitrogênio:flavonoides (NFI), as linhagens L76 e L263 tiveram médias superiores para o tratamento de temperaturas de 25/20°C, também com diferenças estatísticas para com as médias produzidas pelas demais temperaturas impostas. As linhagens L292 e L688 expressaram superioridade de médias na condição de 30/25°C, sendo que a L292 não apresentou diferenças significativas para a condição de 40/30°C, o mesmo ocorrendo com a L688 para 25/20°C. Já as linhagens L220, L381, L594 e L61 mantiveram médias altas nas faixas de 25/20°C a 40/30°C, com diferenças estatísticas para as médias da faixa de 45/30°C. A linhagem L507 apresentou sua melhor média nas temperaturas de 30/25°C e 35/30°C, mas sem diferenças significativas em relação a 25/20°C e 40/30°C. A linhagem L54 apresentou desempenho estatisticamente semelhante em todas as temperaturas aplicadas (Tabela 5).

Para as variáveis de refletância foliar, especificamente NDVI, a linhagem L263 apresentou desempenho estatisticamente semelhante em todos os intervalos de temperaturas aplicados. A linhagem L594 exibiu média superior em 25/20°C, mas sem diferenças significativas em relação a 30/25°C e a 40/30°C. Excetuando-se a L263, as demais linhagens apresentaram desempenhos estatisticamente semelhantes nas faixas de 25/20°C a 40/30°C, mas superiores e com diferenças estatísticas às médias expressas pela faixa de temperaturas de 40/30°C (Tabela 5).

Em PRI, todas as linhagens apresentaram melhor desempenho na temperatura de 30/25°C. Contudo, as L54, L76, L220, L292, L688 e L507 não apresentaram diferenças significativas em relação às médias proporcionadas pelas temperaturas de 35/30°C e as L688 e L61 em relação a 25/20°C (Tabela 5).

Na comparação entre linhagens dentro de cada temperatura pelo teste de Scott-Knott para a variável CHL, a linhagem L76 foi a única classificada no grupo com média estatisticamente superior nas temperaturas de 25/20°C. Em 30/25°C, as linhagens L76, L292, L688, L263, L507 e L61 se destacaram. Na faixa de temperaturas de 35/30°C, não houve diferenças significativas entre as médias das linhagens. Para 40/30°C, o grupo com médias superiores foi formado pelas linhagens L688, L507 e L61, enquanto nas temperaturas de 45/30°C, a L54 foi a

única a compor o grupo com a média mais expressiva e estatisticamente diferenciada (Tabela 5).

Em relação a FLV todas as linhagens apresentaram-se estatisticamente similar nos intervalos de temperaturas de 25/20°C a 35/30°C. Nas temperaturas de 40/30°C apenas as linhagens L76, L220 e L292 não se alocaram no grupo com média superior, ao passo que na faixa de temperaturas de 45/30°C, além dessas linhagens, também as L381, L594 e L61 não fizeram parte do grupo soberano (Tabela 5).

Para ANTH, das temperaturas de 25/20°C a 40/30°C, todas as linhagens foram estatisticamente semelhantes em suas médias expressas. Na faixa de temperaturas de 45/30°C as linhagens L54, L688 e L61 foram reunidas no grupo com médias estatisticamente superiores (Tabela 5).

Tratando-se de NFI, apenas a linhagem L76 foi classificada no grupo com média superior, o que ocorreu na faixa de temperaturas de 25/20°C, destacando-se novamente em 30/25°C juntamente com a L292. Em 35/30°C, as linhagens L76, L220, L292, L381, L688 e L507 formaram o grupo com médias superiores e estatisticamente diferenciadas das demais. Nas temperaturas de 40/30°C, apenas as L76, L220 e L292 foram classificadas no grupo com maiores expressões de médias, ao passo que em 45/30°C, as linhagens L54, L263, L688 e L507 foram incluídas no grupo com médias superiormente diferenciadas estatisticamente (Tabela 5).

Em alusão a NDVI, observaram-se resultados estatisticamente iguais entre as faixas de temperaturas de 25/20°C a 40/30°C. Para o tratamento com médias estatísticas dessemelhantes – 45/30°C – o destaque ocorreu para com a linhagem L263, única a compor o grupo superior (Tabela 5).

Para a variável PRI, nas temperaturas 25/20°C, 30/25°C e 40/30°C todas as linhagens apresentaram desempenho estatisticamente semelhantes. Nas temperaturas de 35/30°C as linhagens L54, L220, L292, L381, L688 e L507 se consolidaram no grupo com médias estatisticamente superiores. Em 45/30°C as linhagens L54, L292 e L263 tiveram o resultado superior, se estabelecendo como os genótipos com as maiores médias do grupo (Tabela 5).

A influência das condições térmicas no desempenho fisiológico das plantas foi evidente neste estudo. As temperaturas de 25/20°C e 40/30°C favoreceram a síntese de clorofila e os processos fotossintéticos, enquanto a exposição a 45/30°C

promoveu a degradação da clorofila, possivelmente devido ao aumento na produção de espécies reativas de oxigênio (EROs). Esses compostos prejudicam as membranas tilacoides e comprometem os pigmentos fotossintéticos (Mansoor et al., 2022), evidenciando a sensibilidade das plantas a temperaturas extremas.

Pigmentos como flavonoides e antocianinas desempenham um papel essencial na defesa das plantas, protegendo-as contra radiação UV e estresse oxidativo. Durante a senescência, altos níveis de antocianinas frequentemente coincidem com baixos níveis de clorofila (Li et al., 2017; Cui et al., 2021). Em milho, esses pigmentos indicam respostas ao estresse ambiental e estão associados a maior eficiência no uso de nutrientes (Robles-Plata et al., 2023; Santos et al., 2023). O índice nitrogênio-flavonoides (NFI), por sua vez, tem se mostrado uma ferramenta valiosa para monitorar o equilíbrio entre crescimento e defesa nas plantas, refletindo a capacidade adaptativa vegetal em diferentes condições térmicas (Fan et al., 2022).

Os resultados obtidos demonstraram que temperaturas de 40/30°C e 45/30°C promoveram maior produção de flavonoides, evidenciando seu papel antioxidante em condições de estresse térmico. Esses compostos neutralizam EROs e ajudam a manter a homeostase redox nas células vegetais (Laoué et al., 2022; Shomali et al., 2022; Zhuang et al., 2023). Para as antocianinas, o aumento observado em 45/30°C reforça sua função protetora sob condições adversas, contribuindo para a resiliência dos tecidos fotossintéticos (Dumanović et al., 2021).

O desempenho das linhagens de milho-pipoca variou conforme as condições térmicas, com temperaturas entre 30/25°C e 40/30°C sendo as mais favoráveis para o crescimento e a produção de pigmentos foliares. Linhagens como as L54, L76, L220, L381, L688, L263, L507 e L61 se destacaram nesse intervalo. Temperaturas extremas, como 25/20°C e 45/30°C, foram menos favoráveis. Enquanto 25/20°C favoreceu algumas linhagens, como as L76 e L263, a condição de 45/30°C resultou em estresse térmico elevado, prejudicando processos fisiológicos. No entanto, linhagens como as L263, L688 e L507 demonstraram maior tolerância a essas condições extremas. Assim, as temperaturas intermediárias favorecem o desenvolvimento ideal das linhagens, embora algumas linhagens apresentem diferenciação com maior resistência ao estresse térmico em temperaturas mais altas.

Os resultados do teste Scott-Knott confirmaram que temperaturas intermediárias promoveram maior homogeneidade de desempenho entre as linhagens, enquanto condições extremas geraram maior variabilidade. Em 25/20°C, por exemplo, a maioria das linhagens apresentou tendência à invariabilidade, especialmente em relação ao conteúdo de clorofila (CHL), com as linhagens L54 e L263 expressando resposta regular em todas as condições térmicas, enquanto a L76 se destacou como a melhor no grupo superior para clorofila, embora sem grandes diferenças em comparação com outras temperaturas. Já em 45/30°C, houve acentuada discrepância, com algumas linhagens apresentando bom desempenho, como as L54, L688 e L263, que se destacaram com médias superiores para teor de flavonoides (FLV) e de antocianinas (ANTH), embora esse desempenho não tenha se traduzido em um padrão geral de superioridade entre todas as linhagens, evidenciando o impacto do estresse térmico nas condições mais extremas, com variações marcantes entre as linhagens.

Os resultados dos pigmentos foliares e índices espectrais indicam que faixas térmicas intermediárias, como 30/25°C a 40/30°C, oferecem as melhores condições para o cultivo de milho-pipoca, promovendo o equilíbrio necessário para o crescimento das plantas e a produção de compostos essenciais. Temperaturas como 25/20°C e 45/30°C limitam o desenvolvimento. Esses achados são cruciais para o manejo agrícola em cenários de mudanças climáticas, consubstanciando a importância de se selecionar linhagens adaptadas a condições térmicas específicas. Linhagens como as L263 e L688 se destacaram por sua resiliência, apresentando bom desempenho nas temperaturas intermediárias e superação em condições mais extremas de temperaturas. Essas linhagens demonstram grande potencial adaptativo e podem ser opções viáveis para o desenvolvimento de cultivares mais resistentes a variações térmicas, essencial diante das mudanças climáticas.

5.1.3. Fluorescência da clorofila

Todas as variáveis relacionadas à fluorescência modulada por imagem apresentaram diferenças significativas para as fontes de variação Genótipo, Ambiente e a interação Genótipo *versus* Ambiente (Tabela 6). Em relação ao CV (%) houve variação de 6,67% para QY_{Max} a 133,98% para NPQ_{D3} .

Tabela 6. Resumo da análise de variância conjunta para índices de fluorescência da clorofila de dez linhagens de milho-pipoca cultivadas em estágio de plântula em câmara de crescimento para cinco imposições de faixas diurna/noturna de temperaturas.

FV	GL	Quadrados Médios					
		F _o	QY _{max}	NPQ _{LSS}	NPQ _{D3}	Rfd _{LSS}	F _v /F _m
Genótipo	9	11016,186 **	0,074 **	1,719 **	0,657 **	1,402 **	0,083 **
Ambiente	4	79875,374 **	0,290 **	13,994 **	1,814 **	19,465 **	0,264 **
G x A	36	9242,076 **	0,031 **	1,592 **	0,570 **	0,756 **	0,028 **
Resíduo	135	399,624	0,002	0,384	0,211	0,272	0,003
Média		117,212	0,718	1,255	0,343	1,483	0,646
CV (%)		17,055	6,673	49,374	133,978	35,182	8,117

^{ns} = não-significativo, ** e * = significativos em 1% e 5% de probabilidade, respectivamente pelo teste F. F_o = fluorescência mínima registrada quando todos os centros de reação ativos do PSII estão abertos; QY_{max} = rendimento quântico máximo do PSII em estado adaptado ao escuro; NPQ_{LSS} = *quenching* não-fotoquímico no estado estacionário da fotossíntese adaptada à luz; NPQ_{D3} = *quenching* não-fotoquímico instantâneo durante o período de relaxamento da fluorescência no escuro; Rfd_{LSS} = razão de decréscimo da fluorescência no estado estacionário da fotossíntese; e F_v/F_m = eficiência quântica máxima do PSII.

Considerando-se as variáveis de fluorescência da clorofila para o teste Tukey, para F_o houve aumento nas médias na faixa de 35/30°C a 40/30°C, embora com valores estatisticamente diferenciados entre si, o que significa que houve muita dissipação de energia nessas condições, ou seja, mais energia foi perdida nessas faixas de temperaturas. Em 45/30°C houve decréscimo acentuado, com valor estatisticamente inferior aos das demais condições de temperaturas, indicando que houve menor dissipação de energia nessa condição de maior calor. Nas condições de 25/20°C e 30/25°C não houve diferenças significativas entre si, tendo sido estas as estimativas de médias imediatamente superiores à ocorrida na faixa de 45/30°C (Figura 10).

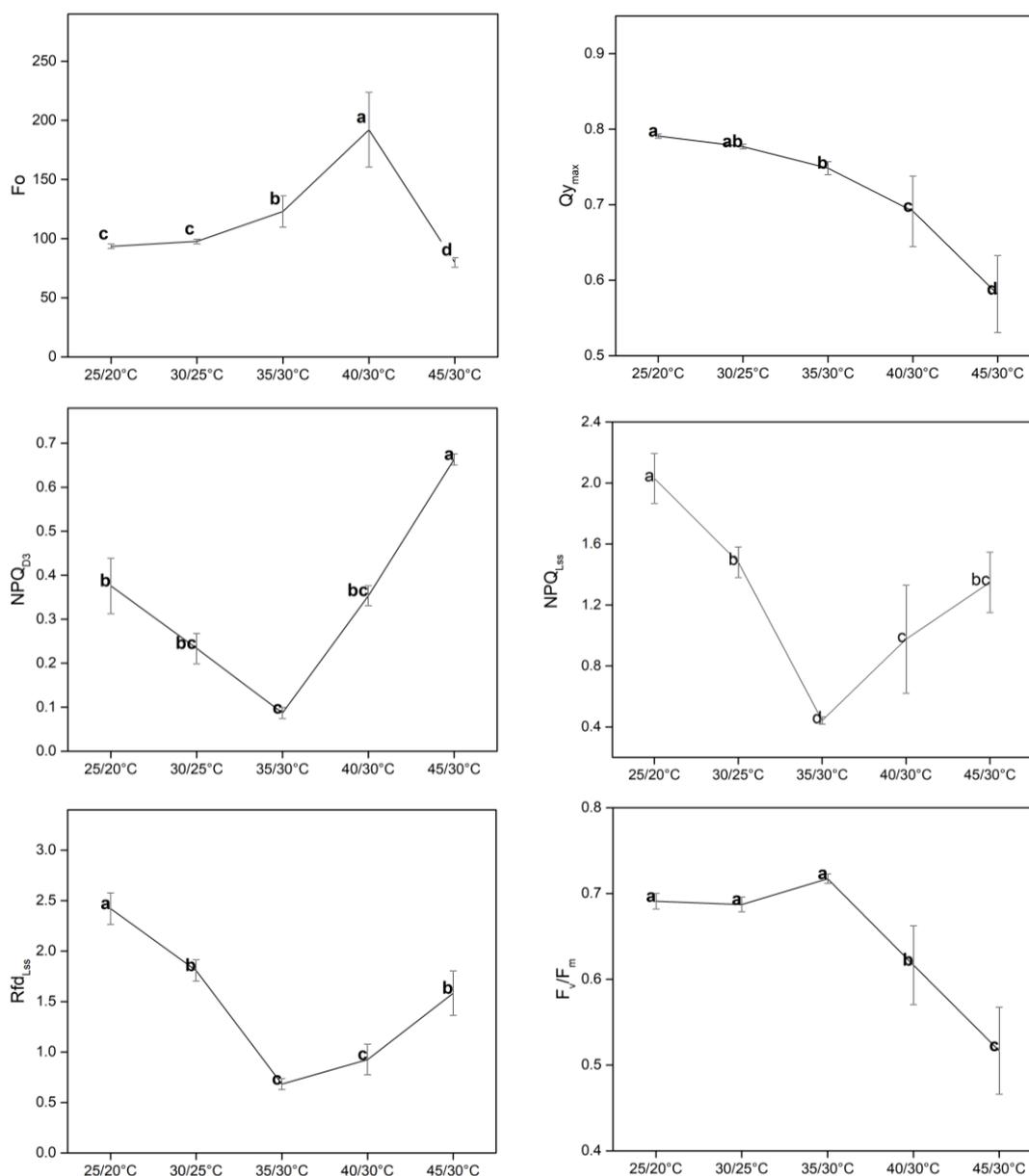


Figura 10. Gráficos representativos da comparação pelo teste Tukey das variações das estimativas de médias gerais para índices de fluorescência da clorofila (F_o = fluorescência mínima registrada quando todos os centros de reação ativos do PSII estão abertos; QY_{Max} = rendimento quântico máximo do PSII em estado adaptado ao escuro; NPQ_{LSS} = *quenching* não-fotoquímico no estado estacionário da fotossíntese adaptada à luz; NPQ_{D3} = *quenching* não-fotoquímico instantâneo durante o período de relaxamento da fluorescência no escuro; Rfd_{LSS} = razão de decréscimo da fluorescência no estado estacionário da fotossíntese; e F_v/F_m = eficiência quântica máxima do PSII) de dez linhagens de milho-pipoca avaliadas em cinco condições de temperaturas impostas.

Em relação a QY_{Max} , houve redução com o aumento da temperatura. As temperaturas de 25/20°C e 30/25°C apresentaram as maiores médias, embora sem diferenciação significativa. Além disso, a condição de 40/30°C apresentou valor de

média inferior às registradas pelas temperaturas anteriores, mas superior à de 45/30°C (Figura 10).

Para NPQ_{D3}, verificou-se tendência de redução de 25/20°C para 35/30°C seguida por aumento progressivo das médias até 45/30°C, cuja qual apresentou estimativa mais expressiva de média como também maior expressão de significância (Figura 10).

Já para NPQ_{LSS}, a maior média ocorreu em 25/20°C, seguida por decréscimos em 30/25°C e em 35/30°C, esta apresentando a menor média; havendo em seguida elevação das estimativas de médias para as temperaturas de 40/30°C e 45/30°C, embora para estas duas últimas não tenha havido diferenciação estatística (Figura 10).

Para a variável F_v/F_m as temperaturas entre 25/20°C e 35/30°C apresentaram as maiores médias, apesar de não serem diferentes estatisticamente de 30/25°C. A partir de 35/30°C houve reduções abruptas nas médias, com queda linear nas faixas de temperatura superiores e com diferenças estatísticas entre si (Figura 10).

A comparação das médias das linhagens entre as temperaturas por meio do teste Tukey caracteriza os valores mais baixos como ideais para a variável F_o , pois indica que há menos energia sendo perdida como fluorescência, o que é o esperado para o desempenho de plantas tolerantes. Para F_o os menores valores foram observados nas temperaturas mais baixas – 25/20°C e 30/25°C – como também na temperatura de 45/30°C (Figura 10). As linhagens L54 e L76 apresentaram as maiores médias em 35/30°C, mas sem diferenças significativas para a condição de 40/45°C. As demais linhagens apresentaram médias mais altas em 40/30°C (Tabela 7).

Tabela 7. Comparação de estimativas das médias das características relacionadas à fluorescência da clorofila para dez linhagens de milho-pipoca avaliadas em cinco faixas de temperatura diurna/noturna, utilizando teste Tukey para comparação das diferentes condições térmicas para cada linhagem e teste Scott-Knott para comparação das diferenças entre as linhagens dentro de cada condição térmica.

G	F _o									
	25/20°C		30/25°C		35/30°C		40/30°C		45/30°C	
L54	92,130	C a	100,480	C a	187,240	A a	144,975	B c	99,625	C a
L76	87,755	C a	90,110	C a	175,725	A a	133,128	B c	80,595	C a
L220	102,488	B a	97,805	B a	94,418	B b	172,933	A b	93,795	B a
L292	84,803	B a	97,390	B a	95,965	B b	161,400	A b	82,495	B a
L381	91,510	B a	91,443	B a	88,605	B b	160,958	A b	75,650	B a
L688	94,140	B a	103,550	B a	100,110	B b	158,740	A b	71,570	B a
L263	89,505	B a	98,560	B a	97,813	B b	156,600	A b	77,423	B a
L507	97,605	B a	91,053	B a	97,938	B b	167,310	A b	76,298	B a
L594	92,770	C a	97,095	C a	187,240	B a	473,183	A a	52,600	D a
L61	102,285	B a	109,065	B a	105,173	B b	191,778	A b	87,805	B a

G	NPQ _{Lss}									
	25/20°C		30/25°C		35/30°C		40/30°C		45/30°C	
L54	1,653	AB b	1,900	A a	0,463	B a	0,803	AB c	1,620	AB a
L76	1,775	B b	1,015	BC a	0,428	C a	3,935	A a	1,560	BC a
L220	1,745	A b	1,283	AB a	0,358	B a	0,428	B c	0,738	AB b
L292	1,525	AB b	1,148	AB a	0,335	B a	0,638	B c	1,933	A a
L381	2,028	A b	1,480	AB a	0,503	B a	0,360	B c	1,030	AB b
L688	3,003	A b	1,688	BC a	0,523	CD a	0,375	D c	2,385	AB a
L263	1,833	A b	1,170	AB a	0,335	B a	0,340	B c	0,533	B b
L507	1,798	A b	1,548	AB a	0,538	B a	1,753	A b	1,945	A a
L594	2,943	A a	1,905	AB a	0,463	C a	0,470	C c	0,750	BC b
L61	2,000	A b	1,673	AB a	0,478	B a	0,655	B c	0,990	AB b

Tabela 7 – Cont.

G	NPQ _{D3}									
	25/20°C		30/25°C		35/30°C		40/30°C		45/30°C	
L54	0,180	AB a	0,373	AB a	0,020	B a	0,253	AB b	0,930	A a
L76	0,508	B a	0,158	B a	0,080	B a	2,370	A a	0,808	B a
L220	0,400	A a	0,230	A a	0,108	A a	0,065	A b	0,603	A b
L292	0,170	B a	0,138	B a	0,105	B a	0,108	B b	1,200	A a
L381	0,453	A a	0,303	A a	0,098	A a	0,083	A b	0,200	A b
L688	0,800	AB a	0,190	B a	0,085	B a	0,063	B b	1,400	A a
L263	0,188	A a	0,148	A a	0,095	A a	0,070	A b	0,378	A b
L507	0,270	A a	0,168	A a	0,118	A a	0,398	A b	0,485	A b
L594	0,513	A a	0,173	A a	0,020	A a	0,049	A b	0,290	A b
L61	0,278	A a	0,458	A a	0,140	A a	0,078	A b	0,340	A b

G	Rfd _{Lss}									
	25/20°C		30/25°C		35/30°C		40/30°C		45/30°C	
L54	2,138	A b	2,350	A a	0,955	B a	1,112	B b	1,595	AB b
L76	2,263	A b	1,323	AB a	0,610	B a	1,458	AB a	1,800	A a
L220	2,123	A b	1,625	AB a	0,540	C a	0,605	C b	0,913	BC b
L292	1,938	A b	1,493	AB a	0,500	B a	0,895	B b	2,370	A a
L381	2,495	A b	1,740	AB a	0,688	C a	0,525	C b	1,240	BC b
L688	3,303	A a	2,125	B a	0,775	C a	0,608	C b	2,803	AB a
L263	2,130	A b	1,495	AB a	0,453	C a	0,458	C b	0,763	BC b
L507	2,065	A b	1,848	A a	0,713	B a	1,983	A a	2,225	A a
L594	3,323	A a	2,183	B a	0,955	C a	0,733	C b	0,960	C b
L61	2,428	A b	1,890	AB a	0,628	C a	0,880	BC b	1,150	BC b

Tabela 7 – Cont.

G	QY _{max}									
	25/20°C		30/25°C		35/30°C		40/30°C		45/30°C	
L54	0,798	A a	0,763	AB a	0,700	BC a	0,733	ABC a	0,640	C a
L76	0,790	A a	0,775	A a	0,740	AB a	0,753	A a	0,658	B a
L220	0,780	A a	0,778	A a	0,760	A a	0,743	A a	0,395	B b
L292	0,805	A a	0,790	A a	0,768	A a	0,748	A a	0,735	A a
L381	0,803	A a	0,793	A a	0,755	AB a	0,755	AB a	0,670	B a
L688	0,788	A a	0,765	A a	0,750	A a	0,740	AB a	0,650	B a
L263	0,793	A a	0,780	A a	0,765	A a	0,748	A a	0,700	A a
L507	0,783	A a	0,775	A a	0,773	A a	0,710	A a	0,698	A a
L594	0,785	A a	0,780	A a	0,700	A a	0,273	B a	0,280	B c
L61	0,785	A a	0,770	A a	0,773	A a	0,713	A a	0,390	B b

G	F _v /F _m									
	25/20°C		30/25°C		35/30°C		40/30°C		45/30°C	
L54	0,703	A a	0,654	AB a	0,691	AB a	0,595	BC b	0,550	C b
L76	0,713	A a	0,699	A a	0,707	A a	0,628	AB b	0,585	B b
L220	0,645	A a	0,704	A a	0,729	A a	0,698	A a	0,348	B c
L292	0,719	A a	0,712	A a	0,735	A a	0,677	A a	0,673	A a
L381	0,731	A a	0,734	A a	0,709	A a	0,726	A a	0,640	A a
L688	0,684	A a	0,664	AB a	0,714	A a	0,708	A a	0,581	B b
L263	0,689	A a	0,704	A a	0,732	A a	0,712	A a	0,652	A a
L507	0,694	AB a	0,679	AB a	0,726	A a	0,522	C c	0,598	BC b
L594	0,646	A a	0,658	A a	0,691	A a	0,242	B d	0,203	B d
L61	0,687	A a	0,663	A a	0,738	A a	0,657	A a	0,339	B c

Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas na horizontal não diferem entre si pelo teste Tukey e minúsculas na vertical não diferem estatisticamente entre si pelo teste Scott-Knott. G = genótipo (linhagem); F_o = fluorescência mínima em estado adaptado ao escuro; QY_{Max} = rendimento quântico máximo do PSII em estado adaptado ao escuro; NPQ_{LSS} = *quenching* não-fotoquímico no estado estacionário da fotossíntese adaptada à luz; NPQ_{D3} = *quenching* não-fotoquímico instantâneo durante o período de relaxamento da fluorescência no escuro; Rfd_{LSS} = razão de decréscimo da fluorescência no estado estacionário da fotossíntese; e F_v/F_m = eficiência quântica máxima do PSII.

A variável NPQ_{LSS} revelou a temperatura de 25/20°C como a condição ótima para as linhagens L220, L381, L688, L263, L594 e L61, mas com as L220, L381 e L61 não se diferenciando estatisticamente de 30/25°C e 45/30°C, assim como a L688 não se diferenciou de 45/30°C, e as L263 e L594 não se diferenciaram em 30/25°C. Já a linhagem L507 apresentou melhor resultado na temperatura de 45/30°C, mas sem se diferenciar estatisticamente das médias proporcionadas pelas temperaturas de 25/20°C, 30/25°C e 40/30°C. A linhagem L54 apresentou melhor resultado na temperatura de 30/25°C, mas sem se diferenciar estatisticamente das médias obtidas com as temperaturas de 25/20°C, 40/30°C e 45/30°C. A linhagem L76, por sua vez, apresentou resultado mais expressivo na temperatura de 40/30°C, ao passo que a L292 apresentou média mais elevada no intervalo de temperaturas de 45/30°C, mas sem se diferenciar de 25/20°C e 30/25°C (Tabela 7).

Com relação a NPQ_{D3} as linhagens L220, L381, L263, L507, L594 e L61 apresentaram médias não diferenciadas estatisticamente em todas as faixas de temperaturas impostas. Já a linhagem L54 apresentou média de maior grandeza nas temperaturas de 45/30°C, mas sem se diferenciar estatisticamente de 25/20°C, 40/30°C e 30/25°C. A linhagem L76 apresentou maior média na faixa de 40/30°C, enquanto 45/30°C forneceu a média mais elevada para a L292. O valor de média mais elevado para a linhagem L688 ocorreu na faixa de temperaturas de 45/30°C, mas sem se diferenciar estatisticamente da média auferida na condição de 25/20°C (Tabela 7).

Para a variável Rfd_{LSS} , as linhagens L292 e L507 foram as de maiores médias nas temperaturas de 45/30°C, embora não havendo diferença estatística para com as médias expressas pelas temperaturas de 25/20°C e 30/25°C. A linhagem L292 também não apresentou diferenciação estatística para com 30/25°C e 40/30°C. As demais linhagens apresentaram o desempenho mais expressivo nas temperaturas de 25/20°C, entretanto, não havendo diferenças estatísticas para com as linhagens L54, L76, L220, L381, L263, L507 e L61 para as temperaturas de 30/25°C, bem como da linhagem L76 para as temperaturas de 40/30°C, e das linhagens L54, L76, L688, L263 e L507 para as temperaturas de 45/30°C (Tabela 7).

Para a variável QY_{Max} , as linhagens L292, L263 e L507 apresentaram médias semelhantes estatisticamente em todas as faixas de temperaturas utilizadas. Entretanto, as linhagens L76, L220, L381, L688 e L61 apresentaram médias superiores na faixa de 25/20°C a 40/30°C. Já a linhagem L594 exibiu média superior nas faixas de 25/20°C a 35/30°C. E, a linhagem L54 conteve média superior nas temperaturas de 25/20°C, todavia sem se diferenciar estatisticamente de 30/25°C e 40/30°C (Tabela 7).

F_v/F_m , medida relacionada à eficiência quântica máxima do PSII, revelou as linhagens L292, L381 e L263 com médias estatisticamente semelhantes em todos os tratamentos de temperaturas aplicadas. As linhagens L76, L220 e L61 apresentaram médias superiores e indiferentes estatisticamente entre as faixas de 25/20°C a 40/30°C; por sua vez, as L54, L688, L507 e L594 tiveram médias superiores e com similitudes estatísticas entre 25/20°C e 35/30°C (Tabela 7).

Na comparação entre linhagens dentro de cada temperatura (Tabela 7), aferida pelo teste Scott-Knott, as variáveis QY_{max} , NPQ_{D3} e F_v/F_m apresentaram, de 25/20°C a 35/30°C, todas as linhagens com médias estatisticamente semelhantes. Para QY_{max} , na temperatura de 40/30°C, também não houve diferenciação significativa entre as linhagens. No entanto, em 45/30°C, as linhagens L54, L76, L292, L381, L688, L263 e L507 foram classificadas no grupo com as médias mais proeminentes. Para NPQ_{D3} , nas temperaturas de 40/30°C, apenas a linhagem L76 se destacou, integrando o grupo com a média soberana. Já em 45/30°C, as linhagens L54, L76, L292 e L688 foram reunidas no grupo com as médias superiores e estatisticamente diferenciadas. Em relação a F_v/F_m , nas temperaturas de 40/30°C, as linhagens L220, L688, L263 e L61 foram classificadas no grupo com estimativas de médias mais elevadas e com diferenciação estatística para com as demais linhagens, enquanto em 45/30°C, apenas as linhagens L263, L292 e L381 destacaram-se com médias estatisticamente diferenciadas e superiores em relação às demais (Tabela 7).

Todas as linhagens apresentaram médias estatisticamente iguais para as variáveis NPQ_{LSS} e Rfd_{LSS} nas temperaturas de 30/25°C e 35/30°C. Para NPQ_{LSS} , nas temperaturas de 25/20°C, a linhagem L594 destacou-se como a única com média superior e estatisticamente desigual. Para essa mesma condição térmica as

linhagens L688 e L594 apresentaram-se superiores estatisticamente para com a variável Rfd_{LSS} . Na faixa de 40/30°C a linhagem L76 destacou-se novamente para ambas as variáveis; entretanto, para Rfd_{LSS} também foi acompanhada pela linhagem L507. Por fim, nas temperaturas de 45/30°C, o grupo de linhagens com médias estatisticamente diferenciadas e superiores para NPQ_{LSS} incluiu as linhagens L54, L76, L292 e L507, enquanto para Rfd_{LSS} as linhagens L76, L292, L688 e L507 formaram o grupo de maiores médias e com diferenciação estatística para com as demais (Tabela 7).

No intento de evidenciar o impacto do aumento da temperatura nos genótipos de milho-pipoca, foram capturadas imagens de fluorescência em folhas de plântulas das linhagens contrastantes L76 e L61, obtidas por meio do fluorímetro modulado *FluorCam* para QY_{Max} (rendimento quântico máximo do PSII em estado adaptado ao escuro), revelando um decréscimo pronunciado na intensidade de emissão de rendimento quântico a partir da exposição às temperaturas de 40/30°C, cuja faixa térmica foi especialmente prejudicial, como demonstrado pelos padrões de coloração mais próximos ao azul (0), que representam expressiva redução na escala de cor (Figura 11). No entanto, na Figura 11J, observa-se que a linhagem L76, em comparação a L61 (Figura 11I), apresentou menor redução na escala de cor, com uma coloração mais próxima ao vermelho (0,5), o que significa maior tolerância daquela às altas temperaturas. Além disso, nas temperaturas entre 25/20°C e 35/30°C não foram observadas reduções significativas na escala de cor, indicando que essas faixas térmicas são menos prejudiciais ao desempenho do QY_{Max} nos genótipos avaliados (Figura 11)

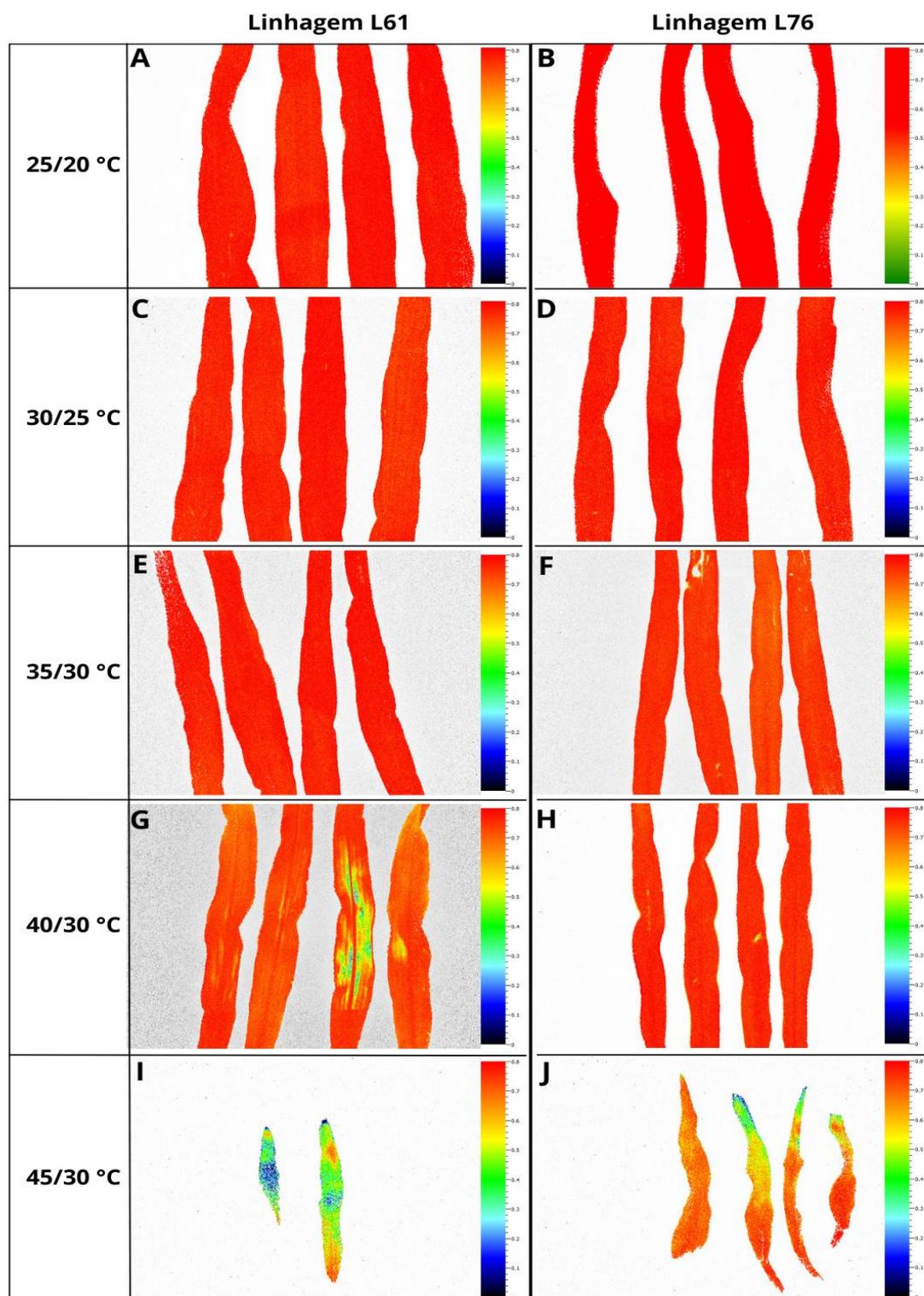


Figura 11. Imagens de fluorescência obtidas por meio do fluorímetro modulado *FluorCam 800 MF* em folhas de plântulas de duas linhagens de milho-pipoca submetidas a temperaturas de 25/20°C (A e B), 30/25°C (C e D), 35/30°C (E e F), 40/30°C (G e H) e 45/30°C (I e J) para a variável $QY_{Máx}$ (rendimento quântico máximo do PSII em estado adaptado ao escuro). A escala de cores à direita de cada imagem representa a intensidade de emissão da variável ao longo do tecido foliar, sendo consideradas maiores emissões quando da alteração da cor vermelha para tonalidade azul.

Os índices relacionados à fluorescência da clorofila são essenciais para averiguar a eficiência fotossintética e o vigor das plantas. Essas estimativas fornecem informações importantes sobre o funcionamento do PSII, permitindo compreender as respostas das plantas a diferentes condições ambientais e suas capacidades de adaptação ao estresse térmico (Robson et al., 2023; Zhuang et al., 2023; Tian et al., 2024).

A fluorescência mínima em estado adaptado ao escuro (F_0) é um índice que reflete a emissão de fluorescência basal quando todos os centros de reação ativos do PSII estão abertos, sem que haja transporte significativo de elétrons. Esse índice aumenta sob estresse térmico devido à inativação dos centros de reação do PSII (Doğru, 2021). Na presente pesquisa, o F_0 apresentou aumento gradual até a faixa de 40/30°C, o que pode ser atribuído a danos estruturais iniciais no PSII, como a dissociação de proteínas associadas ao complexo e o comprometimento da estabilidade das membranas do tilacoide à medida em que ocorria o aumento da temperatura. O subsequente declínio em 45/30°C indica que os danos se tornaram severos e irreversíveis, resultando em colapso funcional dos centros de reação.

O estimador F_v/F_m é amplamente reconhecido como um indicador da eficiência máxima com que a energia luminosa é convertida em energia química no PSII, com isso, quando as plantas são submetidas a condições de estresse, esse índice reduz-se significativamente, indicando danos ao PSII (Sharma et al., 2015; Doğru, 2021). Os maiores valores observados nas temperaturas mais amenas de 25/20°C a 35/30°C indicam que essas condições térmicas são ideais para a estabilidade do PSII, favorecendo sua funcionalidade e eficiência. Por outro lado, o declínio linear de F_v/F_m em temperaturas mais altas, como 40/30°C e 45/30°C, reflete danos cumulativos, como a degradação das proteínas D1, essenciais para o reparo do PSII, e a intensificação da fotoinibição causada pelo acúmulo de espécies reativas de oxigênio (EROs) (Kale et al., 2017). Esses resultados destacam a sensibilidade do PSII a condições de estresse térmico extremo.

O rendimento quântico máximo do PSII em estado adaptado ao escuro (QY_{max}) também proporcionou os melhores resultados nas temperaturas mais baixas, especialmente em 25/20°C, refletindo ser esta a condição térmica mais favorável para o funcionamento do aparato fotossintético. O QY_{max} , que indica a capacidade do PSII de converter energia luminosa em energia química, sofreu redução nas faixas de temperatura mais elevadas, expressando o impacto do

aumento do estresse oxidativo e a diminuição da capacidade de reparo do PSII. Resultados semelhantes foram observados para com os genótipos L76 e L61, que exibiram um decréscimo acentuado de QY_{max} nas temperaturas de 40/30°C e 45/30°C, tendo a linhagem L76 demonstrado maior resistência ao estresse térmico.

Os índices relacionados ao *quenching* não-fotoquímico, como NPQ_{LSS} e NPQ_{D3} , são indicativos dos mecanismos de dissipação de energia luminosa e proteção do PSII contra danos por excesso de luz (Han et al., 2023). O NPQ_{LSS} , que quantifica a dissipação de energia no estado estacionário da fotossíntese adaptada à luz, apresentou os melhores resultados em 25/20°C, reforçando a ideia de que temperaturas mais baixas favorecem um equilíbrio eficiente entre a captura de luz e a dissipação de energia em excesso. Nas temperaturas mais altas, especialmente em 45/30°C, a redução desses mecanismos de dissipação resultou em sobrecarga energética, exacerbando os danos ao PSII, como observado nos resultados de fluorescência modulada por imagem, que evidenciaram reduções nas estimativas de QY_{Max} , caracterizando aumento no nível de dissipação de energia nessas condições térmicas.

Além disso, a razão de decréscimo da fluorescência no estado estacionário (Rfd_{LSS}) revelou-se um indicador importante da eficiência metabólica das plantas em equilíbrio estacionário. Valores elevados em 25/20°C indicam que essa faixa térmica sustenta um metabolismo fotossintético eficiente, enquanto o declínio em temperaturas extremas indica o colapso das vias metabólicas e a incapacidade das plantas de sustentar a fotossíntese em condições de estresse severo (Sharma et al., 2022).

Em conjunto, os resultados evidenciam que as temperaturas moderadas, sobretudo 25/20°C, são fundamentais para a manutenção da funcionalidade e eficiência do PSII, promovendo maior eficiência fotossintética e mínima dissipação de energia. Nessa faixa térmica, as variáveis de fluorescência QY_{Max} e F_v/F_m apresentaram médias elevadas, indicando bom funcionamento das plântulas de milho-pipoca. Já nas temperaturas de 30/25°C e 35/30°C, as plantas ainda mantiveram um desempenho satisfatório, com médias que não diferiram significativamente das condições mais amenas (25/20°C), denotando que essas faixas de temperaturas também são favoráveis ao funcionamento do PSII, embora com uma leve redução na eficiência fotoquímica em comparação às temperaturas mais baixas. Por outro lado, ao se aproximar das temperaturas mais elevadas,

como 40/30°C, houve uma redução mais pronunciada na eficiência fotoquímica, refletida na queda de QY_{Max} e maior dissipação de energia, o que indicou o início do estresse térmico. A temperatura de 45/30°C, no entanto, se mostrou especialmente prejudicial, provocando um decréscimo acentuado na intensidade de fluorescência e uma forte redução na eficiência fotoquímica, comprometendo a função do PSII e os mecanismos de proteção das plantas. Esses resultados assinalam que enquanto as temperaturas moderadas favorecem o desempenho fotossintético, o aumento da temperatura para níveis mais elevados gera danos progressivos, culminando em estresse térmico severo nas condições mais altas, como em 45/30°C.

Nas faixas de temperaturas de 25/20°C a 35/30°C as linhagens L507, L263 e L688 se destacaram, apresentando resultados mais favoráveis para variáveis-chave, como F_v/F_m , com 25/20°C sendo a condição mais promissora para o funcionamento do processo fotossintético. Temperaturas de 30/25°C e 35/30°C também proporcionaram bons desempenhos, com variações mínimas entre as linhagens. A faixa de temperaturas de 45/30°C foi prejudicial para o rendimento de QY_{Max} , enquanto 40/30°C resultou em maior dissipação de energia, destacando-se prejudicial para F_o . As linhagens L292, L381 e L263 apresentaram tendência à regularidade, evidenciando as L76 e L292 como as mais tolerantes a temperaturas mais elevadas. Em geral, as melhores faixas térmicas para o desenvolvimento da maioria das linhagens foram 25/20°C e 30/25°C, com algumas linhagens como as L76 e L292 se destacando em 40/30°C e 45/30°C.

A faixa de 40/30°C, apesar de ainda proporcionar resultados aceitáveis para algumas linhagens em relação a determinadas características, impeliu declínio no desempenho de variáveis importantes, como QY_{Max} . Linhagens, como as L594 e L220, começaram a exibir limitações nessa condição térmica, indicando que esta faixa de temperaturas se aproxima do limiar de estresse por calor. Apesar disso, outras linhagens específicas, como as L507 e L263, mantiveram desempenho razoável neste intervalo de temperaturas, o que denota a maior tolerância destes genótipos a temperaturas mais elevadas.

Na condição de 45/30°C os sinais de estresse térmico foram evidentes para a maioria das linhagens. A eficiência fotossintética foi amplamente reduzida, caracterizada por estimativas significativamente inferiores em relação aos demais intervalos de temperaturas para características como F_v/F_m e NPQ_{Lss} , na

comparação com temperaturas mais amenas. Nessas condições, poucas linhagens, como as L263 e L507, se destacaram. Isso evidencia que essa condição térmica é inadequada para o cultivo da maioria das linhagens, representando um limite crítico para a sobrevivência e eficiência metabólica das plantas de milho-pipoca.

Em síntese, os resultados para fluorescência indicaram que as temperaturas entre 25/20°C e 35/30°C são as ideais para o milho-pipoca, proporcionando condições adequadas para o funcionamento do PSII e da maquinaria fotossintética, enquanto as temperaturas de 40/30°C, embora ainda viáveis, proporcionaram estresse térmico. Por conseguinte, as temperaturas de 40/30°C e, sobretudo 45/30°C, são deletérias ao funcionamento fotossintético, portanto, ao desenvolvimento do milho-pipoca.

Dentre as linhagens avaliadas, algumas se destacaram por suas maiores tolerâncias ao estresse térmico. Neste cenário, as linhagens L292, L263 e L507 detiveram um desempenho consistente nas temperaturas mais elevadas, como em 40/30°C e 45/30°C, evidenciando maior capacidade de manter a eficiência fotossintética e a integridade do PSII. A linhagem L76 também apresentou boa adaptação, especialmente nas temperaturas de 40/30°C. Por outro lado, as L220, L381 e L594 expressaram desempenho superior nas temperaturas mais amenas (25/20°C a 30/25°C), com reduções significativas em condições mais extremas.

No todo, as linhagens L292, L263, L507 e L76 são as mais promissoras para serem incluídas em programas de melhoramento visando a potencializar a tolerância ao estresse térmico, portanto, estratégicas para a geração de híbridos superiores de milho-pipoca para cultivos em condições climáticas mais quentes. Há que se destacar que em trabalhos realizados por Kamphorst et al. (2018b) e Leite et al. (2022), quando da avaliação das linhagens em condição de estresse hídrico, as linhagens L263 e L507 foram classificadas como intolerantes ao déficit hídrico, ao contrário das L292 e L76. Inobstante, do rol de linhagens avaliadas, a linhagem L292 seguida pela L76 foram as que exibiram maior produtividade nas pesquisas de Kamphorst et al. (2018b) e Leite et al. (2022). Isso evidencia estas últimas como portadoras de alelos de interesse para obtenção de genótipos tolerantes não apenas ao calor, mas também à escassez de água no solo.

5.2. Características morfológicas

Nas características de morfologia de parte aérea, observaram-se diferenças significativas para a fonte de variação Genótipo (G), Ambiente (A) e para interação G x A para peso seco de parte aérea (PSA) e área foliar (AF). Ainda, foram constatadas magnitudes relativamente baixas dos coeficientes de variação, os quais expressaram valores de 15,37% para PSA e de 23,62% para AF (Tabela 8).

Dentre as seis características radiculares, excetuando-se ER para a interação G x A, todas as demais expressaram diferença significativa para as fontes de variação. Os coeficientes de variação oscilaram de 15,80% (ER) a 29,92% (RRA) (Tabela 8).

Tabela 8. Resumo da análise de variância conjunta para características da parte aérea (PSA e AF) e da raiz (PSR, AR, ER, CR, VR e RRA) de dez linhagens de milho-pipoca cultivadas em estádio de plântula em câmara de crescimento para cinco imposições de faixas diurna/noturna de temperaturas.

FV	GL	Quadrados Médios									
		PSA	AF	PSR	AR	ER	CR	VR	RRA		
Genótipo	9	0,01464 **	634,30948 **	0,00572 **	783,67366 **	0,24567 **	624085,54967 **	2,37723 **	0,15551 **		
Ambiente	4	0,24188 **	17174,61827 **	0,02230 **	5457,04362 **	1,82769 **	4863676,51054 **	15,87849 **	3,59310 **		
G x A	36	0,00356 **	251,27690 **	0,00082 **	167,22862 **	0,11126 ns	135037,22209 **	0,43291 **	0,08938 **		
Resíduo	135	0,00056	89,56230	0,00015	42,22698	0,08014	39318,37813	0,16015	0,02670		
Média		0,15435	40,05720	0,06444	29,68555	1,79170	880,45895	1,61678	0,54598		
CV (%)		15,37160	23,62555	19,07475	21,89020	15,80052	22,52105	24,75215	29,92956		

^{ns} = não-significativo, ** e * = significativos em 1% e 5% de probabilidade, respectivamente, pelo teste F. PSA = peso seco de parte aérea (mg plântula⁻¹); AF = área foliar (cm²); PSR = peso seco do sistema radicular (mg plântula⁻¹); AR = área de rede (cm²); ER = espessura da rede; CR = comprimento da rede (cm); VR = volume de rede (cm³); e RRA = razão raiz/parte aérea (mg plântula⁻¹).

A representação gráfica da comparação pelo teste Tukey das estimativas de médias gerais das linhagens nas diferentes temperaturas para as características da parte aérea revelam que para PSA (peso seco da parte aérea) houve aumentos nos valores de médias entre 25/20°C e 35/30°C, com diferenciação estatística hierarquicamente crescente nesta ordem, donde se constata, por conseguinte, supremacia em 35/30°C. A partir de 35/30°C os valores declinaram sequencialmente, passando por estimativa estatisticamente semelhante a 25/20°C em 40/30°C. Em 45/30°C constatou-se o decréscimo mais acentuado, com valores estatisticamente inferiores aos das demais condições térmicas (Figura 12).

Para a área foliar (AF) o maior valor e com diferença estatística para com os demais tratamentos foi registrado em 30/25°C. Imediatamente inferior a este valor seguiu-se a média aos 35/30°C. As temperaturas de 25/20°C e 40/30°C apresentaram valores semelhantes estatisticamente entre si, sendo ambos superiores à condição de 45/30°C, que exibiu o menor valor de média geral, também diferenciado estatisticamente (Figura 12).

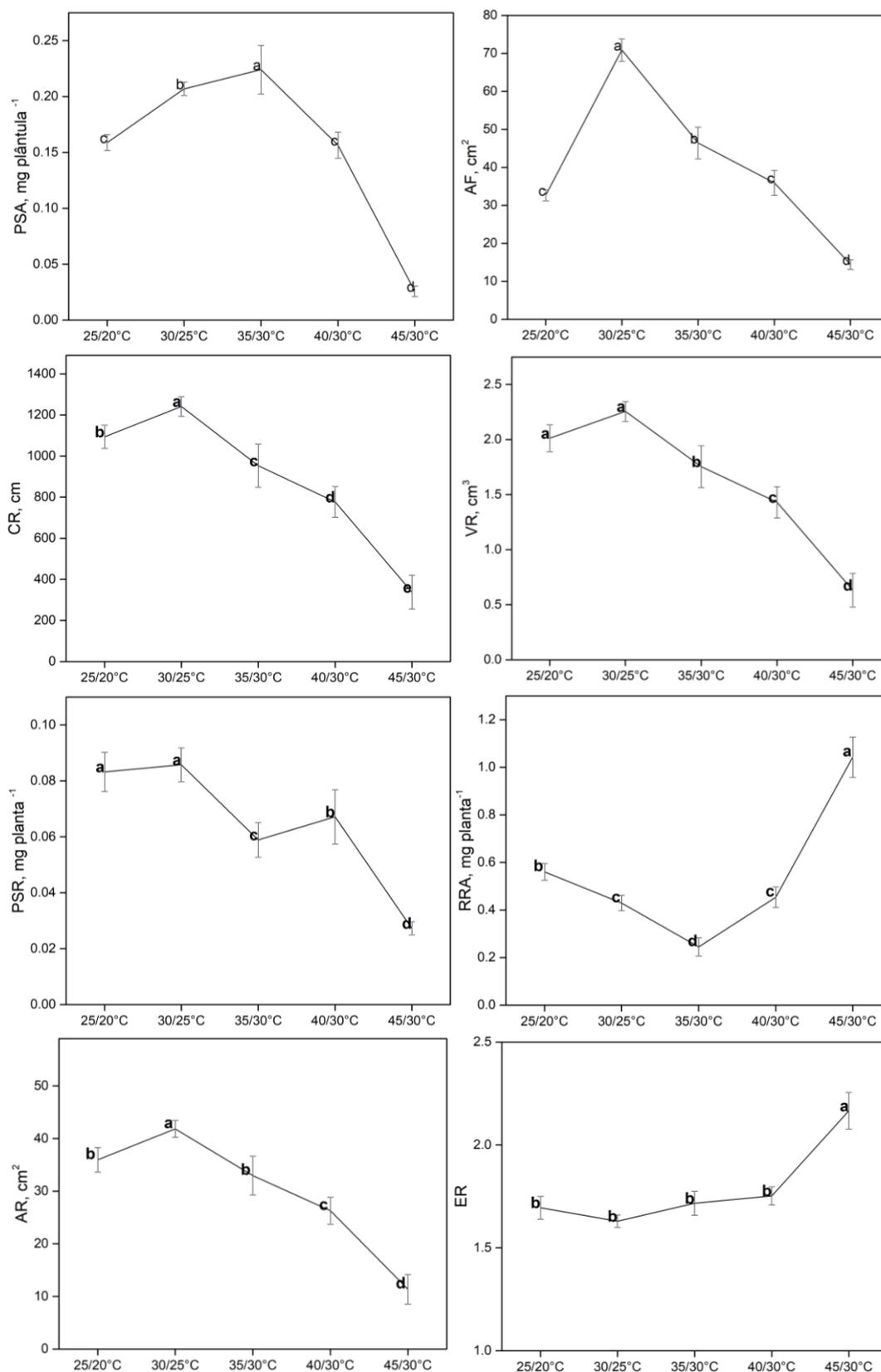


Figura 12. Gráficos representativos da comparação pelo teste Tukey das variações das estimativas de médias gerais para características da parte aérea (PSA e AF) e da raiz (PSR, AR, ER, CR, VR e RRA) de dez linhagens de milho-pipoca avaliadas em cinco condições de temperaturas impostas.

Quanto às características do sistema radicular, CR (comprimento radicular), VR (volume radicular), PSR (peso seco radicular) e AR (área de rede) exibiram comportamentos semelhantes. As maiores médias foram observadas em 30/25°C, sendo que apenas para PSR não houve diferenciação estatística desta faixa para com a condição 25/20°C. A partir de 35/30°C, ocorreu diminuição gradativa e sequencial nos valores das médias, culminando em decréscimo acentuado em 45/30°C, em que se registrou diferença estatística para com as médias das demais condições (Figura 12).

Em contraste, as características RRA (razão raiz/parte aérea) e ER (espessura radicular) apresentaram valores de médias bem mais elevados em 45/30°C e com diferença estatística em relação às demais faixas de temperaturas. Para ER as outras condições térmicas não diferiram entre si. No caso de RRA o maior valor após 45/30°C foi registrado em 25/20°C, seguido por reduções sequenciais até 35/30°C, com diferenças estatísticas entre essas três faixas térmicas mais moderadas. A partir de 35/30°C os valores das médias voltaram a se elevar, sendo que em 40/30°C a estimativa foi estatisticamente semelhante ao observado em 30/25°C (Figura 12).

Na comparação das médias pelo teste Scott-Knott a característica peso seco da parte aérea (PSA) impôs as duas maiores estimativas e com diferenciação estatística para com as demais linhagens para L76 e L381, com valores respectivos de 0,29 e 0,28. Valores menos expressivos para PSA ocorreram quando da exposição das linhagens a 45/30°C (Tabela 9).

Considerando-se a área foliar (AF), a linhagem L220 foi uniformemente superior na faixa de temperaturas de 30/25°C a 40/30°C, diferentemente da L54 e L381, que apresentaram desempenhos mais avantajados em 30/25°C e 35/30°C. As demais linhagens manifestaram estimativas de médias mais elevadas em 30/25°C, porém com as L61 e L263 não expressando diferenças significativas para a condição 35/30°C (Tabela 9).

Com relação às características do sistema radicular, para CR as linhagens L292 e L507 exibiram médias superiores e com supremacia estatística nas faixas de temperaturas de 25/20°C a 40/30°C. Já as linhagens L381, L688 e L594 apresentaram médias mais elevadas nas temperaturas de 25/20°C e 30/25°C,

embora a L381 não tenha expressado diferenciação estatística para com o tratamento de 35/30°C. Em contraste, a L263 foi superior em 25/20°C, mas com igualdade estatística para com as estimativas de médias auferidas nas temperaturas de 30/25°C e 35/30°C. As linhagens L54 e L61 apresentaram médias mais expressivas em 30/25°C, mas com a L54 sem exibir diferença estatística para a condição de 35/30°C, de forma igual ao que correu com a L61 para com os tratamentos de 25/20°C e 35/30°C. A L76 apresentou média superior em 35/30°C, mas sem dessemelhança estatística para com as condições de 25/20°C e 30/25°C. Por fim, a linhagem L220 apresentou média mais expressiva em 30/25°C, todavia, com semelhança estatística para com 35/30°C (Tabela 9).

Tabela 9. Comparação de estimativas das médias de características relacionadas à parte aérea (PSA e AF) e da raiz (PSR, AR, ER, CR, VR e RRA) para dez linhagens de milho-pipoca avaliadas em cinco faixas de temperatura diurna/noturna, utilizando teste Tukey para comparação das diferentes condições térmicas para cada linhagem e teste Scott-Knott para comparação das diferenças entre as linhagens dentro de cada condição térmica.

G	PSA									
	25/20°C		30/25°C		35/30°C		40/30°C		45/30°C	
L54	0,1665	C a	0,2183	B a	0,3075	A a	0,1918	B a	0,0283	D a
L76	0,1810	B a	0,2020	B b	0,2943	A a	0,2013	B a	0,0380	C a
L220	0,1608	B a	0,2083	A b	0,2240	A b	0,1410	B b	0,0320	C a
L292	0,1185	C b	0,2375	A a	0,2043	A b	0,1630	B b	0,0230	C a
L381	0,1620	B a	0,2053	B b	0,2783	A a	0,1578	C b	0,0078	C a
L688	0,1848	B a	0,2350	A a	0,2318	A b	0,1823	B a	0,0420	C a
L263	0,1623	B a	0,1830	A b	0,2188	A b	0,1368	B b	0,0263	C a
L507	0,1803	B a	0,2063	A b	0,2298	A b	0,1705	B a	0,0470	C a
L594	0,1443	A b	0,1858	A b	0,0618	B c	0,0700	B c	0,0045	C a
L61	0,1268	B b	0,1875	A b	0,1900	A b	0,1505	A b	0,0083	C a

G	AF									
	25/20°C		30/25°C		35/30°C		40/30°C		45/30°C	
L54	30,3600	B a	83,2575	A a	70,0575	A a	43,8350	B b	12,2800	C a
L76	34,8225	B a	80,2525	A a	48,4325	B b	43,4400	B b	15,7525	C a
L220	32,8350	B a	58,2075	A b	53,8025	A b	57,8400	A a	18,4750	B a
L292	21,2150	BC a	66,7450	A b	34,6450	B c	27,7425	BC c	10,8450	C a
L381	33,4875	BC a	70,9575	A b	56,3125	A b	33,8450	Bb c	15,3525	C a
L688	32,0725	BC a	67,9625	A b	43,2775	B c	33,6150	BC c	19,2425	C a
L263	32,7775	BC a	68,7725	A b	50,8950	A b	28,4625	Cb c	15,1225	C a
L507	36,5375	BC a	84,3025	A a	45,4375	B b	37,6350	B c	18,8750	C a
L594	38,1675	B a	70,6100	A b	20,6350	B d	20,8300	BC c	6,3900	C a
L61	34,1675	B a	57,6825	A b	40,4500	A c	31,9275	B c	12,2150	C a

Tabela 9 – Cont.

G	CR									
	25/20°C		30/25°C		35/30°C		40/30°C		45/30°C	
L54	892,9250	C b	1.622,9950	A a	1.377,0325	AB a	1.055,1300	BC a	237,3325	D b
L76	1.311,3850	AB a	1.314,7575	AB b	1.486,2800	A a	1.069,1800	B a	1.069,1800	B a
L220	766,9875	BC b	1.210,3475	A b	991,9075	AB b	503,8650	CD b	270,8275	D b
L292	1.050,3050	A b	1.209,5150	A b	863,5975	A b	911,6500	A a	207,7375	B b
L381	1.189,2400	A a	1.237,5950	A b	1.004,5525	AB b	691,4425	B b	284,7700	C b
L688	1.236,5650	A a	1.288,8625	A b	774,6275	B b	616,1575	BC b	280,1525	C b
L263	1.264,2125	A a	1.078,8225	AB b	960,3125	AB b	798,9300	B a	287,1650	C b
L507	1.221,8200	A a	1.177,3925	A b	991,9900	A b	1.003,9100	A a	341,0825	B b
L594	993,2950	A b	1.119,1375	A b	262,9675	B c	374,4225	B b	181,7525	B b
L61	1.008,5700	AB b	1.155,5225	A b	815,6650	AB b	742,2625	B b	216,8125	C b

G	VR									
	25/20°C		30/25°C		35/30°C		40/30°C		45/30°C	
L54	1,8048	B b	2,9150	A a	2,5755	AB a	1,9380	B a	0,4435	C b
L76	2,4688	A a	2,4160	A a	2,6435	A a	1,9778	A a	1,9770	A a
L220	1,3348	AB b	2,0855	A a	1,8205	A b	0,9188	BC b	0,4790	C b
L292	1,5673	A b	2,2930	A a	1,5508	A b	1,5755	A a	0,4083	B b
L381	2,2008	A a	2,2960	A a	1,8118	AB b	1,2508	BC b	0,5373	C b
L688	2,3585	A a	2,3533	A a	1,5050	B b	1,1643	BC b	0,5473	C b
L263	2,3750	A a	2,0240	AB a	1,7530	AB b	1,4688	B a	0,5250	C b
L507	2,3178	A a	2,2650	A a	1,8888	A b	1,9755	A a	0,6685	B b
L594	1,8640	A b	1,8860	A a	0,4938	B c	0,6790	B b	0,3245	B b
L61	1,8275	A b	2,0288	A a	1,4933	A b	1,3503	A b	0,4123	B b

Tabela 9 – Cont.

G	PSR									
	25/20°C		30/25°C		35/30°C		40/30°C		45/30°C	
L54	0,0805	B b	0,0970	B b	0,0920	B a	0,1328	A a	0,0323	C a
L76	0,1183	A a	0,1188	A a	0,0853	B a	0,0935	B b	0,0405	C a
L220	0,0690	AB c	0,0760	A c	0,0460	BC c	0,0523	AB d	0,0263	C a
L292	0,0535	B c	0,0983	A b	0,0488	BC c	0,0495	BC d	0,0288	C a
L381	0,0728	A b	0,0715	A c	0,0635	A b	0,0773	A c	0,0238	B a
L688	0,1245	A a	0,1063	A a	0,0665	B b	0,069	B c	0,0333	C a
L263	0,0783	A b	0,0625	AB c	0,0468	BC c	0,0525	B d	0,0268	C a
L507	0,0883	AB b	0,0905	A b	0,0663	B b	0,0743	AB c	0,0283	C a
L594	0,0668	A c	0,0670	A c	0,0273	B d	0,0183	B e	0,0165	B a
L61	0,0805	A b	0,0698	AB c	0,0468	B c	0,0520	B d	0,0160	C a

G	RRA									
	25/20°C		30/25°C		35/30°C		40/30°C		45/30°C	
L54	0,5493	B b	0,6359	B a	0,2100	C b	0,7010	B a	1,2276	A a
L76	0,6557	B a	0,5881	B a	0,2316	C b	0,5297	BC a	1,2085	A a
L220	0,3883	B b	0,3662	B b	0,1384	B b	0,368	B b	0,8625	A b
L292	0,7185	B a	0,4088	BC b	0,2658	C b	0,3010	C b	1,2247	A a
L381	0,4651	AB b	0,3717	BC b	0,1235	C b	0,5034	AB a	0,7742	A b
L688	0,6838	AB a	0,4215	BC b	0,2502	C b	0,5031	ABC a	0,7948	A b
L263	0,4881	B b	0,3371	B b	0,2003	B b	0,3832	B b	1,0211	A a
L507	0,5378	AB b	0,4476	AB b	0,2422	B b	0,4375	AB b	0,6137	A b
L594	0,4786	BC b	0,3367	BC b	0,5651	B a	0,2349	C b	1,4444	A a
L61	0,6366	B a	0,3811	BC b	0,2197	C b	0,5724	B a	1,2500	A a

Tabela 9 – Cont.

G	AR									
	25/20°C		30/25°C		35/30°C		40/30°C		45/30°C	
L54	30,4525	C b	53,6575	A a	46,6450	AB a	35,4900	BC a	8,0175	D b
L76	44,5900	AB a	45,8925	AB a	51,6950	A a	36,3125	B a	36,3125	B a
L220	23,8400	B b	39,5400	A b	38,5325	A b	17,0675	BC c	8,9100	C b
L292	26,245	B b	42,7275	A b	29,1325	B c	29,9725	B a	7,1075	C b
L381	40,0900	A a	42,1500	A b	33,7700	AB c	23,2425	B b	9,5425	C b
L688	42,4500	A a	43,1375	A b	26,9400	B c	21,1450	BC b	9,3950	C b
L263	42,9825	A a	36,7400	AB b	32,2875	AB c	27,1400	B a	9,4650	C b
L507	41,5950	A a	40,3350	A b	34,1050	A c	35,0575	A a	11,7800	B b
L594	33,6075	A b	36,3025	A b	89,3250	B d	12,4875	B c	5,8600	B b
L61	33,8450	AB b	38,0400	A b	27,5850	AB c	24,9325	B b	7,1950	C b

G	ER									
	25/20°C		30/25°C		35/30°C		40/30°C		45/30°C	
L54	1,5000	B a	1,6025	B a	1,6350	B a	1,6675	B a	2,2500	A a
L76	1,7525	A a	1,6250	A a	1,6725	A a	1,6125	A a	1,6625	A b
L220	1,6425	A a	1,5175	A a	1,6650	A a	1,6150	A a	1,8000	A b
L292	1,6275	B a	1,5700	B a	1,6225	B a	1,7975	AB a	2,1875	A a
L381	1,8300	AB a	1,6950	B a	1,7825	B a	1,6725	B a	2,3450	A a
L688	1,6750	A a	1,8275	A a	1,6550	A a	1,8550	A a	1,9850	A b
L263	1,7500	B a	1,6075	B a	1,5450	B a	1,8600	B a	2,4850	A a
L507	1,6025	AB a	1,5300	B a	1,5750	B a	1,6725	AB a	2,1375	A a
L594	1,4850	C a	1,5800	BC a	1,8350	BC a	2,0550	AB a	2,5500	A a
L61	2,0825	A a	1,7350	A a	2,1775	A a	1,7200	A a	2,2525	A a

Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas na horizontal não diferem entre si pelo teste Tukey e minúsculas na vertical não diferem estatisticamente entre si pelo teste Scott-Knott. G = genótipo (linhagem); PSA = peso seco de parte aérea (mg plântula⁻¹); AF = área foliar (cm²); CR = comprimento da rede (cm); VR = volume de rede (cm³); PSR = peso seco do sistema radicular (mg plântula⁻¹); RRA = razão raiz/parte aérea (mg plântula⁻¹); AR = área de rede (cm²); e ER = espessura da rede (n/n).

Em alusão à característica VR, apenas a linhagem L76 apresentou médias com semelhança estatística em todos os tratamentos. Já as L292, L507 e L61 tiveram desempenho superiormente destacado nas temperaturas de 25/20°C a 40/30°C. As linhagens L381, L688 e L594 apresentaram médias mais avantajadas nas faixas de temperaturas de 25/20°C e 30/25°C, embora a L381 tenha se expressado com semelhança estatística para com a condição de 35/30°C. A Linhagem L54 apresentou média mais elevada em 30/25°C, embora sem haver diferenciação estatística para com 35/30°C. A L220 exibiu superioridade da média nas temperaturas de 30/25°C, mas sem haver diferenças estatísticas em relação a 25/20°C e 35/30°C. A linhagem L263, por sua vez, deteve médias superiores em 35/30°C e 25/20°C, porém sem apresentar diferenças estatisticamente detectáveis em nível de 5% de probabilidade para com as condições de 30/25°C e 35/30°C (Tabela 9).

Analisando-se PSR, a linhagem L381 revelou médias avantajadas e com ausência de diferença estatística entre as faixas de temperaturas de 25/20°C a 40/30°C. A linhagem L54 deteve média estatisticamente superior em 40/30°C, enquanto as L220, L292 e L507 expressaram médias diferenciadas em 30/25°C, todavia, com L220 e L507 sem se distinguirem estaticamente para com as médias expressas nas temperaturas de 25/20°C e 40/30°C. Por seu turno, as linhagens L263 e L61 foram superiores na condição de 25/20°C, mas sem se diferenciarem estatisticamente quando da imposição de 30/25°C (Tabela 9).

Para a característica RRA, todas as linhagens avaliadas apresentaram médias mais avantajadas em 45/30°C, embora as L381 e L688 não tenham se diferenciado significativamente em relação a 25/20°C e 40/30°C; de forma igual, a L507 não apresentou diferença significativa para com as médias auferidas em 25/20°C, 30/25°C e 40/30°C (Tabela 9).

Quanto a AR, a linhagem L507 apresentou médias superiores e destacadas, estatisticamente, nas faixas de temperaturas de 25/20°C a 40/30°C. As linhagens L381, L688 e L594, por seu turno, exibiram médias superiores nos tratamentos mais amenos, de 25/20°C a 30/25°C, embora a L381 tenha expressado ausência de diferenciação estatística para com a condição de 35/30°C. As linhagens L54, L292 e L61 apresentaram temperaturas superiores em 30/25°C, sendo que a L54 não se diferenciou do tratamento de 35/30°C, o mesmo ocorrendo com a L61 em relação às temperaturas de 25/20°C e 35/30°C. A linhagem L263

apresentou média mais avantajada em 25/20°C, mas sem distinção significativa das estimativas de médias expressas nas temperaturas de 30/25°C e 35/30°C. Por fim, a linhagem L76 apresentou média mais elevada na faixa de temperaturas de 35/30°C, entretanto inexistindo dessemelhança estatística para com os tratamentos de 25/20°C e 30/25°C (Tabela 9).

No que se refere a ER, as linhagens L76, L220, L688 e L61 apresentaram resultados semelhantes sob o aspecto estatístico em todas as faixas de temperaturas. As demais linhagens demonstraram média superior no tratamento de 45/30°C, entretanto, houve as seguintes semelhanças estatísticas entre médias expressas pelas seguintes linhagens nas determinadas condições de temperaturas: L292 para com 40/30°C, L381 em relação a 25/20°C, L507 para com 25/20°C e 40/30°C, e L594 em relação a 40/30°C (Tabela 9).

Em relação às diferenças entre linhagens para cada faixa de temperatura avaliada, utilizando a premissa do teste Scott-Knott, em PSA as linhagens L54, L76, L220, L381, L688, L263 e L507 compuseram o grupo superior na faixa de temperaturas de 25/20°C. Em 30/25°C, as linhagens que constituíram o grupo com supremacia de médias foram as L54, L292 e L688. Na faixa 35/30°C, a L54 juntamente com as L76 e L381 formaram o grupo com médias superiores destacadas, estatisticamente, ao passo que em 40/30°C o grupo soberano foi constituído pelas linhagens L54, L76, L688 e L507. Já na faixa 45/30°C não houve diferenciação estatística detectada entre as linhagens, com todas exibindo desempenho superior (Tabela 9).

Para a característica AF todas as linhagens expressaram superioridade em 25/20°C sem haver diferença significativa entre si, similar à condição 45/30°C, em que todas as linhagens também fizeram parte do grupo superior. Já em 30/25°C, apenas L54, L76 e L507 foram as linhagens superiores. Em 35/30°C, o destaque ocorreu para com a L54, enquanto em 40/30°C sobressaiu-se a linhagem L220 (Tabela 9).

Analisando-se em conjunto as características AR e CR, os resultados destacaram as linhagens L76, L381, L688, L263 e L507 na condição de 25/20°C, já em 30/25°C para AR as linhagens L54 e L76 foram superiores; e, em CR, apenas a L54 se sobressaiu nessa condição. Para ambas as características, em 35/30°C as linhagens que se sobressaíram foram as L54 e L76, ao passo que em 40/30°C

isso ocorreu com as L54, L76, L292, L263 e L507; e, em 45/30°C apenas a L76 se evidenciou (Tabela 9).

Para a característica VR a condição de 25/20°C propiciou às linhagens L76, L381, L688, L263 e L507 se consolidarem no grupo com médias superiores e significativamente diferentes para com as demais linhagens. Já em 30/25°C todas as linhagens compuseram um único grupo. Em 35/30°C, as linhagens L54 e L76 se sobressaíram, enquanto em 40/30°C além destas, fizeram parte do grupo superior as linhagens L292, L263 e L507. Por fim, em 45/30°C apenas a linhagem L76 se destacou (Tabela 9).

Analisando-se PSR os resultados distinguiram as linhagens L76 e L688 por suas estimativas de médias mais expressivas nas temperaturas de 25/20°C e 30/25°C. Para 35/30°C as linhagens de destaque no grupo com as médias mais proeminentes foram L54 e L76. Em 40/30°C apenas a L54 se consagrou, ao passo que em 45/30°C não houve diferenciação estatística entre as linhagens (Tabela 9).

Ao se observar a característica RRA na condição de 25/20°C, percebe-se que o grupo superior foi composto pelas linhagens L76, L292, L688 e L61. Para a faixa de temperaturas de 30/25°C as linhagens L54 e L76 foram as de médias estatisticamente mais proeminentes, enquanto em 35/30°C o destaque recaiu apenas para com a L594. Em 40/30°C as linhagens L54, L76, L381, L688 e L61 foram as que compuseram o grupo com médias superiores; e, em 45/30°C as expressões de destaques recaíram para com as linhagens L54, L76, L292, L263, L594 e L61 (Tabela 9).

Por derradeiro, em alusão a ER, de 25/20°C a 40/30°C inexisteu diferença estatisticamente detectável entre as linhagens. Em contraste, em 45/30°C as linhagens L54, L292, L381, L263, L507, L594 e L61 foram classificadas no grupo com as médias mais proeminentes (Tabela 9).

Os resultados das características morfológicas indicam que as temperaturas aplicadas influenciaram de maneira significativa o desenvolvimento tanto da parte aérea quanto do sistema radicular. Em relação à parte aérea, a maior média de PSA foi observada na condição térmica de 35/30°C, sugerindo que essa faixa de temperaturas proporcionou um ambiente mais favorável para o crescimento foliar. Temperaturas moderadas, como 35/30°C, favorecem o equilíbrio entre a fotossíntese e a transpiração, otimizando o desenvolvimento das folhas. Por outro lado, a menor média observada em 45/30°C indica que

temperaturas mais altas podem causar estresse térmico, prejudicando o desenvolvimento foliar, provavelmente devido ao aumento da taxa de evaporação e à diminuição da eficiência fotossintética. Karim et al. (2000) também relataram menor crescimento e maior redução da área foliar em milho comum sob temperatura de 42°C, destacando os impactos adversos do calor excessivo no desenvolvimento das plantas.

Quanto à área foliar (AF), a maior estimativa foi registrada na faixa de 30/25°C, indicando que essa condição térmica favoreceu a expansão foliar, possivelmente por propiciar um ambiente ideal para o funcionamento da fotossíntese e o crescimento celular. Comparando com a faixa de 40/30°C, temperaturas moderadas não proporcionaram o melhor desempenho para a parte aérea, uma vez que os resultados obtidos em 40/30°C foram semelhantes aos de 30/25°C, embora com valores ligeiramente inferiores para AF. Em contraste, a faixa de 45/30°C demonstrou ter efeito prejudicial ao desenvolvimento das plantas, reforçando o impacto negativo do calor excessivo sobre o crescimento foliar.

Em relação ao sistema radicular, características como VR e AR são importantes indicadores de uma rede radicular robusta e bem desenvolvida, sendo influenciadas por situações de estresse térmico (Hostetler et al., 2024). Os resultados indicaram que as médias mais baixas para essas características foram observadas na faixa de temperaturas mais amenas (25/20°C), caracterizando que temperaturas muito baixas restringem o crescimento das raízes, provavelmente devido à redução da atividade enzimática e dos processos metabólicos. No entanto, para as variáveis CR e VR, os resultados foram mais semelhantes entre as condições térmicas, exceto pelas médias superiores observadas nas faixas de 25/20°C e 30/25°C, o que denota que temperaturas ligeiramente mais amenas favorecem o crescimento radicular. Isso pode ser atribuído ao fato de que em condições moderadas de temperatura o sistema radicular consegue explorar melhor o solo em busca de água e nutrientes (Clark et al., 2023).

Quanto à característica peso seco do sistema radicular (PSR), as maiores médias ocorreram na faixa de temperaturas de 30/25°C, caracterizando a condição térmica moderada como favorável à acumulação de biomassa no sistema radicular. De forma análoga, o comprimento das raízes (CR) apresentou o maior valor médio também na faixa de 30/25°C, com valores ainda significativos em 25/20°C e 35/30°C. Esse padrão evidencia que temperaturas moderadas também promovem

o crescimento radicular, otimizando a absorção de água e de nutrientes. Contudo, na condição de 45/30°C, ambas as características apresentaram acentuada redução, com médias significativamente inferiores às demais faixas de temperaturas, indicando que o estresse térmico severo compromete o crescimento e a acumulação de reservas no sistema radicular.

RRA revelou um comportamento decrescente até a faixa de 35/30°C, seguido por um aumento acentuado nas temperaturas de 45/30°C, em que foram observados os maiores valores médios para esta característica. Esse padrão caracteriza que sob condições de estresse térmico elevado o sistema radicular pode responder de forma adaptativa, aumentando a relação raiz/parte aérea para priorizar a captação de água e nutrientes. Isso pode estar associado a um mecanismo de sobrevivência das plantas, em que o investimento no crescimento relativo das raízes se intensifica em temperaturas mais elevadas para compensar os impactos negativos do calor excessivo sobre a parte aérea (Lima et al., 2021).

Tem-se, pois, que faixas térmicas moderadas são mais favoráveis ao crescimento foliar e radicular, enquanto temperaturas extremas, tanto altas quanto baixas, prejudicam o desenvolvimento e a eficiência dos processos fisiológicos das plantas. Temperaturas baixas, à exemplo de 25/20°C, não favorecem a expansão adequada do sistema radicular, resultando em menores valores para peso seco e comprimento da raiz (PSR e CR), além de menor área de rede radicular (AR). Por outro lado, temperaturas mais altas, como 45/30°C, causam estresse térmico, comprometendo o desempenho radicular, especialmente na formação de raízes saudáveis.

A faixa de 30/25°C se destacou como uma das mais favoráveis para cultivo, apresentando as maiores médias de PSA para as linhagens L61, L688, L220, L292 e L594, indicando tratar-se de ambiente idealmente qualificado para o desenvolvimento da parte aérea. Nessa faixa também se observou a maior média geral de área foliar, com destaque para as linhagens L54, L76 e L507, que superaram as demais. Além disso, a extensão foliar foi mais vantajada nessa condição térmica para a linhagem L688, demonstrando seu favorecimento para o melhor desempenho. Isto posto, essa faixa térmica intermediária, sem temperaturas extremas, oferece condições ótimas para o crescimento das plantas de milho-pipoca.

A condição de 35/30°C também se mostrou favorável, registrando as maiores médias gerais de PSA, com destaque para as linhagens L54, L76, L381 e L507, indicando que essa faixa térmica ainda é adequada para o crescimento vegetativo. Para AF, as linhagens L54 e L381 apresentaram o melhor desempenho nesta faixa de 35/30°C, ratificando que embora menos ideal que as temperaturas intermediárias, esta condição térmica ainda pode ser vantajosa para algumas linhagens.

Por outro lado, a faixa de 40/30°C, embora menos eficiente do que 30/25°C e 35/30°C, mostrou-se aceitável para o cultivo. Para PSA, a média foi intermediária, com a L220 se destacando para AF. Esses achados corroboram estudos que evidenciam a redução da área foliar devido ao estresse térmico prolongado, como o de Rashid et al. (2023), o que impacta negativamente a fotossíntese. Contudo, algumas limitações começaram a surgir, especialmente para linhagens mais sensíveis, que apresentaram desempenho reduzido.

Em contraste, as temperaturas extremas, como 45/30°C, mostraram-se prejudiciais para todas as características. Nessa condição, a menor média geral de PSA foi registrada, indicando restrições severas ao desenvolvimento da parte aérea. Similarmente, a menor média de AF também foi observada nessa faixa, sem diferenças significativas entre as linhagens.

A faixa de 25/20°C, embora menos prejudicial do que 45/30°C, também apresentou limitações, com resultados para PSA e AF semelhantes aos de 40/30°C, mas com desempenho inferior em comparação às faixas intermediárias.

5.3. Implicações para o melhoramento do milho-pipoca

As estimativas dos índices relacionados às trocas gasosas, quais sejam, permeabilidade de membranas, teores de pigmentos, fluorescência da clorofila e características morfológicas de milho-pipoca indicam uma forte interação entre as temperaturas e as respostas fisiológicas e morfológicas das linhagens. Esse conhecimento é fundamental para o desenvolvimento de genótipos mais resilientes ao estresse térmico, essencial em um cenário de mudanças climáticas, em que temperaturas extremas tendem a se tornar mais frequentes e intensas.

Com relação às trocas gasosas e permeabilidade de membranas, as temperaturas entre 25/20°C e 40/30°C foram as mais adequadas para a maioria

das linhagens, com destaque para as condições de 30/25°C e 35/30°C, que favoreceram as trocas gasosas e mantiveram a permeabilidade das membranas estável. As linhagens L220, L292, L263, L594 e L61 se destacaram nessas faixas de temperaturas, com a manutenção de altos índices de fotossíntese e condutância estomática, evidenciando bom equilíbrio entre crescimento e resistência ao estresse térmico. As linhagens L507 e L381, que se destacaram em condições mais extremas (45/30°C), são de particular interesse para o melhoramento visando à obtenção de genótipos mais tolerantes ao calor excessivo. Essas linhagens, embora apresentem um desempenho reduzido sob temperaturas elevadas, mantiveram uma relativa eficiência fotossintética, o que é fundamental para a adaptação ao calor.

Para os índices de pigmentos foliares e refletância foliar, a temperatura de 30/25°C foi a mais favorável para a estabilidade dos pigmentos e a eficiência fotossintética, com a linhagem L76 se destacando para com teor de clorofila e de flavonoides. A seleção de linhagens como a L76, que mantém a integridade dos pigmentos mesmo sob estresse térmico, é um passo importante para o melhoramento visando a dotar as plantas de maior tolerância às condições de calor. Linhagens como L263 e L507 também apresentaram uma boa adaptação a temperaturas mais altas (35/30°C), embora com algumas limitações em temperaturas extremas (45/30°C), o que reforça a necessidade de selecionar linhagens com elevada capacidade de adaptação a um espectro térmico mais amplo.

Temperaturas amenas (25/20°C e 30/25°C) também propiciaram os melhores desempenhos para as características de fluorescência da clorofila, como a eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m) e o rendimento quântico máximo (QY_{Max}). A linhagem L76 destacou-se por sua resistência ao estresse térmico, com menores reduções nas interrupções de fluorescência, evidenciando seu potencial para o melhoramento visando à obtenção de genótipos com maior capacidade de manter a atividade fotossintética mesmo sob altas temperaturas. Nesse aspecto, o uso de fluorescência como marcador de desempenho fotossintético prospecta-se como uma opção eficaz para a seleção de linhagens mais resistentes a variações térmicas extremas.

Tanto as características morfológicas da parte aérea quanto as de raiz foram significativamente afetadas pela temperatura. Linhagens como as L220 e L76

se destacaram para área foliar e peso seco da parte aérea em condições moderadas de temperaturas (30/25°C e 35/30°C), enquanto a L54 teve bom desempenho em temperaturas mais elevadas, principalmente para características radiculares. O desenvolvimento radicular é essencial para a absorção de nutrientes e água em condições de estresse térmico (Mishra et al., 2023; Holz et al., 2024), e linhagens como a L54, que apresentam características radiculares adaptativas, podem ser importantes para melhorar a resistência ao estresse hídrico em conjunto com o calor. Não por acaso esta linhagem destacou-se dentre as priorizadas para compor cruzamentos visando à obtenção de híbrido superior para estresse hídrico (Kamphorst et al., 2018b; Leite et al., 2022).

Com base nos resultados obtidos nesse trabalho, as linhagens mais tolerantes ao estresse por altas temperaturas (45/30°C) foram: i) L507, que demonstrou boa adaptação às condições extremas, com menores perdas nas trocas gasosas e na fluorescência da clorofila, o que indica sua capacidade de manter um funcionamento fisiológico adequado mesmo sob estresse térmico severo; ii) L381, que expressou níveis aceitáveis de eficiência fotossintética e da integridade das membranas em condições de calor excessivo; e iii) L76, que embora tenha apresentado melhor desempenho em temperaturas moderadas (30/25°C), também se destacou por sua tolerância ao estresse térmico em faixas de temperatura mais altas, mantendo bom desempenho para características de pigmentação e da fluorescência da clorofila.

Portanto, essas linhagens podem ser priorizadas em programas de melhoramento genético com o objetivo de desenvolver cultivares mais resilientes ao aumento das temperaturas e, assim, contribuir com adaptabilidade ao calor extremo, garantindo boa rentabilidade de cultivo, mesmo em um cenário de mudanças climáticas

6. CONCLUSÕES

A análise das trocas gasosas, permeabilidade das membranas, índices de pigmentos, fluorescência da clorofila e características morfológicas revelou que determinadas faixas de temperaturas diurna/noturna, como 30/25°C e 35/30°C, favorecem a manutenção de processos fisiológicos essenciais, como a fotossíntese e a integridade das membranas celulares. Determinadas linhagens, como as L220, L292, L263, L594 e L61 se destacaram nessas condições, exibindo maior adaptação ao calor, com ênfase para o equilíbrio entre crescimento e resistência ao estresse térmico. Por outro lado, as L507 e L381 evidenciaram a capacidade de manter desempenho fisiológico adequado mesmo em condições de calor severo, como em 45/30°C de temperaturas diurna/noturna.

Além disso, os índices de pigmentos foliares e a análise de fluorescência da clorofila reforçam a importância da estabilidade desses componentes para a eficiência fotossintética sob estresse térmico. Linhagens como a L76, que se destacaram em temperaturas moderadas (30/25°C), apresentaram bom funcionamento dos pigmentos e da atividade fotossintética, mesmo sob altas temperaturas.

As características morfológicas também revelaram uma interação significativa com a temperatura, com algumas linhagens apresentando um desenvolvimento radicular adaptativo, essencial para a absorção de nutrientes e água em condições de estresse térmico.

Portanto, como resultado desta pesquisa, foi possível identificar as linhagens mais promissoras para o melhoramento de cultivares tolerantes ao calor, a saber, L507, L381 e L76, que se destacam não apenas pela maior tolerância a temperaturas mais elevadas, mas também pela capacidade de manter a eficiência fotossintética e a integridade celular sob condições extremas de temperaturas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amaral Júnior, A. T. do, Gonçalves, L. S. A., Freitas Júnior, S. de P., Candido, L. S., Vittorazzi, C., Pena, G. F., et al. (2013). UENF 14: a new popcorn cultivar. *Crop Breeding and Applied Biotechnology* 13, 218–220. doi: 10.1590/S1984-70332013000300013
- Amaral Júnior, A. T. do, Poltronieri, T. P. de S., Santos, P. H. D. dos, Vivas, M., Gerhardt, I. F. S., Carvalho, B. M., et al. (2019). Reaction of popcorn lines (s7) cultivated in distinct phosphorus levels to *Bipolaris maydis* infection. *Summa Phytopathol* 45, 18–22. doi: 10.1590/0100-5405/176851
- Amaral Junior, A. T. do, Ribeiro, R. M., Santos, A. dos, Souza, Y. P. de, Kamphorst, S. H., Lima, V. J. de, et al. (2023a). UENF N01, UENF N02 and UENF N03: popcorn cultivars with elevated nitrogen-use effectiveness. *Crop Breeding and Applied Biotechnology* 23. doi: 10.1590/1984-70332023v23n3c26
- Amaral Junior, A. T. do, Ribeiro, R. M., Santos, A. dos, Souza, Y. P. de, Kamphorst, S. H., Lima, V. J. de, et al. (2023b). UENF N01, UENF N02 and UENF N03: popcorn cultivars with elevated nitrogen-use effectiveness. *Crop Breeding and Applied Biotechnology* 23. doi: 10.1590/1984-70332023v23n3c26
- Arshad, M. S., Farooq, M., Asch, F., Krishna, J. S. V., Prasad, P. V. V., and Siddique, K. H. M. (2017). Thermal stress impacts reproductive development

- and grain yield in rice. *Plant Physiology and Biochemistry* 115, 57–72. doi: 10.1016/j.plaphy.2017.03.011
- Ayenan, M. A. T., Danquah, A., Hanson, P., Asante, I. K., and Danquah, E. Y. (2021). Identification of new sources of heat tolerance in cultivated and wild tomatoes. *Euphytica* 217, 33. doi: 10.1007/s10681-021-02772-5
- Badu-Apraku, B., Hunter, R. B., and Tollenaar, M. (1983). EFFECT OF TEMPERATURE DURING GRAIN FILLING ON WHOLE PLANT AND GRAIN YIELD IN MAIZE (*Zea mays* L.). *Canadian Journal of Plant Science* 63, 357–363. doi: 10.4141/cjps83-040
- Baker, N. R. (2008). Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo. *Annu Rev Plant Biol* 59, 89–113. doi: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759
- Baraka, J. (2023). Effect of Global Warming on Agricultural Productivity. *International Journal of Agriculture* 8, 21–30. doi: 10.47604/ija.1971
- Barbosa, K. S., Aguiar, L. F. S., Siebeneichler, S. C., Melo, A. V. de, Barbosa, A. S., Andrade, Á. F., et al. (2019). Germination under High Temperatures of Maize Adapted to the Cerrado of Tocantins. *Int J Plant Soil Sci*, 1–10. doi: 10.9734/ijpss/2019/v30i130165
- Batra, D., Ghosh, S., . M., . A., and Kumar, Y. (2023). Effects of high-temperature stress on crop plants. *Res J Biotechnol* 18, 157–172. doi: 10.25303/1807rjbt1570172
- Bennetzen, J. L., Chandler, V. L., and Schnable, P. (2001). National Science Foundation-Sponsored Workshop Report. Maize Genome Sequencing Project. *Plant Physiol* 127, 1572–1578. doi: 10.1104/pp.010817
- Bertolucci, M. F. (2022). Análise da concentração e expansão da produção e do beneficiamento do milho-pipoca (*Zea mays* L. var. everta (Sturtev.) L. H. Bailey) no Brasil. Goiânia.
- Bheemanahalli, R., Ramamoorthy, P., Poudel, S., Samiappan, S., Wijewardane, N., and Reddy, K. R. (2022). Effects of drought and heat stresses during

reproductive stage on pollen germination, yield, and leaf reflectance properties in maize (*Zea mays* L.). *Plant Direct* 6. doi: 10.1002/pld3.434

Bispo, R. B., Teixeira do Amaral, A., Pinto, V. B., de Oliveira Santos, T., Jário de Lima, V., Rohem Simão, B., et al. (2024). Unraveling the Mechanisms of Efficient Phosphorus Utilization in Popcorn (*Zea mays* L. var. *everta*): Insights from Proteomic and Metabolite Analysis. *J Proteome Res* 23, 3108–3123. doi: 10.1021/acs.jproteome.3c00772

Bitá, C. E., and Gerats, T. (2013). Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. *Front Plant Sci* 4. doi: 10.3389/fpls.2013.00273

Brandão, L. M. (2018). ANÁLISE AGROECONÔMICA DE MILHOS ESPECIAIS. Universidade Federal de São João DEL-REI. Available at: https://www.ufsj.edu.br/portal2-repositorio/File/ppgca/Dissertacao_Lorena_Brandao_27_02_2018.pdf

Calderon, R. H. (2022). A lycophyte's plight when the light is too bright. *Physiol Plant* 174. doi: 10.1111/ppl.13671

Calleja-Cabrera, J., Boter, M., Oñate-Sánchez, L., and Pernas, M. (2020). Root Growth Adaptation to Climate Change in Crops. *Front Plant Sci* 11. doi: 10.3389/fpls.2020.00544

Cao, Q., Li, G., and Liu, F. (2022). Elevated CO₂ enhanced water use efficiency of wheat to progressive drought stress but not on maize. *Front Plant Sci* 13. doi: 10.3389/fpls.2022.953712

Cao, Z., Wang, E., Xu, X., Tong, C., Zhao, X., Song, X., et al. (2023). Beat the Heat: Signaling Pathway-Mediated Strategies for Plant Thermotolerance. *Forests* 14, 2026. doi: 10.3390/f14102026

Carvalho, C. M., Khan, S., Teixeira do Amaral Junior, A., de Lima, V. J., de Souza Silva, J. G., Catarino Fuly, L. M., et al. (2023). Early selection for drought tolerance in popcorn based on gene effects estimated in seedlings. *Front Plant Sci* 14. doi: 10.3389/fpls.2023.1203972

- Catão, H. C. R. M., and Caixeta, F. (2017). Physiological, isozyme changes and image analysis of popcorn seeds submitted to low temperatures. *Journal of Seed Science* 39, 234–243. doi: 10.1590/2317-1545v39n3169853
- Cavanagh, A. P., South, P. F., Bernacchi, C. J., and Ort, D. R. (2022). Alternative pathway to photorespiration protects growth and productivity at elevated temperatures in a model crop. *Plant Biotechnol J* 20, 711–721. doi: 10.1111/pbi.13750
- Choudhary, M., Yan, G., Siddique, K. H. M., and Cowling, W. A. (2022). Heat Stress during Meiosis Has Lasting Impacts on Plant Growth and Reproduction in Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Agronomy* 12, 987. doi: 10.3390/agronomy12050987
- Chukwudi, U. P., Kutu, F. R., and Mavengahama, S. (2021). Heat Stress Effect on the Grain Yield of Three Drought-Tolerant Maize Varieties under Varying Growth Conditions. *Plants* 10, 1532. doi: 10.3390/plants10081532
- Clark, R., Chamberlain, D., Diepenbrock, C., Cooper, M., and Messina, C. D. (2023). Root system growth and function response to soil temperature in maize (*Zea mays* L.). doi: 10.1101/2023.03.15.532822
- Contreras, R., Díaz, T. G., and Reyes, G. L. (2006). Geografía e historia cultural del maíz palomero toluqueño (*Zea mays everta*). *Revista Científica Multidisciplinaria de Prospectiva* 13, 47–56.
- Cruz, C. D. (2013). GENES - A software package for analysis in experimental statistics and quantitative genetics. *Acta Sci Agron* 35, 271–276. doi: 10.4025/actasciagron.v35i3.21251
- Cruz, C. D. (2016). Genes Software – extended and integrated with the R, Matlab and Selegen. *Acta Sci Agron* 38, 547. doi: 10.4025/actasciagron.v38i3.32629
- Cui, Q., Huang, J., Wu, F., Li, D., Zheng, L., Hu, G., et al. (2021). Biochemical and transcriptomic analyses reveal that critical genes involved in pigment biosynthesis influence leaf color changes in a new sweet osmanthus cultivar ‘Qiannan Guifei.’ *PeerJ* 9, e12265. doi: 10.7717/peerj.12265

- Deryng, D., Conway, D., Ramankutty, N., Price, J., and Warren, R. (2014). Global crop yield response to extreme heat stress under multiple climate change futures. *Environmental Research Letters* 9, 034011. doi: 10.1088/1748-9326/9/3/034011
- Diao, H., Cernusak, L. A., Saurer, M., Gessler, A., Siegwolf, R. T. W., and Lehmann, M. M. (2024). Uncoupling of stomatal conductance and photosynthesis at high temperatures: mechanistic insights from online stable isotope techniques. *New Phytologist* 241, 2366–2378. doi: 10.1111/nph.19558
- Dias, A. S., Barreiro, M. G., Campos, P. S., Ramalho, J. C., and Lidon, F. C. (2010). Wheat cellular membrane thermotolerance under heat stress. *J Agron Crop Sci* 196, 100–108. doi: 10.1111/j.1439-037X.2009.00398.x
- Djalovic, I., Kundu, S., Bahuguna, R. N., Pareek, A., Raza, A., Singla-Pareek, S. L., et al. (2024). Maize and heat stress: Physiological, genetic, and molecular insights. *Plant Genome* 17. doi: 10.1002/tpg2.20378
- Djanaguiraman, M., Prasad, P. V. V., and Schapaugh, W. T. (2013). High Day- or Nighttime Temperature Alters Leaf Assimilation, Reproductive Success, and Phosphatidic Acid of Pollen Grain in Soybean [*Glycine max* (L.) Merr.]. *Crop Sci* 53, 1594–1604. doi: 10.2135/cropsci2012.07.0441
- Doebley, J. F., Gaut, B. S., and Smith, B. D. (2006). The Molecular Genetics of Crop Domestication. *Cell* 127, 1309–1321. doi: 10.1016/j.cell.2006.12.006
- Doğru, A. (2021). Effects of heat stress on photosystem II activity and antioxidant enzymes in two maize cultivars. *Planta* 253, 85. doi: 10.1007/s00425-021-03611-6
- Dowd, P. F., and Johnson, E. T. (2018). Insect damage influences heat and water stress resistance gene expression in field-grown popcorn: implications in developing crop varieties adapted to climate change. *Mitig Adapt Strateg Glob Chang* 23, 1063–1081. doi: 10.1007/s11027-017-9772-x
- Duarte, A. G., Longstaffe, F. J., and Way, D. A. (2020). Nitrogen fertilization influences low CO₂ effects on plant performance. *Functional Plant Biology* 47, 134. doi: 10.1071/FP19151

- Dumanović, J., Nepovimova, E., Natić, M., Kuća, K., and Jačević, V. (2021). The Significance of Reactive Oxygen Species and Antioxidant Defense System in Plants: A Concise Overview. *Front Plant Sci* 11. doi: 10.3389/fpls.2020.552969
- Ehlert, B., and Hinch, D. K. (2008). Chlorophyll fluorescence imaging accurately quantifies freezing damage and cold acclimation responses in Arabidopsis leaves. *Plant Methods* 4, 12. doi: 10.1186/1746-4811-4-12
- El-Sappah, A. H., Rather, S. A., Wani, S. H., Elrys, A. S., Bilal, M., Huang, Q., et al. (2022). Heat Stress-Mediated Constraints in Maize (*Zea mays*) Production: Challenges and Solutions. *Front Plant Sci* 13. doi: 10.3389/fpls.2022.879366
- Endo, H., Moriyama, H., and Okumura, Y. (2023). Photoinhibition and Photoprotective Responses of a Brown Marine Macroalga Acclimated to Different Light and Nutrient Regimes. *Antioxidants* 12, 357. doi: 10.3390/antiox12020357
- Falcioni, R., Moriwaki, T., Antunes, W. C., and Nanni, M. R. (2022). Rapid Quantification Method for Yield, Calorimetric Energy and Chlorophyll a Fluorescence Parameters in *Nicotiana tabacum* L. Using Vis-NIR-SWIR Hyperspectroscopy. *Plants* 11, 2406. doi: 10.3390/plants11182406
- Fan, K., Li, F., Chen, X., Li, Z., and Mulla, D. (2022). Nitrogen Balance Index Prediction of Winter Wheat by Canopy Hyperspectral Transformation and Machine Learning. *Remote Sens (Basel)* 14, 3504. doi: 10.3390/rs14143504
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., and Basra, S. M. A. (2009). Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agron Sustain Dev* 29, 185–212. doi: 10.1051/agro:2008021
- Feng, X., Tian, H., Cong, J., and Zhao, C. (2023). A method review of the climate change impact on crop yield. *Frontiers in Forests and Global Change* 6. doi: 10.3389/ffgc.2023.1198186
- Fiorini, A. C. O., Angelkorte, G., Bakman, T., Baptista, L. B., Cruz, T., A Diuana, F., et al. (2024). How climate change is impacting the Brazilian agricultural sector: evidence from a systematic literature review. *Environmental Research Letters* 19, 083001. doi: 10.1088/1748-9326/ad5f42

- Fleming, H., Chamberlain, Z., Zager, J. J., and Lange, B. M. (2023). "Controlled environments for cannabis cultivation to support 'omics' research studies and production," 353–380. doi: 10.1016/bs.mie.2022.07.028
- Freitas Júnior, S. P., Amaral Júnior, A. T., Rangel, R. M., and Viana, A. P. (2009). Genetic gains in popcorn by full-sib recurrent selection. *Cropps Breeding and Applied Biotechnology* 9, 1–7. doi: 10.12702/1984-7033.v09n01a01
- Fritsche-Neto, R., and Borém, A. (2022). *Melhoramento de Plantas para Estresses Abióticos.*, 2nd Edn, ed. Editora UFV.
- Galkovskyi, T., Mileyko, Y., Bucksch, A., Moore, B., Symonova, O., Price, C. A., et al. (2012). GiA Roots: software for the high throughput analysis of plant root system architecture. *BMC Plant Biol* 12, 116. doi: 10.1186/1471-2229-12-116
- Gerhardt, I. F. S., Júnior, A. T. A., Guimarães, L. J. M., Schwantes, I. A., Santos, A., Kamphorst, S. H., et al. (2017). Research Article Intraspecific variability of popcorn S lines for phosphorus efficiency in the soil. *Genetics and Molecular Research* 16. doi: 10.4238/gmr16039763
- Gerhardt, I. F. S., Teixeira do Amaral Junior, A., Ferreira Pena, G., Moreira Guimarães, L. J., de Lima, V. J., Vivas, M., et al. (2019). Genetic effects on the efficiency and responsiveness to phosphorus use in popcorn as estimated by diallel analysis. *PLoS One* 14, e0216980. doi: 10.1371/journal.pone.0216980
- Gonzalez-Rodriguez, A. M., Morales, D., and Jimenez, M. S. (2001). Gas exchange characteristics of a Canarian laurel forest tree species (*Laurus azorica*) in relation to environmental conditions and leaf canopy position. *Tree Physiol* 21, 1039–1045. doi: 10.1093/treephys/21.14.1039
- Guidi, L., Mori, S., Degl'Innocenti, E., and Pecchia, S. (2007). Effects of ozone exposure or fungal pathogen on white lupin leaves as determined by imaging of chlorophyll a fluorescence. *Plant Physiology and Biochemistry* 45, 851–857. doi: 10.1016/j.plaphy.2007.07.001
- Han, L.-J., Fan, D.-Y., Wang, X.-P., Xu, C.-Y., Xia, X.-L., and Chow, W. S. (2023). The Protective Role of Non-Photochemical Quenching in PSII Photo-

- Susceptibility: A Case Study in the Field. *Plant Cell Physiol* 64, 43–54. doi: 10.1093/pcp/pcac137
- Harayama, T., and Antony, B. (2023). Beyond Fluidity: The Role of Lipid Unsaturation in Membrane Function. *Cold Spring Harb Perspect Biol* 15, a041409. doi: 10.1101/cshperspect.a041409
- Hatfield, J. L., and Dold, C. (2018). “Climate Change Impacts on Corn Phenology and Productivity,” in *Corn - Production and Human Health in Changing Climate*, (InTech). doi: 10.5772/intechopen.76933
- Hatfield, J. L., and Prueger, J. H. (2015). Temperature extremes: Effect on plant growth and development. *Weather Clim Extrem* 10, 4–10. doi: 10.1016/j.wace.2015.08.001
- Hemantaranjan, A., Nishant Bhanu, A., Singh, M., Yadav, D., Patel, P., Radha Singh, et al. (2014). Heat Stress Responses and Thermotolerance. *Advances in Plants & Agriculture Research* 1. doi: 10.15406/apar.2014.01.00012
- Hill, C. B., and Li, C. (2022). Genetic Improvement of Heat Stress Tolerance in Cereal Crops. *Agronomy* 12, 1205. doi: 10.3390/agronomy12051205
- Hoagland, D. R. ;, and Arnon, D. I. (1950). The water culture method for growing plants without soils. Berkeley, California: Agricultural Experimental Station, 347.
- Holz, M., Zarebanadkouki, M., Benard, P., Hoffmann, M., and Dubbert, M. (2024). Root and rhizosphere traits for enhanced water and nutrients uptake efficiency in dynamic environments. *Front Plant Sci* 15. doi: 10.3389/fpls.2024.1383373
- Hostetler, A. N., Morais de Sousa Tinoco, S., and Sparks, E. E. (2024). Root responses to abiotic stress: a comparative look at root system architecture in maize and sorghum. *J Exp Bot* 75, 553–562. doi: 10.1093/jxb/erad390
- Hussain, H. A., Men, S., Hussain, S., Chen, Y., Ali, S., Zhang, S., et al. (2019). Interactive effects of drought and heat stresses on morpho-physiological attributes, yield, nutrient uptake and oxidative status in maize hybrids. *Sci Rep* 9, 3890. doi: 10.1038/s41598-019-40362-7

- Ifeduba, A. M., Zhen, S., Pandey, J., and Vales, M. I. (2024). Leaf Membrane Stability under High Temperatures as an Indicator of Heat Tolerance in Potatoes and Genome-Wide Association Studies to Understand the Underlying Genetics. *Plants* 13, 2175. doi: 10.3390/plants13162175
- IPCC (2022). *Global Warming of 1.5°C*. Cambridge University Press. doi: 10.1017/9781009157940
- Kalaji, H. M., Schansker, G., Brestic, M., Bussotti, F., Calatayud, A., Ferroni, L., et al. (2017). Frequently asked questions about chlorophyll fluorescence, the sequel. *Photosynth Res* 132, 13–66. doi: 10.1007/s11120-016-0318-y
- Kale, R., Hebert, A. E., Frankel, L. K., Sallans, L., Bricker, T. M., and Pospíšil, P. (2017). Amino acid oxidation of the D1 and D2 proteins by oxygen radicals during photoinhibition of Photosystem II. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114, 2988–2993. doi: 10.1073/pnas.1618922114
- Kamphorst, S. H., Amaral Júnior, A. T. do, Vergara-Diaz, O., Gracia-Romero, A., Fernandez-Gallego, J. A., Chang-Espino, M. C., et al. (2022). Heterosis and reciprocal effects for physiological and morphological traits of popcorn plants under different water conditions. *Agric Water Manag* 261, 107371. doi: 10.1016/j.agwat.2021.107371
- Kamphorst, S. H., de Lima, V. J., Júnior, A. T. do A., Schmitt, K. F. M., Leite, J. T., Carvalho, C. M., et al. (2018a). Research Article Popcorn breeding for water-stress tolerance or for agronomic water-use efficiency? *Genetics and Molecular Research* 17. doi: 10.4238/gmr18184
- Kamphorst, S. H., de Lima, V. J., Schmitt, K. F. M., Leite, J. T., Azeredo, V. C., Pena, G. F., et al. (2018b). Water stress adaptation of popcorn roots and association with agronomic traits. *Genetics and Molecular Research* 17. doi: 10.4238/gmr18078
- Kamphorst, S. H., do Amaral, A. T., de Lima, V. J., Moreira Guimarães, L. J., Medeiros Schmitt, K. F., Leite, J. T., et al. (2019). Can genetic progress for drought tolerance in popcorn be achieved by indirect selection? *Agronomy* 9, 792. doi: 10.3390/agronomy9120792

- Kamphorst, S. H., do Amaral Junior, A. T., de Lima, V. J., Carena, M. J., Azeredo, V. C., Mafra, G. S., et al. (2021). Driving Sustainable Popcorn Breeding for Drought Tolerance in Brazil. *Front Plant Sci* 12. doi: 10.3389/fpls.2021.732285
- Kamphorst, S. H., Gonçalves, G. M. B., Amaral Júnior, A. T. do, Lima, V. J. de, Leite, J. T., Schmitt, K. F. M., et al. (2020). Screening of Popcorn Genotypes for Drought Tolerance Using Canonical Correlations. *Agronomy* 10, 1519. doi: 10.3390/agronomy10101519
- Karim, M. A., Fracheboud, Y., and Stamp, P. (2000). Effect of High Temperature on Seedling Growth and Photosynthesis of Tropical Maize Genotypes. *J Agron Crop Sci* 184, 217–223. doi: 10.1046/j.1439-037x.2000.00376.x
- Khan, S., Amaral Júnior, A. T. do, Ferreira, F. R. A., Kamphorst, S. H., Gonçalves, G. M. B., Simone Mendonça Freitas, M., et al. (2020). Limited Nitrogen and Plant Growth Stages Discriminate Well Nitrogen Use, Uptake and Utilization Efficiency in Popcorn. *Plants* 9, 893. doi: 10.3390/plants9070893
- Khan, S., Pinto, V. B., do Amaral Júnior, A. T., Gonçalves, G. M. B., Corrêa, C. C. G., Ferreira, F. R. A., et al. (2022). Revealing the differential protein profiles behind the nitrogen use efficiency in popcorn (*Zea mays* var. *everta*). *Sci Rep* 12, 1521. doi: 10.1038/s41598-022-05545-9
- Kimm, H., Guan, K., Jiang, C., Miao, G., Wu, G., Suyker, A. E., et al. (2021). A physiological signal derived from sun-induced chlorophyll fluorescence quantifies crop physiological response to environmental stresses in the U.S. Corn Belt. *Environmental Research Letters* 16, 124051. doi: 10.1088/1748-9326/ac3b16
- Koo, D.-H., and Jiang, J. (2008). Extraordinary Tertiary Constrictions of *Tripsacum dactyloides* Chromosomes: Implications for Karyotype Evolution of Polyploids Driven by Segmental Chromosome Losses. *Genetics* 179, 1119–1123. doi: 10.1534/genetics.108.087726
- Kourani, M., Mohareb, F., Rezwani, F. I., Anastasiadi, M., and Hammond, J. P. (2022). Genetic and Physiological Responses to Heat Stress in *Brassica napus*. *Front Plant Sci* 13. doi: 10.3389/fpls.2022.832147

- Kulke, M., Weraduwage, S. M., Sharkey, T. D., and Vermaas, J. V. (2023). Nanoscale simulation of the thylakoid membrane response to extreme temperatures. *Plant Cell Environ* 46, 2419–2431. doi: 10.1111/pce.14609.
- Kumar, V., Ranjan, D., and Verma, K. (2021). “Global climate change: the loop between cause and impact,” in *Global Climate Change*, (Elsevier), 187–211. doi: 10.1016/B978-0-12-822928-6.00002-2.
- Kurosawa, R. do N. F., Vivas, M., Amaral, A. T. do, Ribeiro, R. M., Miranda, S. B., Pena, G. F., et al. (2017). Popcorn germplasm resistance to fungal diseases caused by *Exserohilum turcicum* and *Bipolaris maydis*. *Bragantia* 77, 36–47. doi: 10.1590/1678-4499.2017035.
- Lamêgo, D. L., Amaral Junior, A. T. do, Kamphorst, S. H., Lima, V. J. de, Silva, S. P. da, Figueiredo, J. da S., et al. (2024). Gene Effect of Morphophysiological Traits in Popcorn (*Zea mays* L. var. *everta*) Grown Under Contrasting Water Regimes. *Agriculture* 14, 2157. doi: 10.3390/agriculture14122157
- Laoué, J., Fernandez, C., and Ormeño, E. (2022). Plant Flavonoids in Mediterranean Species: A Focus on Flavonols as Protective Metabolites under Climate Stress. *Plants* 11, 172. doi: 10.3390/plants11020172
- Leite, J. T., Amaral Junior, A. T. do, Kamphorst, S. H., Lima, V. J. de, Santos Junior, D. R. dos, Alves, U. O., et al. (2022). All Are in a Drought, but Some Stand Out: Multivariate Analysis in the Selection of Agronomic Efficient Popcorn Genotypes. *Plants* 11, 2275. doi: 10.3390/plants11172275
- Leite, J. T., Amaral Junior, A. T. do, Kamphorst, S. H., Lima, V. J. de, Santos Junior, D. R. dos, Schmitt, K. F. M., et al. (2021). Water Use Efficiency in Popcorn (*Zea mays* L. var. *everta*): Which Physiological Traits Would Be Useful for Breeding? *Plants* 10, 1450. doi: 10.3390/plants10071450
- Li, G. Y., Aubrey, D. P., and Sun, H. Z. (2017). Predictive capability of a leaf optical meter for determining leaf pigment status during senescence. *Photosynthetica* 55, 543–552. doi: 10.1007/s11099-016-0678-8
- Li, Z., and Howell, S. H. (2021). Heat Stress Responses and Thermotolerance in Maize. *Int J Mol Sci* 22, 948. doi: 10.3390/ijms22020948

- Li, Z., and Zhang, J. (2022). Effects of Raised Ambient Temperature on the Local and Systemic Adaptions of Maize. *Plants* 11, 755. doi: 10.3390/plants11060755
- Lima, C. F. F. de, Kleine-Vehn, J., De Smet, I., and Feraru, E. (2021). Getting to the root of belowground high temperature responses in plants. *J Exp Bot.* doi: 10.1093/jxb/erab202
- Lima, V. J. de, Amaral Júnior, A. T. do, Kamphorst, S. H., Bispo, R. B., Leite, J. T., Santos, T. de O., et al. (2019). Combined Dominance and Additive Gene Effects in Trait Inheritance of Drought-Stressed and Full Irrigated Popcorn. *Agronomy* 9, 782. doi: 10.3390/agronomy9120782
- Lima, V. J., do Amaral Junior, A. T., Kamphorst, S. H., Pena, G. F., Leite, J. T., Schmitt, K. F., et al. (2016). Combining ability of S3 progenies for key agronomic traits in popcorn: comparison of testers in top-crosses. *Genet Mol Res* 15. doi: 10.4238/gmr15049319
- Liu, L., Hao, L., Zhang, Y., Zhou, H., Ma, B., Cheng, Y., et al. (2022). The CO₂ fertilization effect on leaf photosynthesis of maize (*Zea mays* L.) depends on growth temperatures with changes in leaf anatomy and soluble sugars. *Front Plant Sci* 13. doi: 10.3389/fpls.2022.890928
- Lv, X., Yao, Q., Mao, F., Liu, M., Wang, Y., Wang, X., et al. (2024). Heat stress and sexual reproduction in maize: unveiling the most pivotal factors and the greatest opportunities. *J Exp Bot* 75, 4219–4243. doi: 10.1093/jxb/erad506
- Mahan, J. R., McMichael, B. L., and Wanjura, D. F. (2022). “Reduction of High Temperature Stress in Plants,” in *Mechanisms of Environmental Stress Resistance in Plants*, (London: Routledge), 137–150. doi: 10.1201/9780203747803-7
- Mansoor, S., Ali Wani, O., Lone, J. K., Manhas, S., Kour, N., Alam, P., et al. (2022). Reactive Oxygen Species in Plants: From Source to Sink. *Antioxidants* 11, 225. doi: 10.3390/antiox11020225
- Marcelino, R., Espíndola, B. P., Rampinelli, G. A., Gruber, V., Gonçalves, A. L., Ferraz Filho, B. da S., et al. (2022). “SMART AND EFFICIENT GREENHOUSES: A SYSTEMATIC LITERATURE REVIEW IN THE

AGRONOMIC, COMPUTATIONAL, AND ENERGY SCOPE,” in *Open Science Research VI*, (Editora Científica Digital), 94–110. doi: 10.37885/220910200

- Mathur, S., Agnihotri, R., Sharma, M. P., Reddy, V. R., and Jajoo, A. (2021). Effect of High-Temperature Stress on Plant Physiological Traits and Mycorrhizal Symbiosis in Maize Plants. *Journal of Fungi* 7, 867. doi: 10.3390/jof7100867
- Meng, A., Wen, D., and Zhang, C. (2022). Maize Seed Germination Under Low-Temperature Stress Impacts Seedling Growth Under Normal Temperature by Modulating Photosynthesis and Antioxidant Metabolism. *Front Plant Sci* 13. doi: 10.3389/fpls.2022.843033
- Mishra, S., Spaccarotella, K., Gido, J., Samanta, I., and Chowdhary, G. (2023). Effects of Heat Stress on Plant-Nutrient Relations: An Update on Nutrient Uptake, Transport, and Assimilation. *Int J Mol Sci* 24, 15670. doi: 10.3390/ijms242115670
- Mittler, R. (2006). Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends Plant Sci* 11, 15–19. doi: 10.1016/j.tplants.2005.11.002
- Momayyezi, M., Borsuk, A. M., Brodersen, C. R., Gilbert, M. E., Thérroux-Rancourt, G., Kluepfel, D. A., et al. (2022). Desiccation of the leaf mesophyll and its implications for CO₂ diffusion and light processing. *Plant Cell Environ* 45, 1362–1381. doi: 10.1111/pce.14287
- Narayanan, S., Prasad, P. V. V., Fritz, A. K., Boyle, D. L., and Gill, B. S. (2015). Impact of High Night-Time and High Daytime Temperature Stress on Winter Wheat. *J Agron Crop Sci* 201, 206–218. doi: 10.1111/jac.12101
- Niu, Y., and Xiang, Y. (2018). An Overview of Biomembrane Functions in Plant Responses to High-Temperature Stress. *Front Plant Sci* 9. doi: 10.3389/fpls.2018.00915
- O’Connor, K., González-Suárez, P., and Dixon, L. E. (2020). “Temperature Control of Plant Development,” in *Annual Plant Reviews online*, (Wiley), 563–606. doi: 10.1002/9781119312994.apr0745

- Oliveira, U. A. de, Amaral Junior, A. T. do, Kamphorst, S. H., de Lima, V. J., Olivares, F. L., Khan, S., et al. (2024a). *Bacillus cereus*: An Ally Against Drought in Popcorn Cultivation. *Microorganisms* 12, 2351. doi: 10.3390/microorganisms12112351
- Oliveira, U. A. de, do Amaral Junior, A. T., Leite, J. T., Kamphorst, S. H., de Lima, V. J., Bispo, R. B., et al. (2024b). Unveiling Drought-Resilient Latin American Popcorn Lines through Agronomic and Physiological Evaluation. *Life* 14, 743. doi: 10.3390/life14060743
- Ortez, O. A., Lindsey, A. J., Thomison, P. R., Coulter, J. A., Singh, M. P., Carrijo, D. R., et al. (2023). Corn response to long-term seasonal weather stressors: A review. *Crop Sci* 63, 3210–3235. doi: 10.1002/csc2.21101
- Osakabe, Y., Osakabe, K., Shinozaki, K., and Tran, L.-S. P. (2014). Response of plants to water stress. *Front Plant Sci* 5. doi: 10.3389/fpls.2014.00086
- Pang, S., Zheng, H., Zhang, J., Ren, X., Zong, X., Zou, J., et al. (2024). Function Analysis of a Maize Endo-1,4- β -xylanase Gene ZmHSL in Response to High-Temperature Stress. *Int J Mol Sci* 25, 8834. doi: 10.3390/ijms25168834
- Pour-Aboughadareh, A., Khalili, M., Poczai, P., and Olivoto, T. (2022). Stability Indices to Deciphering the Genotype-by-Environment Interaction (GEI) Effect: An Applicable Review for Use in Plant Breeding Programs. *Plants* 11, 414. doi: 10.3390/plants11030414
- Prestes, I., Rocha, L., Nuñez, K., and Silva, N. (2019). Fungi and mycotoxins in corn grains and their consequences. *Scientia Agropecuaria* 10, 559–570. doi: 10.17268/sci.agropecu.2019.04.13
- Qu, Y., Sakoda, K., Fukayama, H., Kondo, E., Suzuki, Y., Makino, A., et al. (2021). Overexpression of both Rubisco and Rubisco activase rescues rice photosynthesis and biomass under heat stress. *Plant Cell Environ* 44, 2308–2320. doi: 10.1111/pce.14051
- Rashid, M. A., Hanifah, N. A. S., Abdullah, N. H., Aris, N. M., Rahman, M. H. A., Suptian, M. F. M., et al. (2023). Heat Stress Effects on Leaf Physiological Performances, Vegetative Growth and Grain Yield of Grain Corn (*Zea mays* L.).

Asian Research Journal of Agriculture 16, 51–63. doi: 10.9734/arja/2023/v16i3392

- Reis, R. S. (2023). Thermomorphogenesis: opportunities and challenges in post-transcriptional regulation. *J Exp Bot* 74, 3987–3997. doi: 10.1093/jxb/erad134
- Resentini, F., Orozco-Arroyo, G., Cucinotta, M., and Mendes, M. A. (2023). The impact of heat stress in plant reproduction. *Front Plant Sci* 14. doi: 10.3389/fpls.2023.1271644
- Robles-Plata, V. T., Serna Saldivar, S., de Dios Figueroa-Cárdenas, J., Rooney, W. L., Dávila-Vega, J. P., Chuck-Hernández, C., et al. (2023). Biophysical, Nutraceutical, and Technofunctional Features of Specialty Cereals: Pigmented Popcorn and Sorghum. *Foods* 12, 2301. doi: 10.3390/foods12122301
- Robson, J. K., Ferguson, J. N., McAusland, L., Atkinson, J. A., Tranchant-Dubreuil, C., Cubry, P., et al. (2023). Chlorophyll fluorescence-based high-throughput phenotyping facilitates the genetic dissection of photosynthetic heat tolerance in African (*Oryza glaberrima*) and Asian (*Oryza sativa*) rice. *J Exp Bot* 74, 5181–5197. doi: 10.1093/jxb/erad239
- Ruffato, S., Corrêa, P. C., Martins, J. H., Mantovani, B. H. M., and Silva, J. N. Da (2000). Efeito das condições de colheita, pré-processamento e armazenamento na qualidade do milho-pipoca. *Pesqui Agropecu Bras* 35, 591–597. doi: 10.1590/S0100-204X2000000300015
- Sade, N., del Mar Rubio-Wilhelmi, M., Umnajkitikorn, K., and Blumwald, E. (2018). Stress-induced senescence and plant tolerance to abiotic stress. *J Exp Bot* 69, 845–853. doi: 10.1093/jxb/erx235
- Saito, M. A., Alves, A. V., Kuritza, D. de P., de Souza, Y. P., Maioli, M. F. de S. D., Amaral Júnior, A. T. do, et al. (2021). Influence of agronomic and kernel-related properties on popping expansion in popcorn. *Agron J* 113, 2260–2272. doi: 10.1002/agj2.20645
- Salvucci, M. E., and Crafts-Brandner, S. J. (2004). Inhibition of photosynthesis by heat stress: the activation state of Rubisco as a limiting factor in photosynthesis. *Physiol Plant* 120, 179–186. doi: 10.1111/j.0031-9317.2004.0173.x

- Santos, A. dos, Amaral Júnior, A. T. do, Fritsche-Neto, R., Kamphorst, S. H., Ferreira, F. R. A., Amaral, J. F. T. do, et al. (2019). Relative importance of gene effects for nitrogen-use efficiency in popcorn. *PLoS One* 14, e0222726. doi: 10.1371/journal.pone.0222726
- Santos, A. dos, Amaral Júnior, A. T. do, Kurosawa, R. do N. F., Gerhardt, I. F. S., and Fritsche Neto, R. (2017). GGE Biplot projection in discriminating the efficiency of popcorn lines to use nitrogen. *Ciência e Agrotecnologia* 41, 22–31. doi: 10.1590/1413-70542017411030816
- Santos, A. dos, Teixeira do Amaral Júnior, A., Kamphorst, S. H., Moreno Bernardo Gonçalves, G., Henrique Araújo Diniz Santos, P., Maganha Silva Vivas, J., et al. (2020). Evaluation of Popcorn Hybrids for Nitrogen Use Efficiency and Responsiveness. *Agronomy* 10, 485. doi: 10.3390/agronomy10040485
- Santos Junior, D. R. dos, Amaral Junior, A. T. do, Lima, V. J. de, Leite, J. T., Bispo, R. B., Azeredo, V. C., et al. (2023). Recurrent Interpopulation Selection in Popcorn: From Heterosis to Genetic Gains. *Plants* 12, 1056. doi: 10.3390/plants12051056
- Santos, T. de O., Amaral Junior, A. T. do, Bispo, R. B., Bernado, W. de P., Simão, B. R., de Lima, V. J., et al. (2023). Exploring the Potential of Heterosis to Improve Nitrogen Use Efficiency in Popcorn Plants. *Plants* 12, 2135. doi: 10.3390/plants12112135
- Santos, T. de O., de Oliveira, F. T., Amaral Junior, A. T. do, de Almeida Filho, J. E., Bispo, R. B., de Freitas, M. S. M., et al. (2022). Additive and Non-Additive Effects on the Control of Key Agronomic Traits in Popcorn Lines under Contrasting Phosphorus Conditions. *Plants* 11, 2216. doi: 10.3390/plants11172216
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., and Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat Methods* 9, 671–675. doi: 10.1038/nmeth.2089
- Schwantes, I. A., do Amaral Júnior, A. T., de Almeida Filho, J. E., Vivas, M., Silva Cabral, P. D., Gonçalves Guimarães, A., et al. (2020). Genomic selection helps

accelerate popcorn population breeding. *Crop Sci* 60, 1373–1385. doi: 10.1002/csc2.20112

Schwantes, I. A., do Amaral Júnior, A. T., Gerhardt, I. F. S., Vivas, M., de Lima e Silva, F. H., and Kamphorst, S. H. (2017). Diallel analysis of resistance to *Fusarium* ear rot in Brazilian popcorn genotypes. *Trop Plant Pathol* 42, 70–75. doi: 10.1007/s40858-017-0136-6

Senhorinho, H. J. C., Coan, M. M. D., Marino, T. P., Kuki, M. C., Pinto, R. J. B., Scapim, C. A., et al. (2019). Genomic-Wide Association Study of Popping Expansion in Tropical Popcorn and Field Corn Germplasm. *Crop Sci* 59, 2007–2019. doi: 10.2135/cropsci2019.02.0101

Shanmugavel, P., Rajaprakasam, S., Chockalingam, V., Ramasamy, G., Thiyagarajan, K., and Marimuthu, R. (2021). “Breeding Mechanisms for High Temperature Tolerance in Crop Plants,” in *Plant Breeding - Current and Future Views*, (IntechOpen). doi: 10.5772/intechopen.94693

Shao, J., Wang, Q., Liu, P., Zhao, B., Han, W., Zhang, J., et al. (2024). The complex stress of waterlogging and high temperature accelerated maize leaf senescence and decreased photosynthetic performance at different growth stages. *J Agron Crop Sci* 210. doi: 10.1111/jac.12689

Shao, R., Yu, K., Li, H., Jia, S., Yang, Q., Zhao, X., et al. (2021). The effect of elevating temperature on the growth and development of reproductive organs and yield of summer maize. *J Integr Agric* 20, 1783–1795. doi: 10.1016/S2095-3119(20)63304-4

Sharma, A., Hazarika, M., Heisnam, P., Pandey, H., Devadas, V. A. S. N., Kesavan, A. K., et al. (2024). Controlled Environment Ecosystem: A Cutting-Edge Technology in Speed Breeding. *ACS Omega* 9, 29114–29138. doi: 10.1021/acsomega.3c09060

Sharma, D. K., Andersen, S. B., Ottosen, C., and Rosenqvist, E. (2015). Wheat cultivars selected for high F_v/F_m under heat stress maintain high photosynthesis, total chlorophyll, stomatal conductance, transpiration and dry matter. *Physiol Plant* 153, 284–298. doi: 10.1111/ppl.12245

- Sherstneva, O., Khlopkov, A., Gromova, E., Yudina, L., Vetrova, Y., Pecherina, A., et al. (2021). Analysis of chlorophyll fluorescence parameters as predictors of biomass accumulation and tolerance to heat and drought stress of wheat (. Functional Plant Biology 49, 155–169. doi: 10.1071/FP21209
- Shomali, A., Das, S., Arif, N., Sarraf, M., Zahra, N., Yadav, V., et al. (2022). Diverse Physiological Roles of Flavonoids in Plant Environmental Stress Responses and Tolerance. Plants 11, 3158. doi: 10.3390/plants11223158
- Shourabi, A. Y., Kieffer, R., de Jong, D., Tam, D., and Aubin-Tam, M.-E. (2024). Mechanical characterization of freestanding lipid bilayers with temperature-controlled phase. Soft Matter 20, 8524–8537. doi: 10.1039/D4SM00706A
- Silva, T. R. da C., Teixeira do Amaral Júnior, A., Eustáquio de Almeida Filho, J., Simone Mendonça Freitas, M., Gonçalves Guimarães, A., and Henrique Kamphorst, S. (2019). CONTRASTING PHOSPHORUS ENVIRONMENTS AS INDICATORS FOR POPCORN BREEDING LINES. Functional Plant Breeding Journal 1, 1–15. doi: 10.35418/2526-4117/v1n1a1
- Sinsawat, V., Leipner, J., Stamp, P., and Fracheboud, Y. (2004). Effect of heat stress on the photosynthetic apparatus in maize (*Zea mays* L.) grown at control or high temperature. Environ Exp Bot 52, 123–129. doi: 10.1016/j.envexpbot.2004.01.010
- Smith, N. G., and Keenan, T. F. (2020). Mechanisms underlying leaf photosynthetic acclimation to warming and elevated CO₂ as inferred from least-cost optimality theory. Glob Chang Biol 26, 5202–5216. doi: 10.1111/gcb.15212
- Sobejano-Paz, V., Mo, X., Liu, S., Mikkelsen, T. N., He, L., Jin, H., et al. (2023). Heat dissipation from photosynthesis contributes to maize thermoregulation under suboptimal temperature conditions. doi: 10.1101/2023.01.27.525868
- Souza, G. A. R. de (2021). Eficiência fotoquímica em *Carica papaya* L. Submetido a temperatura supra-ótima. Campos dos Goytacazes: Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro.
- Souza, G. A. R. de, Neves, D. de A., Ruas, K. F., Baroni, D. F., Santos, K. D. dos, Bernado, W. de P., et al. (2022). Supra-optimal temperatures induce

photochemical leaf damage and reduce photosynthetic O₂ evolution in *Carica papaya* L. *Environ Exp Bot* 203, 105051. doi: 10.1016/j.envexpbot.2022.105051

Souza, Y. P. de, Amaral Junior, A. T. do, Oliveira, F. T. de, Khan, S., Santos, J. S., and Kamphorst, S. H. (2023). Prospecting of popcorn inbred lines for nitrogen use efficiency and responsiveness1. *Revista Ceres* 70. doi: 10.1590/0034-737x202370060014

Stainbrook, S. C., Aubuchon, L. N., Chen, A., Johnson, E., Si, A., Walton, L., et al. (2022). C4 grasses employ distinct strategies to acclimate rubisco activase to heat stress. doi: 10.1101/2022.08.24.505184

Swetha, P., Savalia, S. G., Kumari, S., and Solanki, D. (2017). Growth and Quality Parameters of Popcorn (*Zea mays* var. *everta*) as Influenced by Application of Potassium and Sulphur Levels. *Int J Curr Microbiol Appl Sci* 6, 639–645. doi: 10.20546/ijcmas.2017.608.081

Tan, S., Sha, Y., Sun, L., and Li, Z. (2023). Abiotic Stress-Induced Leaf Senescence: Regulatory Mechanisms and Application. *Int J Mol Sci* 24, 11996. doi: 10.3390/ijms241511996

Tas, T. (2022). Physiological and biochemical responses of hybrid maize (*Zea mays* L) varieties grown under heat stress conditions. *PeerJ* 10, e14141. doi: 10.7717/peerj.14141

Terán, F., Vives-Peris, V., Gómez-Cadenas, A., and Pérez-Clemente, R. M. (2024). Facing climate change: plant stress mitigation strategies in agriculture. *Physiol Plant* 176. doi: 10.1111/ppl.14484

Tian, S., Zhang, Y., Wang, J., Zhang, R., Wu, W., He, Y., et al. (2024). New 3-D Fluorescence Spectral Indices for Multiple Pigment Inversions of Plant Leaves via 3-D Fluorescence Spectra. *Remote Sens (Basel)* 16, 1885. doi: 10.3390/rs16111885

Tongerlo, E. Van, Trouwborst, G., Hogewoning, S. W., van Ieperen, W., Dieleman, J. A., and Marcelis, L. F. M. (2021). Crassulacean acid metabolism species differ in the contribution of C₃ and C₄ carboxylation to end of day CO₂ fixation. *Physiol Plant* 172, 134–145. doi: 10.1111/ppl.13312

- Walne, C. H., and Reddy, K. R. (2022). Temperature Effects on the Shoot and Root Growth, Development, and Biomass Accumulation of Corn (*Zea mays* L.). *Agriculture* 12, 443. doi: 10.3390/agriculture12040443
- Wang, X., Rosenqvist, E., Zong, Y., Li, X., and Liu, F. (2024). Multigenerational Effects of Elevated CO_2 and N Supply on Leaf Gas Exchange Traits in Wheat Plants. *J Agron Crop Sci* 210. doi: 10.1111/jac.12722
- Waqas, M. A., Wang, X., Zafar, S. A., Noor, M. A., Hussain, H. A., Azher Nawaz, M., et al. (2021). Thermal Stresses in Maize: Effects and Management Strategies. *Plants* 10, 293. doi: 10.3390/plants10020293
- Werner, C., Fasbender, L., Romek, K. M., Yáñez-Serrano, A. M., and Kreuzwieser, J. (2020). Heat Waves Change Plant Carbon Allocation Among Primary and Secondary Metabolism Altering CO_2 Assimilation, Respiration, and VOC Emissions. *Front Plant Sci* 11. doi: 10.3389/fpls.2020.01242
- Westgate, M. E. (2015). "Seed Formation in Maize during Drought," 361–364. doi: 10.2134/1994.physiologyandddetermination.c24
- Xia, Z. Q., Si, L. Y., Jin, Y., Fu, Y. F., Wang, Q., and Lu, H. D. (2021). Effects of Root Zone Temperature Increase on Physiological Indexes and Photosynthesis of Different Genotype Maize Seedlings. *Russian Journal of Plant Physiology* 68, 169–178. doi: 10.1134/S1021443721010180
- Xu, T., Wang, D., Si, Y., Kong, Y., Shao, X., Geng, Y., et al. (2024). Plant Growth Regulators Enhance Maize (*Zea mays* L.) Yield under High Density by Optimizing Canopy Structure and Delaying Leaf Senescence. *Agronomy* 14, 1262. doi: 10.3390/agronomy14061262
- Xue, Q. (2004). Influence of soil water status and atmospheric vapor pressure deficit on leaf gas exchange in field-grown winter wheat. *Environ Exp Bot* 51, 167–179. doi: 10.1016/j.envexpbot.2003.09.003
- Yadav, S. K., Tiwari, Y. K., Pavan Kumar, D., Shanker, A. K., Jyothi Lakshmi, N., Vanaja, M., et al. (2016). Genotypic Variation in Physiological Traits Under High Temperature Stress in Maize. *Agricultural Research* 5, 119–126. doi: 10.1007/s40003-015-0202-6

- Yang, Q., Guo, Z., Zhang, J., Wang, Y., Xu, Y., and Nian, H. (2024a). Genome-Wide Association Study Reveals Marker–Trait Associations for Heat-Stress Tolerance in Sweet Corn. *Agronomy* 14, 2171. doi: 10.3390/agronomy14092171
- Yang, Y., Tilman, D., Jin, Z., Smith, P., Barrett, C. B., Zhu, Y.-G., et al. (2024b). Climate change exacerbates the environmental impacts of agriculture. *Science* (1979) 385. doi: 10.1126/science.adn3747
- Yannam, V. R. R., Caicedo, M., Malvar, R. A., and Ordás, B. (2022). Genome-Wide Association Analysis of Senescence-Related Traits in Maize. *Int J Mol Sci* 23, 15897. doi: 10.3390/ijms232415897
- Yuan, X., Li, S., Chen, J., Yu, H., Yang, T., Wang, C., et al. (2024). Impacts of Global Climate Change on Agricultural Production: A Comprehensive Review. *Agronomy* 14, 1360. doi: 10.3390/agronomy14071360
- Zandalinas, S. I., Mittler, R., Balfagón, D., Arbona, V., and Gómez-Cadenas, A. (2018). Plant adaptations to the combination of drought and high temperatures. *Physiol Plant* 162, 2–12. doi: 10.1111/ppl.12540
- Zeng, Z.-L., Wang, X.-Q., Zhang, S.-B., and Huang, W. (2024). Mesophyll conductance limits photosynthesis in fluctuating light under combined drought and heat stresses. *Plant Physiol* 194, 1498–1511. doi: 10.1093/plphys/kiad605
- Zentgraf, U., Andrade, A. G., and Doll, J. (2021). Editorial for Special Issue “Leaf Senescence” in *Plants*. *Plants* 10, 1490. doi: 10.3390/plants10081490
- Zhang, W., Wang, L., Zhang, L., Kong, X., Zhang, J., Wang, X., et al. (2023). H₂S-mediated balance regulation of stomatal and non-stomatal factors responding to drought stress in Chinese cabbage. *Hortic Res* 10. doi: 10.1093/hr/uhac284
- Zhao, C., Liu, B., Piao, S., Wang, X., Lobell, D. B., Huang, Y., et al. (2017). Temperature increase reduces global yields of major crops in four independent estimates. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114, 9326–9331. doi: 10.1073/pnas.1701762114

- Zhao, Y., Du, H., Wang, Y., Wang, H., Yang, S., Li, C., et al. (2021). The calcium-dependent protein kinase ZmCDPK7 functions in heat-stress tolerance in maize. *J Integr Plant Biol* 63, 510–527. doi: 10.1111/jipb.13056
- Zheng, Y. P., Li, R. Q., Guo, L. L., Hao, L. H., Zhou, H. R., Li, F., et al. (2018). Temperature Responses of Photosynthesis and Respiration of Maize (*Zea mays*) Plants to Experimental Warming. *Russian Journal of Plant Physiology* 65, 524–531. doi: 10.1134/S1021443718040192
- Zhou, Y., Xu, F., Shao, Y., and He, J. (2022). Regulatory Mechanisms of Heat Stress Response and Thermomorphogenesis in Plants. *Plants* 11, 3410. doi: 10.3390/plants11243410
- Zhuang, J., Wang, Q., Song, G., and Jin, J. (2023). Validating and Developing Hyperspectral Indices for Tracing Leaf Chlorophyll Fluorescence Parameters under Varying Light Conditions. *Remote Sens (Basel)* 15, 4890. doi: 10.3390/rs15194890
- Ziegler, K. E. (2001). "Popcorn. In: Hallauer, A.R. (ed) Specialty Corns," in CRC Press, (Boca Raton-Florida), 199–234.
- Ziegler, V., Timm, N. da S., Ferreira, C. D., Goebel, J. T., Pohndorf, R. S., and Oliveira, M. de (2020). Effects of drying temperature of red popcorn grains on the morphology, technological, and digestibility properties of starch. *Int J Biol Macromol* 145, 568–574. doi: 10.1016/j.ijbiomac.2019.12.198
- Zinsly, J. R., and Machado, J. A. (1987). *Melhoramento e produção do milho*. Campinas: Fundação Cargill, 413–421.