

HERANÇA DA RESISTÊNCIA GENÉTICA À MANCHA DE *Bipolaris*  
*maydis* EM MILHO-PIPOCA PELA ANÁLISE DE MÉDIA DE  
GERAÇÕES

**GABRIEL DE SOUZA GUIMARÃES**

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE  
DARCY RIBEIRO – UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ  
FEVEREIRO – 2026

HERANÇA DA RESISTÊNCIA GENÉTICA À MANCHA DE *Bipolaris  
maydis* EM MILHO-PIPOCA PELA ANÁLISE DE MÉDIA DE  
GERAÇÕES

**GABRIEL DE SOUZA GUIMARÃES**

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

Orientador: Prof. Dr. Silvaldo Felipe da Silveira

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ  
FEVEREIRO - 2026

### FICHA CATALOGRÁFICA

UENF - Bibliotecas

Elaborada com os dados fornecidos pelo autor.

G963 Guimarães, Gabriel de Souza.

Herança da Resistência Genética à Mancha de *Bipolaris maydis* em Milho-pipoca pela Análise de Média de Gerações / Gabriel de Souza Guimarães. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2026.

65 f. : il.

Bibliografia: 39 - 52.

Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias, 2026.  
Orientador: Silvaldo Felipe da Silveira.

1. *Bipolaris maydis*. 2. milho-pipoca. 3. análise de média de gerações. 4. resistência genética. 5. herança genética. I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD - 631.5233

HERANÇA DA RESISTÊNCIA GENÉTICA À MANCHA DE *Bipolaris maydis* EM MILHO-PIPOCA PELA ANÁLISE DE MÉDIA DE GERAÇÕES

**GABRIEL DE SOUZA GUIMARÃES**

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

Aprovado em 23 de fevereiro de 2026.

Comissão Examinadora:



Documento assinado digitalmente  
JULIO CESAR GRADICE SALUCI  
Data: 12/05/2026 10:30:01-0300  
Verifique em <https://validar.itf.gov.br>

---

Prof. Julio César Gradice Saluci (D.Sc., Produção Vegetal) - IFMT

---

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

---

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

---

Prof. Silvaldo Felipe da Silveira (D.Sc., Fitopatologia) - UENF  
(Orientador)

## **DEDICATÓRIA**

Dedico esta dissertação à memória de minha avó Iracy, que foi e sempre será uma fonte inesgotável de amor, fé e perseverança para mim. Seu apoio incondicional e suas palavras de motivação e zelo ecoam em cada conquista da minha vida, inclusive nesta que sonhei e agora realizo. Mesmo não estando mais em sua presença física, carrego comigo suas lições, sua força e o seu exemplo de dedicação. Espero que esta obra, fruto do seu incentivo e amor, faça-lhe sentir orgulho onde quer que esteja.

Eternamente grato.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço, antes de tudo, a Deus, pela vida, pela saúde e pela força concedida nos momentos em que o cansaço parecia maior que a esperança. Pela serenidade nos dias de incerteza, pela coragem nos momentos de dúvida e pela confiança renovada quando o caminho parecia longo demais. Houve instantes em que apenas a fé permitiu seguir, e por isso este agradecimento antecede todos os outros.

À minha avó, *in memoriam*, Iracy Furtado de Souza, dedico as mais belas palavras e sentimentos. Sua partida não significou ausência, mas transformação. Você permanece presente na memória, nos valores que carrego, nos gestos herdados e na minha forma de enfrentar o mundo. Foi no silêncio das lembranças, no afeto guardado e nos ensinamentos que atravessaram o tempo que encontrei força quando não havia ânimo. Muitas vezes, caminhei apenas sustentado pela certeza de que você seguia comigo. Esta dissertação carrega seu legado, sua história e o amor que nunca se apagará. Onde quer que esteja, saiba que esta conquista é sua.

Aos meus pais, Maria Aparecida Furtado de Souza e André Pereira Guimarães, deixo meu agradecimento mais profundo e verdadeiro. Vocês foram o alicerce de tudo. Foram presença constante nos momentos de dúvida, apoio incondicional nos períodos difíceis e incentivo quando o caminho parecia incerto. Cada conquista minha nasce, antes de tudo, da dedicação e dos valores que vocês

plantaram ao longo da vida. Nada do que sou e do que alcancei até aqui existiria sem o esforço silencioso e a confiança que sempre me ofereceram.

À minha companheira, desta *'e de outras vidas'*, Maria Karolina Soares Tavares, agradeço por caminhar ao meu lado com paciência, compreensão e afeto. Obrigado por dividir comigo os dias longos, as noites de preocupação, as ausências inevitáveis e também as pequenas vitórias que antecederam esta conquista. Sua parceria tornou este percurso mais leve, mais humano e mais verdadeiro. Ter você ao meu lado foi essencial para que eu seguisse firme.

Aos meus familiares, deixo meu reconhecimento e gratidão. Agradeço imensamente pela torcida, pelo apoio silencioso e pela compreensão nos momentos em que estive distante. Mesmo sem perceber, vocês contribuíram para que eu continuasse seguindo em frente.

Aos amigos, agradeço pela amizade que sustentou esta caminhada. Pelas conversas que aliviaram a mente, pelas palavras certas nos momentos de dúvida, pelas risadas que trouxeram leveza e pela presença que fez diferença nos dias mais exigentes. Vocês foram abrigo, incentivo e lembrança constante de que a vida acontece.

Aos meus orientadores, Prof. Dr. Silvaldo Felipe da Silveira e Prof. Dr. Julio Cesar Gradice Saluci, expresso minha sincera gratidão pela orientação cuidadosa, pela confiança depositada e pelas contribuições para o desenvolvimento deste trabalho. A orientação de vocês foi essencial não apenas para a qualidade científica desta pesquisa, mas também para meu crescimento acadêmico e profissional.

Aos professores, que ao longo desta trajetória compartilharam conhecimento, experiência e dedicação, deixo meu respeito e agradecimento. Cada ensinamento contribuiu imensamente para minha formação e para o amadurecimento necessário à realização deste trabalho.

Por fim, agradeço a todos que, de alguma forma, cruzaram este caminho. Nenhuma conquista é construída de maneira isolada. Esta dissertação não representa apenas a conclusão de uma etapa acadêmica na minha vida, mas o encontro das histórias, afetos, memórias e aprendizados que seguirão comigo para além desta jornada. Que este trabalho seja, acima de tudo, reflexo de gratidão, respeito e reconhecimento por todos que fizeram parte desta travessia.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

## SUMÁRIO

<b>RESUMO</b> .....	viii
<b>ABSTRACT</b> .....	x
<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	1
<b>2. OBJETIVOS</b> .....	4
2.1 Objetivo Geral .....	4
2.2 Objetivos Específicos .....	4
<b>3. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA</b> .....	5
3.1 Aspectos gerais do milho-pipoca .....	5
3.2 Doenças da cultura .....	8
3.3 Mancha Foliar causada por <i>Bipolaris maydis</i> .....	10
3.4 Melhoramento genético para resistência a doenças de milho-pipoca .....	12
<b>4. MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	15
4.1 Material biológico (linhagens parentais de milho-pipoca) .....	15
4.2 Delineamento genético e obtenção das gerações .....	16
4.3 Experimento .....	17
4.4 Inoculação e quantificação dos sintomas .....	19
4.5 Análise estatística .....	20
<b>5. RESULTADOS</b> .....	22
5.1 Análise de variância e comparações de médias das diferentes gerações ..	22
5.2 Análise quantitativa baseada em variâncias e parâmetros genéticos para a severidade .....	29

5.3 Análise quantitativa baseada nas médias via modelo completo e reduzido para a severidade .....	32
<b>6. CONCLUSÕES .....</b>	<b>38</b>
<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>39</b>

## RESUMO

GUIMARÃES; Gabriel de Souza ; M.Sc.; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro; Fevereiro de 2026; HERANÇA DA RESISTÊNCIA GENÉTICA À MANCHA DE *Bipolaris maydis* EM MILHO-PIPOCA PELA ANÁLISE DE MÉDIA DE GERAÇÕES; Orientador: Prof. D.Sc. Silvaldo Felipe da Silveira; Conselheiros: Prof. D.Sc. Marcelo Vivas e Prof. D.Sc. Antonio Teixeira do Amaral Junior.

O milho-pipoca apresenta elevado valor agregado em comparação ao milho-comum; entretanto, sua expansão no Brasil é limitada pela alta suscetibilidade a doenças foliares, especialmente à mancha foliar causada por *Bipolaris maydis* (MFBM). A escassez de cultivares resistentes e a dependência do controle químico elevam os custos de produção e aumentam os riscos ambientais. Nesse contexto, o melhoramento genético, visando à resistência, constitui uma alternativa sustentável e economicamente viável. O objetivo deste estudo foi caracterizar a herança genética da resistência à MFBM em milho-pipoca, por meio da análise de médias de gerações. Foi avaliada a severidade de seis gerações ( $P_1$  ,  $P_2$  ,  $F_1$  ,  $F_2$  ,  $RC_1$  e  $RC_2$ ), oriundas do cruzamento entre linhagens contrastantes. O experimento foi conduzido em casa de vegetação, em delineamento em blocos casualizados, sob inoculação artificial do patógeno. Os dados foram submetidos à análise de médias de gerações para estimar os efeitos genéticos associados e parâmetros de herdabilidade. Os resultados indicaram que a resistência apresenta herança quantitativa, com predominância de efeitos genéticos não aditivos, especialmente de dominância. Observou-se desempenho superior da geração  $F_1$

em relação às médias parentais, evidenciando a presença de heterose para resistência. A herdabilidade em sentido amplo foi elevada, enquanto a herdabilidade em sentido restrito apresentou valores reduzidos, indicando que a maior parte da variabilidade genética não é diretamente aproveitável pela seleção em gerações iniciais. Estratégias baseadas na exploração da heterose mostraram-se mais promissoras para o incremento da resistência, recomendando-se a adoção da seleção recorrente interpopulacional aliada ao desenvolvimento de híbridos e à seleção entre e dentro de populações. Busca-se, assim, acumular alelos favoráveis e obter ganhos genéticos para a resistência.

**Palavras-chave:** *Bipolaris maydis*; milho-pipoca; análise de médias de gerações; resistência genética; herança genética

## ABSTRACT

GUIMARÃES; Gabriel de Souza ; M.Sc.; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro; February 2026; GENETIC INHERITANCE OF RESISTANCE TO *Bipolaris maydis* LEAF BLIGHT IN POPCORN BY GENERATION MEAN ANALYSIS; Advisor: D.Sc. Silvaldo Felipe da Silveira; Committee Members: D.SC. Marcelo Vivas and D.Sc. Antonio Teixeira do Amaral Junior.

*Popcorn* has a higher added value compared with common maize, however, its expansion in Brazil is limited by the high susceptibility of the crop to foliar diseases, especially southern corn leaf blight (SCLB) caused by *Bipolaris maydis*. The limited availability of resistant cultivars and the dependence on chemical control increase production costs and environmental risks. In this context, breeding for disease resistance represents a sustainable and economically viable alternative. The objective of this study was to characterize the genetic inheritance of resistance to SCLB in popcorn through generation mean analysis. Six generations ( $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $BC_1$ , and  $BC_2$ ), derived from crosses between contrasting inbred lines, were evaluated. The experiment was conducted under greenhouse conditions in a randomized complete block design with artificial inoculation of the pathogen. Data were subjected to generation mean analysis to estimate associated genetic effects and heritability parameters. The results indicated that resistance is quantitatively inherited, with predominance of non-additive genetic effects, especially dominance effects. Superior performance of the  $F_1$  generation compared with the parental means was observed, indicating the occurrence of heterosis for resistance. Broad-

sense heritability was high, whereas narrow-sense heritability showed low estimates, indicating that most of the genetic variability cannot be directly exploited through selection in early generations. Strategies based on heterosis exploitation were shown to be more promising for increasing resistance, and interpopulation recurrent selection associated with hybrid development and selection among and within populations is recommended to promote the accumulation of favorable alleles and achieve genetic gains for disease resistance.

**Keywords:** *Bipolaris maydis*; popcorn; generation mean analysis; genetic resistance; genetic inheritance.

## 1. INTRODUÇÃO

A pipoca é um alimento obtido a partir do milho-pipoca (*Zea mays L. var. everta*), uma subespécie do milho (*Zea mays L.*) cujo consumo é milenar. O grão do milho-pipoca pode ser comercializado de diferentes formas, a granel ou embalado, em pacotes especiais destinados ao consumo doméstico, em cinemas e praças, ou ainda para preparo em micro-ondas ou em óleo ao fogo.

A demanda global por milho-pipoca, ou produtos à base de pipoca, tem apresentado crescimento robusto, refletindo a crescente importância econômica da cultura em mercados consumidores de diferentes regiões. Segundo estimativas de mercado, o tamanho do mercado global de pipoca foi avaliado em cerca de US\$ 7,0 bilhões em 2025, e projeta-se que alcance entre US\$ 13,6 bilhões até 2033, com taxa de crescimento composta anual (CAGR) superior a 8% ao longo do período, indicando forte expansão da demanda por produtos de pipoca prontos para consumo e industrializados (Grand View Research, 2026). Esses dados quantitativos corroboram a relevância econômica da cadeia produtiva de milho-pipoca para produtores e agentes de mercado em diferentes partes do mundo (Market Research Global Industry Analysts, 2025; Grand View Research, 2026).

No Brasil, o milho-pipoca desponta como uma cultura de alta rentabilidade, impulsionada pelo valor agregado superior em relação ao milho comum. Essa característica tem despertado crescente interesse de produtores e investidores (Catão e Caixeta, 2017). O aumento da demanda, aliado ao desenvolvimento de novas cultivares adaptadas às condições edafoclimáticas brasileiras, tem

consolidado a produção nacional como uma alternativa agrícola promissora, tanto para mercados internos quanto para a exportação (Freitas et al., 2013; Lima et al., 2016; Infoteca Embrapa, 2020; Agrofy News, 2024). Embora exista um grande potencial produtivo e econômico, o cultivo de milho-pipoca enfrenta desafios significativos, sendo a suscetibilidade a doenças foliares um dos principais fatores limitantes da produção. Entre as principais doenças foliares do milho-pipoca, a Mancha Foliar causada por *Bipolaris maydis* (MFBM) é uma das mais comuns e importantes, causando impacto substancial na produtividade.

A MFBM, causada pelo fungo *Bipolaris maydis* (teleomorfo *Cochliobolus heterostrophus*), é caracterizada pela presença de lesões elípticas ou alongadas, de coloração marrom a marrom-avermelhada, frequentemente cercadas por halos cloróticos. A doença se dissemina por meio de esporos transportados pelo vento e se desenvolve de forma mais agressiva em condições de alta umidade e temperaturas entre 20 °C e 30 °C, causando necroses extensas nas folhas e, conseqüentemente, redução na capacidade fotossintética da planta. A doença pode levar a perdas expressivas, com estimativas globais apontando uma redução média de 22,5% na produção de milho comum (Savary et al., 2019), afetando de forma semelhante o milho-pipoca.

A limitada disponibilidade de cultivares de milho-pipoca com resistência genética às principais doenças foliares constitui um dos fatores que restringem a expansão e a estabilidade produtiva da cultura em diferentes regiões produtoras. Em condições ambientais favoráveis ao desenvolvimento de *B. maydis*, especialmente em regiões tropicais, a suscetibilidade genética dos materiais cultivados pode resultar em aumentos expressivos da severidade da doença, acarretando redução de produtividade. Além disso, a dependência do controle químico eleva os custos de produção e intensifica preocupações relacionadas à sustentabilidade do sistema agrícola e à seleção de populações resistentes do patógeno. Nesse contexto, o desenvolvimento de cultivares resistentes, por meio do melhoramento genético, representa uma estratégia de elevada relevância agrônômica, econômica e ambiental para a cultura do milho-pipoca (Cota et al., 2013; Savary et al., 2019; Kurosawa et al., 2020; MAPA/SNPC, 2025).

A análise de médias de gerações tem sido empregada no melhoramento genético de plantas como uma ferramenta eficiente para a compreensão da base genética de caracteres quantitativos, incluindo a resistência a doenças. Essa

metodologia permite a estimação dos efeitos genéticos aditivos, dominantes e epistáticos, fornecendo subsídios fundamentais para a definição de estratégias de seleção mais eficientes. A análise de médias de gerações é fundamental na elucidação do controle genético da resistência a doenças em milho, incluindo ferrugens e helmintosporioses e evidencia a importância relativa e magnitude de efeitos não aditivos e a natureza poligênica da resistência em diferentes patossistemas. Esses resultados têm orientado decisões quanto ao uso de seleção recorrente, avanço de gerações segregantes e exploração de híbridos, contribuindo de forma efetiva para o desenvolvimento de cultivares mais resistentes e adaptadas (Vencovsky e BARRIGA, 1992; Hallauer et al., 2010). Diante desse contexto, o presente trabalho teve como objetivo avaliar a herança genética da resistência à MFBM em milho-pipoca, por meio da análise de médias de gerações.

## 2. OBJETIVOS

### 2.1 Objetivo Geral:

- Investigar a herança da resistência à Mancha Foliar causada por *Bipolaris maydis* em milho-pipoca por meio da análise de médias de gerações.

### 2.2 Objetivos Específicos:

- Estimar os efeitos e a magnitude dos efeitos gênicos de resistência à doença, com base na severidade observada nas gerações, bem como os componentes genéticos e a magnitude dos efeitos gênicos em cada geração (P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub>, F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, RC<sub>1</sub> e RC<sub>2</sub>).
- Determinar a herdabilidade da resistência a *Bipolaris maydis*, visando orientar as estratégias de seleção em programas de melhoramento.

### 3. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

#### 3.1 Aspectos gerais do milho-pipoca

O milho-pipoca pertence ao grupo de milhos especiais, assim como o milho branco, milho verde, milho doce e o minimilho. Desempenha um papel de suma importância como alimento e produto comercial, uma vez que possui valor nutricional semelhante ao do milho comum, mas com características específicas que o tornam adequado para a produção da pipoca (Vázquez-carrillo et al., 2018). Por sua vez, a pipoca apresenta propriedades funcionais e nutricionais peculiares quando comparada a outros tipos de milho, em razão de sua elevada concentração de compostos fenólicos totais, predominantemente localizados no pericarpo do grão. Esses compostos estão associados à atividade antioxidante e são, em grande parte, preservados após o processo de expansão dos grãos. Além disso, a pipoca constitui uma fonte relevante de fibras alimentares e, quando consumida sem adição de gorduras, apresenta baixo teor lipídico (Park et al., 2000).

A principal característica que diferencia o milho-pipoca dos demais está associada à capacidade de expansão dos grãos quando aquecidos. Esta expansão ocorre devido à ruptura do pericarpo após a temperatura interna dos grãos atingir valores aproximados a 177 °C, gerando internamente pressões próximas a 930 kPa (Soylu & Tekkanat, 2007; Senhorinho et al., 2019). Nestas condições, o amido pertencente ao pericarpo do grão expande, dando forma à pipoca (Cañizares et al., 2020; Hosney et al., 1983).

As plantas de milho-pipoca são classificadas como herbáceas, anuais, monoicas e diploides pertencentes à família Poaceae; subfamília Panicoideae; tribo Maydeae; gênero *Zea* e espécie *Zea mays L. var. everta* ( $2n = 2x = 20$ ) (Gaut et al., 2000; Tenaillon et al., 2004). Em comparação com o milho comum, o milho-pipoca possui grãos mais duros e relativamente menores, com variação de tamanho entre 0,5 a 1,0 cm e podem ser arredondados ou pontiagudos no geral. Apresenta diferentes tipos de coloração entre rosa, creme, vermelha, roxa, azul e até preta, sendo mais comuns as cores branca e amarela (Zinsly e Machado, 1978). O porte da planta é reduzido, o colmo mais fino, possui menor número de folhas, maior prolificidade, além de também possuir maior suscetibilidade às pragas e doenças, acamamento e reduzida tolerância ao déficit hídrico (Ziegler e Ashman, 1994; Sawazaki, 2001).

O centro de origem do milho-pipoca é o continente americano (Goodman, 1980; Buckler e Stevens, 2005), principalmente nas regiões do sul do México, América Central e Antilhas (Vavilov, 1951). Também consta registro de utilização do grão pelos indígenas da América do Norte e Central (Flint-Garcia, 2017). Embora a origem genética do milho-pipoca ainda não esteja totalmente esclarecida, existem duas hipóteses mais aceitas a esse respeito. A mais difundida e aceita faz referência ao teosinto como ancestral silvestre, segundo Bennetzen et al. (2001). A segunda hipótese pressupõe que o milho-pipoca teve sua origem no milho comum, do tipo '*flint*', uma vez que este possui uma baixa capacidade de expandir seus grãos (Erwin, 1949). De acordo com Zinsly e Machado (1987), embora estas hipóteses não sejam absolutamente conclusivas, o milho-pipoca teve um papel fundamental no desenvolvimento e na formação do patrimônio genético atual da espécie *Zea mays L.*

O milho-pipoca apresenta ampla aceitação e crescente importância econômica no Brasil, sendo largamente consumido em diferentes segmentos do mercado alimentício (Freitas Júnior et al., 2009; Amaral Júnior et al., 2013; Lima et al., 2016). Apesar da expansão da cultura nos últimos anos, ainda existem limitações relacionadas à disponibilidade e à sistematização de informações oficiais acerca da área cultivada, produtividade e consumo nacional de milho-pipoca. Parte dessas dificuldades decorre do fato de que uma parcela significativa dos dados produtivos permanece vinculada a empresas privadas do setor, além de os levantamentos agrícolas oficiais frequentemente agruparem o milho-pipoca

juntamente com o milho comum nas estimativas de safra (Coan, Pinto e Scapim, 2018).

Historicamente, grande parte do milho-pipoca consumido no Brasil era proveniente de importações, respondendo por aproximadamente 75% do total consumido no país até o início da década de 2000 (Freitas Júnior et al., 2006). Entretanto, ao longo dos anos subsequentes ao início da década de 2000, esse cenário passou a se alterar gradativamente, impulsionado principalmente por dois fatores: (1) a formação de parcerias entre as empresas empacotadoras e produtores, o que favoreceu o aumento do número de produtores, da área cultivada, bem como do nível técnico da produção e práticas de beneficiamento, promovendo uma cadeia produtiva interna mais competitiva e estruturada, e (2) o aprimoramento genético da cultura, com o desenvolvimento de variedades mais adaptadas às condições edafoclimáticas do país.

Os fatores citados, de forma isolada e integrada, contribuíram significativamente para o fortalecimento da cadeia produtiva nacional de milho-pipoca. Esse avanço está associado ao desenvolvimento e à adoção de híbridos mais produtivos e adaptados às condições edafoclimáticas brasileiras, bem como ao incremento dos programas de melhoramento genético voltados simultaneamente à qualidade de expansão, à produtividade e à resistência a estresses bióticos e abióticos (Scapim et al., 2010; Amaral Júnior et al., 2016; Vieira et al., 2022).

Essa dinâmica de crescimento tem contribuído para a consolidação do mercado nacional de milho-pipoca, que apresenta maior competitividade tanto no atendimento à demanda interna quanto no comércio exterior. A produção de milho-pipoca mais que dobrou nas últimas duas décadas, e tal expansão coloca o Brasil entre os principais produtores globais de milho-pipoca, figurando como um dos maiores exportadores mundiais da cultura, atrás apenas dos EUA. Esse processo de evolução produtiva reflete não apenas o aumento da área cultivada e a maior tecnificação dos sistemas de produção, mas também o fortalecimento da cadeia produtiva nacional decorrente de programas de melhoramento genético de sementes e da adoção de tecnologias produtivas adaptadas às condições brasileiras (EMBRAPA Milho e Sorgo, 2025; Giro Marília, 2023).

A expansão das áreas de cultivo tem sido limitada, em grande parte, pela carência de opções de cultivares disponíveis no mercado de sementes. Esse é um

dos principais obstáculos enfrentados tanto pelos produtores atuais quanto por aqueles que desejam iniciar o cultivo do milho-pipoca (Seifert et al., 2006; Ematné et al., 2012). Desse modo, a conservação e a expansão do germoplasma de milho-pipoca são estratégicas para o país, como atividade-meio, para ampliar a base genética, visando atender às necessidades dos programas de melhoramento genético e possibilitar o desenvolvimento e a oferta de novas cultivares adaptadas às diferentes demandas dos agricultores.

A produção de pipoca tem aumentado a taxas crescentes, consolidando-se como uma fonte de renda atrativa e de valor agregado elevado (Kavan et al., 2019). Nos últimos anos, o cultivo de milho-pipoca no Brasil tem registrado um crescimento expressivo devido ao aumento da demanda tanto no mercado interno quanto no externo. Desde 2012, a produção nacional do grão cresceu mais de 235%, passando de 114 mil toneladas para uma projeção de 382,5 mil toneladas em 2024. Esse salto significativo foi impulsionado pelo aumento da área cultivada e pela adoção de tecnologias modernas, incluindo sementes de maior qualidade e práticas agrícolas mais eficientes. Além disso, a cultura tem se mostrado uma alternativa rentável na rotação de culturas durante a safrinha.

A produção de milho-pipoca no Brasil tem apresentado crescimento expressivo nas últimas décadas, impulsionada pela expansão da área cultivada, pela maior tecnificação dos sistemas produtivos e pela disponibilidade de híbridos com elevada capacidade de expansão e maior adaptação às condições brasileiras. Esse avanço tem contribuído para consolidar o Brasil entre os principais produtores e exportadores mundiais de milho-pipoca (Guimarães et al., 2025). A qualidade do milho-pipoca produzido também tem melhorado consideravelmente, com uma redução no número de "piruás" (grãos que não estouram) e avanços em características como maciez, refletindo investimentos em genética e manejo agrícola (Infoteca Embrapa, 2020).

### **3.2 Doenças da cultura**

A intensificação dos sistemas de produção do milho, caracterizada pela expansão para novas áreas agrícolas, pela adoção de diferentes épocas de semeadura e pelo cultivo de mais de um ciclo por ano na mesma área, tem contribuído de forma significativa para o aumento da pressão de inóculo e da

severidade de doenças foliares na cultura. Esse cenário tem sido amplamente descrito para o milho (*Zea mays L.*) de maneira geral, resultando em maior frequência e intensidade de epidemias, com impactos diretos sobre a produtividade e a estabilidade do sistema produtivo (Cota et al., 2013). Considerando que o milho-pipoca pertence à mesma espécie e compartilha os principais patógenos do milho comum, essas doenças representam igualmente uma ameaça relevante à sua capacidade produtiva, podendo ocasionar perdas econômicas expressivas, especialmente em cultivares com baixa resistência genética.

O milho-pipoca sofre com os mesmos patógenos que atacam o milho comum, porém, apresenta maior suscetibilidade às pragas e doenças (Sawasaki, 2001). Em escala global, estima-se que as doenças descritas como mais importantes causem redução média de aproximadamente 22,5% na produção de milho (Savary et al., 2019). As doenças mais comumente descritas para a cultura são causadas por fungos, vírus ou bactérias e, sob as condições ideais, estes patógenos disseminam-se rapidamente, de modo que a infecção de uma única planta pode acarretar epidemias severas em campo (Singh et al., 2020; Li et al., 2021).

As doenças que afetam a cultura mais descritas e frequentemente mencionadas na literatura incluem: a mancha foliar causada pelo fungo *Bipolaris maydis* (MFBM) (teleomorfo = *Cochliobolus heterostrophus*) (Saluci et al., 2023); a mancha foliar provocada pelo fungo hemibiotrófico *Exserohilum turcicum* (MFET) (teleomorfo = *Setosphaeria turcica*) do filo Ascomycota (Kurosawa et al., 2018); e as ferrugens do milho, com destaque para a ferrugem polysora, causada pelo fungo *Puccinia polysora* Underw (Kurosawa et al., 2016). Outro problema relevante é a mancha branca, inicialmente atribuída ao fungo *Phaeosphaeria maydis*. No entanto, a dificuldade em reproduzir os sintomas por inoculação e a subsequente descoberta da bactéria *Pantoea ananatis* associada às lesões indicaram a presença de um complexo de fitopatógenos, no qual o fungo *P. maydis* e outros agem como oportunistas após a infecção por *P. ananatis* (Arnhold, 2008; Lana et al., 2012; Costa et al., 2012). Além disso, há a cercosporiose do milho, causada pelo fungo *Cercospora zea-maydis* (Vieira et al., 2016), e a podridão de espiga, provocada por fungos do gênero *Fusarium spp.* (Almeida et al., 2021).

### 3.3 Mancha Foliar causada por *Bipolaris maydis*

A mancha foliar causada pelo fungo *Bipolaris maydis* (teleomorfo = *Cochliobolus heterostrophus*) tem sido considerada uma das doenças mais comuns e importantes da cultura do milho-pipoca no Brasil. Esta doença pode ocorrer em todo o globo, principalmente em regiões de clima tropical. A capacidade de disseminação e de estabelecimento da doença é elevada, podendo acarretar perdas significativas, visto que causa morte dos tecidos foliares. Em regiões de clima quente e úmido, a MFBM pode ocasionar perdas de produtividade que chegam a 70% em cultivos de milho comum (*Z. mays L.*). Historicamente, essa doença foi responsável por prejuízos estimados em aproximadamente US\$ 1 bilhão nos Estados Unidos durante a década de 1970, em decorrência da ampla utilização de híbridos com citoplasma T. Perdas severas associadas à doença também foram posteriormente relatadas em diferentes regiões produtoras, incluindo a China (Ullstrup, 1972; Pan et al., 2010; Ali et al., 2011; Singh et al., 2012).

*Bipolaris maydis* é classificado em três raças fisiológicas morfologicamente indistinguíveis, diferenciadas pela especificidade de virulência em genótipos de milho (*Zea mays L.*) portadores de distintos tipos de macho-esterilidade de herança citoplasmática. As raças T e C apresentam patogenicidade restrita a genótipos que possuem, respectivamente, os citoplasmas macho-estéreis T e C, originalmente derivados dos cultivares americanos macho-estéreis 'Texas' e 'Cornell'. Nesses sistemas patógeno–hospedeiro, a expressão da suscetibilidade está diretamente condicionada ao tipo de citoplasma presente no hospedeiro, evidenciando uma interação específica entre fatores citoplasmáticos do milho e determinantes de virulência do patógeno (Ullstrup, 1972; Levings, 1990; Wise et al., 2011). Em contrapartida, a raça "O" infecta genótipos férteis e macho-estéreis, embora seja variável quanto à virulência, ou seja, há genótipos com menor resistência, associada a efeito aditivo (Costa et al., 2014).

Quanto aos sintomas, as lesões são geralmente elípticas ou fusiformes, com bordas de coloração marrom escura, podendo ocorrer em todas as partes da planta, mas principalmente nas folhas, a partir das folhas inferiores. A raça "T" induz lesões ovais e relativamente maiores que as produzidas pela raça "O" em seus respectivos hospedeiros preferenciais. Os sintomas da raça "C" são caracterizados por lesões

alongadas, estreitas e necróticas (Costa et al., 2014; Ali et al., 2011; Sun et al., 2020).

O fungo produz conídios cilíndricos, fusiformes, medindo 15-20 µm de largura por 70-160 µm de comprimento, apresentando coloração marrom-olivácea. Esses conídios são majoritariamente curvos, com extremidades arredondadas e afuniladas, apresentam de 5 a 11 septos e, durante a germinação, emitem tubos germinativos em ambas as extremidades, característica bipolar que dá nome ao gênero. A forma sexual (ascógena) é raramente observada em plantas, sendo induzida em meios de cultura específicos em laboratório, com produção de 4 a 8 ascósporos, em ascas hialinas e cilíndricas. Os ascósporos, com 5 a 9 septos, são de pigmentação escura e filiformes, medindo 6-7 µm de largura por 130-340 µm de comprimento (Cota, 2022).

A infecção por *B. maydis* ocorre em condições de ar saturado de umidade, nas quais a presença de água na superfície das folhas propicia a germinação dos conídios e a penetração direta via cutícula no tecido vegetal, em temperaturas compreendidas entre 22 e 30 °C (Martinez et al., 2010). O controle da MFBM tem sido obtido por dois principais meios: químico, com a utilização de defensivos, e o genético, com a utilização de genótipos resistentes (Ye et al., 2012). Atualmente, os fungicidas comerciais registrados no Brasil pelo Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento, visando ao controle químico desta doença, baseiam-se especificamente em formulações mistas de três grupos químicos: carboxamidas, triazóis e estrobilurinas (AGROFIT, 2024). Os fungicidas são normalmente formulados em misturas caras, cujo custo de prateleira, somado ao da aplicação e aos danos por amassamento durante as pulverizações, compromete o custo de produção da cultura do milho. Ademais, por serem fórmulas de fungicidas sistêmicos de ação sítio-específica, favorecem o surgimento de biótipos do patógeno resistentes aos fungicidas, comprometendo a eficácia de controle (Raid et al., 1991; Montesinos, 2003; Ye et al., 2012).

Quanto ao controle genético da MFBM, as raças "T" e "C" têm especificidade por genótipos com citoplasma macho-estéril (CMS), sendo os genes denominados CMS-T e CMS-C, respectivamente. A resistência à raça "O" de *Bipolaris maydis* é condicionada por genes de herança nuclear. Evidencia-se que, para a raça "O", a resistência pode apresentar natureza quantitativa, com controle poligênico e efeito raça-não-específico, característica frequentemente associada à maior estabilidade

da resistência em diferentes ambientes. Alternativamente, em determinados genótipos de milho, a resistência tem sido descrita como qualitativa, sendo governada por dois genes recessivos ligados ou, em outros casos, por um único gene recessivo, evidenciando a diversidade de mecanismos genéticos envolvidos na interação hospedeiro–patógeno para essa raça. No último caso, o gene confere resistência apenas nas fases que precedem o florescimento.

No que tange aos efeitos poligênicos, estudos de QTLs em populações segregantes de milho-comum têm identificado regiões importantes relacionadas à resistência (Martins et al., 2019; Negeri et al., 2011; Balint Kurti PJ et al., 2006). Alguns loci dos cromossomos 8, 9 e 10 (Negeri et al., 2011) e dos cromossomos 3 e 9 (Balint Kurti PJ et al., 2006) foram associados à resistência poligênica à MFBM. Quanto ao controle genético da resistência à raça O, a literatura descreve ação gênica com efeitos aditivos e não aditivos, conforme os genótipos em cruzamento (Burnette e White, 1985; Lim e Hooker, 1976; Kump et al., 2011; Kurosawa et al., 2020; Santos et al., 2019).

### **3.4 Melhoramento genético para resistência a doenças de milho-pipoca**

O melhoramento genético para resistência a doenças tem como objetivo mitigar os impactos diretos e indiretos de patógenos nas culturas agrícolas, os quais representam uma ameaça significativa à segurança alimentar global. Um dos maiores desafios nesse processo reside na constante coevolução entre plantas e patógenos, em que as mutações nos organismos patogênicos frequentemente permitem que estes superem as defesas naturais das plantas. Esse ciclo dinâmico, conhecido como "corrida armamentista evolutiva", exige que as plantas desenvolvam novas estratégias de defesa para acompanhar a adaptação dos patógenos (Dodds & Rathjen, 2020). Para contornar esse problema, estratégias de melhoramento genético têm sido ferramentas valiosas no desenvolvimento de cultivares resistentes a doenças. As estratégias e metodologias adotadas por melhoristas consistem na identificação de fontes de resistência, no estudo da herança da resistência e na introdução e exploração dos genes que seriam úteis no desenvolvimento de novas cultivares resistentes (Thurow et al., 2018). Estes avanços representam um importante passo para o desenvolvimento de culturas mais resistentes a doenças, contribuindo para a sustentabilidade agrícola e a

segurança alimentar em um cenário de mudanças climáticas e pressões de produção.

Embora a resistência a doenças seja considerada uma característica secundária no que se refere aos programas de melhoramento do milho-pipoca, frente a outras características como produtividade e a capacidade de expansão (pipocamento), a busca por genótipos resistentes tem sido recentemente intensificada por pesquisadores da área no Brasil (Kurosawa et al., 2020; Saluci et al., 2023; Ferreira et al., 2024). O melhoramento genético para o controle de doenças tem avançado consideravelmente, especialmente com o uso de novas tecnologias para identificar e selecionar genes associados à resistência. Uma das principais ferramentas são os marcadores moleculares, que permitem mapear loci de resistência específicos e acelerar a seleção de plantas com características desejáveis (Pandey et al., 2022).

Tecnologias como a seleção genômica (GS) e a edição de genes via CRISPR-Cas9 também têm potencial para introduzir resistência a doenças de maneira mais precisa e eficiente. Por exemplo, a GS usa dados genéticos de populações de mapeamento para prever a resistência em indivíduos novos antes mesmo que estejam expostos a patógenos, reduzindo o tempo necessário para desenvolver cultivares resistentes (Tester & Langridge, 2010). Apesar disso, os métodos clássicos continuam indispensáveis para investigar os componentes genéticos de características complexas, especialmente em culturas como o milho-pipoca, em que a resistência a doenças foliares, como as causadas por *Bipolaris maydis* (MFBM), é essencial para a sustentabilidade agrícola.

A análise de médias de gerações tem sido amplamente utilizada no melhoramento genético de plantas como uma metodologia robusta para a avaliação dos componentes genéticos envolvidos na herança da resistência a doenças. Essa abordagem permite a decomposição dos efeitos genéticos em componentes aditivos, dominantes e epistáticos, a partir das médias e variâncias das gerações parentais,  $F_1$ ,  $F_2$  e retrocruzamentos, possibilitando a estimação de parâmetros genéticos fundamentais, como herdabilidade e grau médio de dominância, além de fornecer indicativos sobre a complexidade do controle genético dos caracteres de resistência. Estudos prévios sobre a herança da resistência a doenças em milho, conduzidos principalmente por meio de delineamentos dialélicos, têm contribuído para a compreensão geral desses mecanismos genéticos, evidenciando, em

diferentes patossistemas, a predominância de efeitos não aditivos e a natureza quantitativa da resistência (Griffing, 1956; Vencovsky e Barriga, 1992; Scapim et al., 1995; Silva et al., 2004; Hallauer et al., 2010). A análise de médias de gerações oferece uma abordagem detalhada e direcionada, contribuindo para a compreensão da base genética da resistência e para o planejamento de estratégias de seleção mais eficientes (Hallauer et al., 2010).

A transição do uso de métodos gerais para abordagens específicas, como a análise de médias de gerações, possibilita a identificação de características-chave para a seleção direta em populações segregantes. A significativa contribuição da variância aditiva indica potencial para programas de seleção recorrente, enquanto a identificação de interações epistáticas aponta para a necessidade de estratégias que explorem a complementaridade entre genes (Singh & Narayanan, 2020). Assim, o uso do delineamento genético baseado na análise de médias de gerações é essencial não apenas para melhorar a resistência a doenças, mas também para promover ganhos genéticos sustentáveis e reduzir o impacto de insumos químicos, como fungicidas, na produção agrícola.

## 4. MATERIAL E MÉTODOS

### 4.1 Material biológico (linhagens parentais de milho-pipoca)

Foram utilizadas duas linhagens endogâmicas de milho-pipoca em geração avançada de autofecundação ( $S_7$ ), pertencentes ao banco de germoplasma do programa de melhoramento genético da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF). As linhagens haviam sido previamente caracterizadas quanto à reação às principais doenças foliares da cultura, especialmente à mancha foliar causada por *Bipolaris maydis*, em avaliações conduzidas sob condições controladas de inoculação artificial.

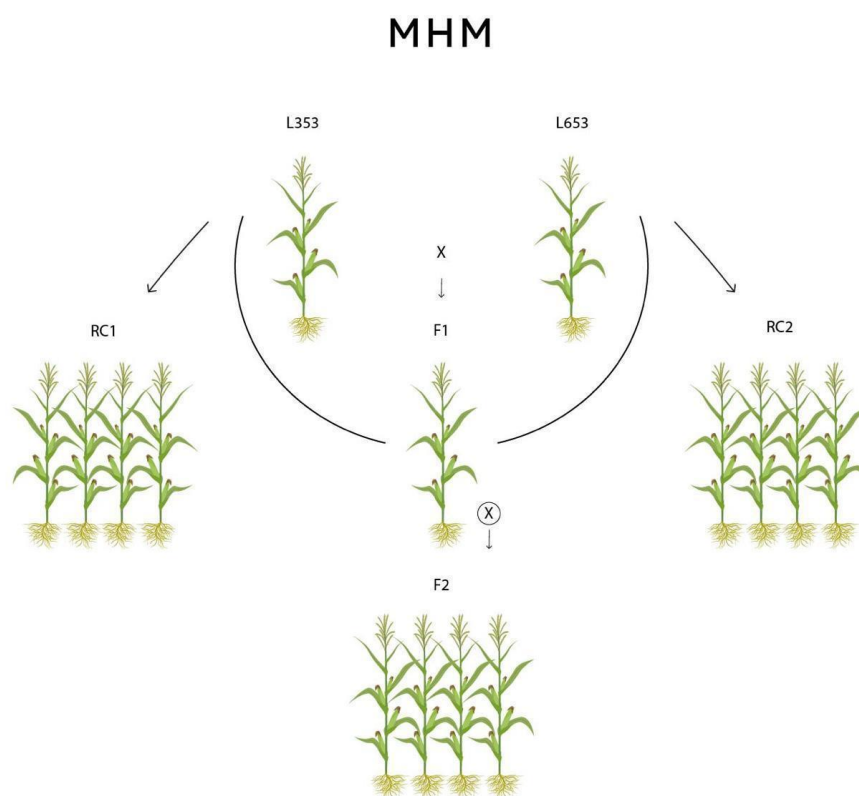
A linhagem L353, derivada da população de milho-pipoca PR-023, foi utilizada como parental resistente, apresentando menores níveis de severidade da doença. Em contraste, a linhagem L653, oriunda da população ARZM-13-050, foi utilizada como parental suscetível, em razão de apresentar maior intensidade de sintomas foliares após inoculação com o patógeno. A escolha dessas linhagens contrastantes quanto ao nível de resistência visou maximizar a expressão da variabilidade genética para o caráter, possibilitando a obtenção de gerações segregantes adequadas para o estudo da herança genética da resistência à mancha foliar causada por *B. maydis* por meio da análise de médias de gerações (Ferreira et al., 2024).

## 4.2 Delineamento genético e obtenção das gerações

Para o estudo de herança foi utilizado o delineamento genético de análise de médias de gerações, composto por seis gerações, sendo  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $RC_1$  e  $RC_2$  (Figura 1). A obtenção das sementes de cada geração foi realizada em duas etapas. No primeiro ciclo de obtenção, as plantas de cada linhagem foram cultivadas separadamente em vasos com capacidade de 25 L, preenchidos com substrato composto por solo, areia e esterco bovino na proporção de 3:1:1, em casa de vegetação pertencente ao Laboratório de Entomologia e Fitopatologia da UENF. A geração  $F_1$  foi obtida por cruzamento manual entre plantas da linhagem L353 (Pai1 - parental feminino) e plantas da linhagem L653 (Pai2 - parental masculino), durante os meses de setembro a dezembro de 2024. No ano seguinte, plantas das linhagens parentais e do híbrido  $F_1$  foram cultivadas para a obtenção das demais gerações. A geração  $F_2$  foi obtida pela autofecundação de plantas  $F_1$  ( $F_1 \times F_1$ ). As gerações  $RC_1$  e  $RC_2$  foram obtidas pelo cruzamento entre plantas  $F_1$  e plantas da linhagem L353 ( $F_1 \times L353$ ) e L653 ( $F_1 \times L653$ ), respectivamente.

As datas de semeadura das linhagens foram pré-planejadas de acordo com o tempo necessário para o florescimento, garantindo a sincronia das linhagens em cruzamento. No estágio de florescimento masculino e feminino, foram realizadas polinizações de forma manual para cada par de linhagens. Para que a polinização não ocorresse ao acaso, as espigas das plantas foram cobertas com saco plástico antes da liberação do estilo-estigma e os pendões maduros cobertos com saco de papel "Kraft" um dia antes de realizar a polinização para garantir a coleta de pólen somente da mesma planta, visto que o pólen perde sua viabilidade após oito horas.

Na segunda etapa, seguindo a mesma metodologia de cultivo e polinização, plantas de cada linhagem e da geração  $F_1$  foram cultivadas em casa de vegetação, para a obtenção das gerações  $F_2$ ,  $RC_1$  e  $RC_2$ . A geração  $F_2$  foi obtida pela autofecundação de plantas  $F_1$  ( $F_1 \times F_1$ ). As gerações  $RC_1$  e  $RC_2$ , foram obtidas pelo cruzamento entre plantas  $F_1$  com plantas das diferentes linhagens:  $F_1 \times P_1$  e  $F_1 \times P_2$ , respectivamente (Figura 1).



**Figura 1** - Esquema das etapas de cruzamentos utilizadas para a obtenção das populações de milho-pipoca destinadas à análise de médias de gerações, visando ao estudo da herança da resistência à mancha foliar causada por *B. maydis*.

### 4.3 Experimento

As seis gerações obtidas foram avaliadas em experimento conduzido em casa de vegetação, sob inoculação, durante o primeiro semestre de 2025, na Unidade de Apoio à Pesquisa (UAP), da UENF, em Campos dos Goytacazes – RJ. Foram avaliadas, ao todo, 490 plantas, sendo 30 plantas da linhagem parental  $P_1$ , 30 plantas da linhagem parental  $P_2$ , 30 plantas da geração  $F_1$ , 200 plantas da geração  $F_2$ , 100 plantas da geração  $RC_1$  e 100 plantas da geração  $RC_2$ , divididas em 5 (cinco) blocos instalados em área com dimensões aproximadas de 15 m de comprimento por 6 m de largura.

A disposição das gerações dentro de cada bloco foi realizada de forma sistematizada, mantendo-se constante o número de unidades experimentais por geração em todas as repetições. Entretanto, a posição espacial das gerações foi deliberadamente alternada entre os blocos, com o objetivo de minimizar possíveis

efeitos de gradientes ambientais, tais como variações de luminosidade, umidade, temperatura e circulação de ar ao longo da área experimental. Essa estratégia de redistribuição espacial das gerações entre os blocos contribuiu para reduzir erros sistemáticos associados à posição das parcelas, aumentando a confiabilidade das comparações fenotípicas e das inferências genéticas realizadas.

As gerações parentais ( $P_1$  e  $P_2$ ) e a geração  $F_1$  foram representadas por menor número de vasos devido à reduzida variabilidade genética esperada nesses materiais, enquanto as populações  $RC_1$  e  $RC_2$  foram ampliadas para permitir melhor representação dos indivíduos retrocruzados. A geração  $F_2$  foi representada pelo maior número de unidades experimentais, em razão da elevada segregação genética característica dessa população, permitindo maior acurácia na estimação de parâmetros genéticos e biométricos de interesse para o programa de melhoramento.

A organização experimental adotada permitiu adequada representatividade das populações avaliadas, bem como maior controle da variabilidade experimental, fornecendo condições estatisticamente robustas para a avaliação dos caracteres fenotípicos e para as análises genético-biométricas subsequentes.

Para o cultivo das plantas foram utilizados vasos plásticos preenchidos com 5 L de substrato composto por uma mistura de solo, areia e esterco bovino, na proporção de 3:1:1, acrescida de 5 g de N-P-K 04-14-08. No momento da semeadura foram dispostas três sementes por vaso a 2 cm de profundidade. Quinze dias após a semeadura, foi realizado o desbaste deixando apenas uma planta em cada vaso, e foi adicionado mais 1 g de ureia por vaso. O controle de lagartas do complexo *Spodoptera spp.* foi efetuado com a utilização do inseticida Engeo Pleno™, em duas aplicações na dose de 1 mL L<sup>-1</sup>.

A casa de vegetação utilizada possui as laterais protegidas com tela do tipo sombrite preto com 30% de sombreamento e cobertura do mesmo tipo, sendo, portanto, o seu interior exposto à pluviosidade e ao orvalho, especialmente nos períodos noturnos, o que contribui para a manutenção de elevada umidade relativa do ar. A temperatura e a umidade relativa do ar no ambiente interno da casa de vegetação foram monitoradas durante a inoculação. A temperatura média na casa de vegetação permaneceu na faixa de aproximadamente  $24 \pm 2$  °C, com umidade relativa média de  $97 \pm 2\%$ . Adicionalmente, buscou-se manter elevada a umidade no ambiente, durante a madrugada após a inoculação, visando favorecer a

germinação dos conídios, a infecção e o desenvolvimento dos sintomas. Para isso, foi realizado o umedecimento periódico da superfície arenosa do piso da casa de vegetação por meio da aplicação de água, com o objetivo de elevar a umidade relativa do ar e prolongar o período de molhamento no microambiente experimental, criando condições mais favoráveis ao estabelecimento do patógeno.

#### 4.4 Inoculação e quantificação dos sintomas

Previamente à inoculação das plantas, foi realizado o teste de viabilidade dos conídios de *B. maydis*, com o objetivo de assegurar a qualidade fisiológica e o potencial infectivo do inóculo utilizado no experimento. A capacidade germinativa dos conídios influencia diretamente a eficiência da infecção, a uniformidade do estabelecimento da doença e a confiabilidade das avaliações fenotípicas subsequentes. Para isso, uma alíquota da suspensão de conídios foi distribuída sobre placas de Petri contendo meio ágar-água e incubada em câmara de crescimento sob temperatura controlada de  $25 \pm 2$  °C e escuridão total por 48 h. Posteriormente, procedeu-se à avaliação da germinação dos conídios em microscopia óptica, considerando-se germinados aqueles que apresentaram tubo germinativo com comprimento igual ou superior ao diâmetro do conídio. A partir da contagem do número de conídios germinados e não germinados, foi determinada a porcentagem de viabilidade da suspensão, sendo esta utilizada como critério para validação da qualidade do inóculo empregado nas inoculações.

Utilizou-se, para a inoculação, o isolado “CF/UENF 496” do fungo *B. maydis*, coletado no município de Alegre-ES, isolado a partir de lesões típicas do fungo em folhas de milho-pipoca e caracterizado quanto à sua morfologia e patogenicidade (Ramos et al., 2023), o qual se encontra mantido em água destilada esterilizada pelo método Castellani, no Laboratório de Clínica Fitossanitária da UENF.

O isolado de *Bipolaris maydis* foi inicialmente repicado para dez (10) placas de Petri contendo meio de cultivo extrato de malte-ágar (MEA). As placas foram incubadas em câmara tipo BOD, mantidas a  $25 \pm 1$  °C, sob ausência total de luz, por um período de 30 dias, condição favorável ao crescimento micelial e à manutenção da viabilidade do patógeno, conforme protocolos amplamente utilizados para fungos fitopatogênicos (Dhingra e Sinclair, 1995; Leslie e Summerell, 2006).

Uma nova repicagem para 190 placas foi realizada com o intuito de preparar a quantidade adequada de suspensão para todas as unidades experimentais. Após

30 dias foi preparada uma suspensão de conídios, mediante a adição de aproximadamente 30 mL de água destilada em cada placa, seguida de raspagem superficial com auxílio de um pincel. A suspensão obtida em cada placa foi reunida e ajustada para a concentração  $1 \times 10^4$  conídios mL<sup>-1</sup> e, posteriormente, pulverizada sobre as plantas com auxílio de um borrifador manual, ao final do entardecer, entre 18 e 20 h.

A inoculação foi realizada aos 30 dias após a semeadura, período em que as plantas apresentavam cerca de seis a sete folhas totalmente expandidas. Com o auxílio de borrifador manual foram pulverizados cerca de 8 mL da suspensão em cada planta, recobrando toda a parte aérea. Após a inoculação, foi realizado o monitoramento diário das plantas até o surgimento dos sintomas, quando foram iniciadas as avaliações. A avaliação da severidade da doença foi realizada na 6ª folha expandida de cada planta aos 7, 14 e 21 dias após o aparecimento dos primeiros sintomas, de forma visual e com auxílio da escala diagramática proposta por James (1971) para MFBM.

#### 4.5 Análise estatística

Os resultados obtidos foram submetidos à análise de variância e à comparação de médias. A análise de variância foi realizada utilizando-se os recursos computacionais do programa GENES (Cruz, 2013), empregando-se o modelo genético-estatístico:

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

em que:

$Y_{ij}$  = valor fenotípico da ij-ésima observação referente ao i-ésimo genótipo no j-ésimo bloco;

$\mu$  = média geral da característica;

$g_i$  = efeito do i-ésimo genótipo;

$b_j$  = efeito do j-ésimo bloco; e

$\xi_{ij}$  = erro experimental médio.

Detectado o efeito significativo das gerações pelo teste F ( $p \leq 0,05$ ), procedeu-se à comparação de médias entre as gerações pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade, permitindo a discriminação estatística do comportamento das diferentes populações quanto à severidade da doença. Também foi possível quantificar os parâmetros genéticos com base nas expressões descritas por Cruz et al. (2006), incluindo variância fenotípica, variância ambiental na geração  $F_2$ ,

variância genotípica na  $F_2$ , variância aditiva e variância devida aos desvios de dominância na  $F_2$ . Além disso, foram calculadas as herdabilidades no sentido amplo e no sentido restrito, o grau médio de dominância considerando médias e variâncias, o número mínimo de genes envolvidos no caráter, a heterose ou vigor híbrido e a heterobeltiose em relação ao pai superior, fornecendo uma base detalhada para compreender a genética da resistência avaliada

Os dados de severidade também foram submetidos à análise de médias via modelo completo, com seis parâmetros, e modelo reduzido, com três parâmetros, conforme apresentado por Cruz et al. (2006). Para o modelo completo, foram considerados os efeitos da média ( $\hat{m}$ ), aditivo ( $\hat{a}$ ), dominante ( $\hat{d}$ ) e epistáticos: aditivo  $\times$  aditivo ( $\hat{a}\hat{a}$ ), aditivo  $\times$  dominante ( $\hat{a}\hat{d}$ ) e dominante  $\times$  dominante ( $\hat{d}\hat{d}$ ). Além disso, o modelo reduzido foi aplicado considerando o efeito da média ( $\hat{m}$ ), aditivo ( $\hat{a}$ ) e dominante ( $\hat{d}$ ).

Para ambos os modelos, foi considerado:

$\hat{m}$  = média de todos os possíveis homozigotos, considerando todos os genes que controlam a característica;

$\hat{a}$  = medida dos efeitos aditivos de todos os genes que controlam a característica;

$\hat{d}$  = medida dos desvios da dominância de todos os genes que controlam a característica.

$\hat{a}\hat{a}$  = medida de todas as interações aditiva  $\times$  aditiva entre dois genes, considerando-se todos os genes que controlam a característica;

$\hat{a}\hat{d}$  = medida de todas as interações aditiva  $\times$  dominante entre dois genes, considerando-se todos os genes que controlam a característica;

$\hat{d}\hat{d}$  = medida de todas as interações dominante  $\times$  dominante entre dois genes considerando-se todos os genes que controlam o caráter.

Todas as análises foram realizadas com o auxílio do aplicativo computacional em genética e estatística GENES (Cruz, 2013) e do aplicativo computacional R (R core Team, 2024).

## 5. RESULTADOS

Observou-se que a severidade 2 apresentou maior discriminação entre os genótipos e as populações avaliadas, refletida por maior significância estatística entre tratamentos, menor coeficiente de variação experimental e melhor ajuste aos modelos genéticos empregados na análise de médias de gerações. Adicionalmente, a severidade 2 apresentou variâncias mais homogêneas entre as populações e maior estabilidade dos efeitos genéticos estimados, quando comparada às demais avaliações, que apresentaram, respectivamente, menor expressão dos sintomas nas avaliações iniciais e possível influência de senescência foliar nas avaliações tardias.

Em função desses critérios estatísticos e biológicos, a variável severidade 2 foi considerada a mais adequada para representar a resistência a *B. maydis* no presente estudo. Dessa forma, embora a severidade 2 corresponda à segunda época de avaliação, essa variável será doravante tratada simplesmente como severidade ao longo da dissertação, por representar de maneira mais consistente e informativa o comportamento genético das populações analisadas.

### 5.1 Análise de variância e comparações de médias das diferentes gerações

A resistência a *Bipolaris maydis*, avaliada por meio da severidade da doença, apresentou variação significativa entre os tratamentos, evidenciando a existência de efeito genético significativo para o caráter avaliado.

**Tabela 1.** Resumo da análise de variância para severidade da mancha foliar causada por *Bipolaris maydis* em seis gerações de milho-pipoca ( $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $RC_1$  e  $RC_2$ ), avaliadas sob inoculação artificial em condições de casa de vegetação.

	<b>GL</b>	<b>QM</b>	<b>Pr &gt; Fc</b>
<b>Tratamento</b>	5	18,0311	0
<b>Bloco</b>	4	0,1782	0,60244
<b>Resíduo</b>	20	0,2554	
<b>Total</b>	29		

CV = 21,09 %

O coeficiente de variação experimental foi elevado, de 21,09%, mas pode ser considerado compatível com avaliações de severidade de doenças foliares, especialmente em patossistemas necrotróficos, nos quais valores elevados de coeficiente de variação experimental são frequentemente relatados, uma vez que a natureza destrutiva do patógeno e a dinâmica do progresso da doença contribuem para maior heterogeneidade dos dados (CAMPBELL; MADDEN, 1990; AMORIM et al., 2018). Os pressupostos do modelo estatístico também foram plenamente atendidos, uma vez que os resíduos apresentaram distribuição normal pelo teste de normalidade dos resíduos de Shapiro–Wilk a 5% de significância, resultando em  $p = 0,07965$ , e as variâncias foram consideradas homogêneas entre as gerações pelo teste de homogeneidade de variância de O’Neill–Matthews a 5% de significância, com  $p = 0,28259$ , garantindo a robustez necessária às inferências realizadas a partir da comparação de médias e sustentando a aplicação da análise de médias de gerações.

Diante da significância do efeito de tratamentos detectada na análise de variância, procedeu-se à avaliação detalhada do comportamento médio das gerações (Tabela 2).

**Tabela 2.** Descrição das gerações de milho-pipoca, número de indivíduos avaliados, médias e variâncias da severidade da mancha foliar causada por *Bipolaris maydis* aos 14 dias após a inoculação (DAI).

Gerações	Genótipo	Nº Indivíduos	Média	Variância
P <sub>1</sub>	L353 (Resistente)	30	0,326667 d	0,116507
P <sub>2</sub>	L653 (Suscetível)	30	5,533333 a	1,136783
F <sub>1</sub>	L353 × L653	30	1,703333 c	0,418955
F <sub>2</sub>	F1 × F1	197	1,994924 c	2,175892
RC <sub>1</sub>	F1 × L353	100	1,137 cd	1,674678
RC <sub>2</sub>	F1 × L653	100	3,69 b	2,620101

\*Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si, pelo teste Tukey, a 5% de probabilidade.

O genitor P<sub>1</sub> (L353) apresentou severidade média consideravelmente baixa (0,33%), sendo classificado no grupo estatístico de maior resistência, confirmando sua caracterização como genitor resistente. Em contraste, o genitor P<sub>2</sub> (L653) apresentou a maior média de severidade (5,53%), isolado no grupo estatístico mais suscetível, evidenciando forte contraste fenotípico entre os genitores (Tabela 2). Essa ampla divergência parental atende a um requisito fundamental da análise de médias de gerações, garantindo a capacidade de discriminação dos efeitos genéticos envolvidos no controle do caráter.

O contraste acentuado entre os parentais está em acordo com estudos que utilizaram genitores divergentes para resistência à mancha foliar do milho, nos quais a escolha criteriosa dos parentais foi determinante para o sucesso da análise de médias de gerações (Carson, 1995; Hallauer et al., 2010). Trabalhos conduzidos por Carson (2006) e Mideros et al. (2014) demonstram que a presença de parentais contrastantes aumenta substancialmente a sensibilidade do método para detectar os efeitos genéticos associados à resistência quantitativa.

A geração F<sub>1</sub> (L353 × L653) apresentou severidade média de 1,70%, estatisticamente inferior à de P<sub>2</sub> e substancialmente superior à de P<sub>1</sub>, sendo classificada em grupo intermediário (Tabela 2). A posição fenotípica da F<sub>1</sub>, deslocada em direção ao genitor resistente e distante da média aritmética dos

genitores, indica que a resistência não se comporta de forma puramente aditiva, sugerindo a atuação de efeitos de dominância favorecendo a expressão da resistência. Esse comportamento é consistente com a redução expressiva da severidade no híbrido, mesmo na presença de alelos de suscetibilidade oriundos de  $P_2$ . Em análises semelhantes, Carson e Hooker (1981) e Poland e Nelson (2011) observaram que a geração  $F_1$  frequentemente expressa redução expressiva da severidade em relação ao genitor suscetível, refletindo a atuação de efeitos genéticos não aditivos. No entanto, assim como no presente trabalho, esses autores ressaltam que o posicionamento intermediário da  $F_1$ , sem equivalência ao parental resistente, indica que a resistência não é completamente dominante, característica típica de caracteres poligênicos associados a esta forma de interação.

A população  $F_2$ , composta por 197 indivíduos, apresentou severidade média de 1,99%, estatisticamente semelhante à da  $F_1$ , porém com aumento da média e expressivo incremento da variância (2,17%) (Tabela 2). Esse resultado reflete diretamente o processo de segregação genética e de recombinação dos alelos após a perda da heterozigosidade, o que se reflete diretamente na dispersão fenotípica da população. A manutenção da média da  $F_2$  em nível estatístico semelhante ao da  $F_1$  indica que, embora haja segregação, os efeitos genéticos responsáveis pela resistência continuam exercendo influência relevante sobre a média populacional, sugerindo predominância de efeitos não aditivos no controle da resistência. O comportamento observado na geração  $F_2$  reforça a interpretação de controle genético quantitativo da resistência.

Embora a média de severidade da  $F_2$  tenha se mantido próxima à da geração  $F_1$ , verificou-se uma ampliação expressiva da variância fenotípica, característica típica de populações segregantes submetidas à recombinação gênica. Estudos que avaliaram resistência a doenças foliares em milho, utilizando tanto abordagens biométricas quanto genômicas, relatam padrão semelhante, o qual reflete a segregação simultânea de múltiplos loci associados ao caráter (Poland et al., 2019; Yang et al., 2021). Esses autores destacam que esse comportamento é indicativo de uma arquitetura genética complexa, na qual alelos de pequeno e médio efeito contribuem de forma cumulativa para a expressão fenotípica da resistência.

Resultados obtidos por Mideros et al. (2020) e Xiao et al. (2022), ao analisarem populações  $F_2$  e famílias derivadas, demonstram que a ampliação da variância fenotípica nessas gerações é fortemente associada à recombinação de regiões genômicas envolvidas em mecanismos de defesa basal e respostas quantitativas ao patógeno. Esse comportamento observado é consistente com evidências de que a resistência à MFBM é governada por um conjunto de genes distribuídos ao longo do genoma.

As gerações de retrocruzamento apresentaram respostas fenotípicas significativamente contrastantes. O  $RC_1$  ( $F_1 \times L353$ ), que apresentou severidade média de 1,14%, estatisticamente inferior à de  $F_2$  e mais próxima à do genitor resistente  $P_1$ , evidencia a redução consistente da severidade com o aumento da proporção genômica de alelos favoráveis à resistência (Tabela 2). Esse comportamento confirma a contribuição efetiva do genitor resistente na modulação da expressão do caráter quando reintroduzido nas populações.

No sentido oposto, o  $RC_2$  ( $F_1 \times L653$ ) apresentou severidade média de 3,69%, significativamente superior à de  $F_1$ ,  $F_2$  e  $RC_1$ , aproximando-se do comportamento do genitor suscetível. Além do aumento da média, essa geração apresentou elevada variância (2,62%), refletindo a ampla dispersão fenotípica associada à maior frequência de alelos de suscetibilidade (Tabela 2, Figura 2). O contraste acentuado entre  $RC_1$  e  $RC_2$  reforça a assimetria genética entre os genitores e evidencia o impacto direto da composição genômica na expressão da resistência.

A redução significativa da severidade média no  $RC_1$  indica que o aumento da proporção de alelos favoráveis à resistência promove efeito fenotípico mensurável e consistente. Esse resultado é compatível com o pressuposto clássico de que, em caracteres quantitativos, a recuperação parcial do genoma do parental resistente tende a deslocar a média populacional em direção à resistência, mesmo na presença de segregação residual (Mather & Jinks, 1982; Bernardo, 2020).

Resultados semelhantes foram relatados em estudos recentes que avaliaram retrocruzamentos para resistência a doenças foliares em milho. Li et al. (2019), ao analisarem gerações de retrocruzamentos derivadas de genitores contrastantes para mancha foliar, observaram que o retrocruzamento com o genitor resistente resultou em redução significativa da severidade, ainda que sem completa recuperação do fenótipo parental, comportamento atribuído à natureza poligênica

da resistência. De forma semelhante, Xiao et al. (2022) reportaram que populações RC direcionadas ao parental resistente apresentaram médias intermediárias, porém estatisticamente mais próximas do genitor resistente, refletindo a contribuição cumulativa de múltiplos loci favoráveis.

Em contraste, o RC<sub>2</sub> (F<sub>1</sub> × L653), que apresentou severidade média elevada, significativamente superior às observadas em F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub> e RC<sub>1</sub>, aproximase do comportamento do genitor suscetível. Esse deslocamento acentuado da média evidencia que o retorno de alelos do parental suscetível exerce impacto expressivo sobre a expressão do caráter, sugerindo que alelos associados à suscetibilidade apresentam efeito genético relevante, possivelmente dominante ou parcialmente dominante. Trabalhos recentes indicam que, em doenças foliares do milho, alelos de suscetibilidade podem ter contribuição fenotípica marcante, sobretudo quando associados a genes de defesa basal e vias metabólicas centrais da resposta ao patógeno (Poland et al., 2019; Technow et al., 2021).

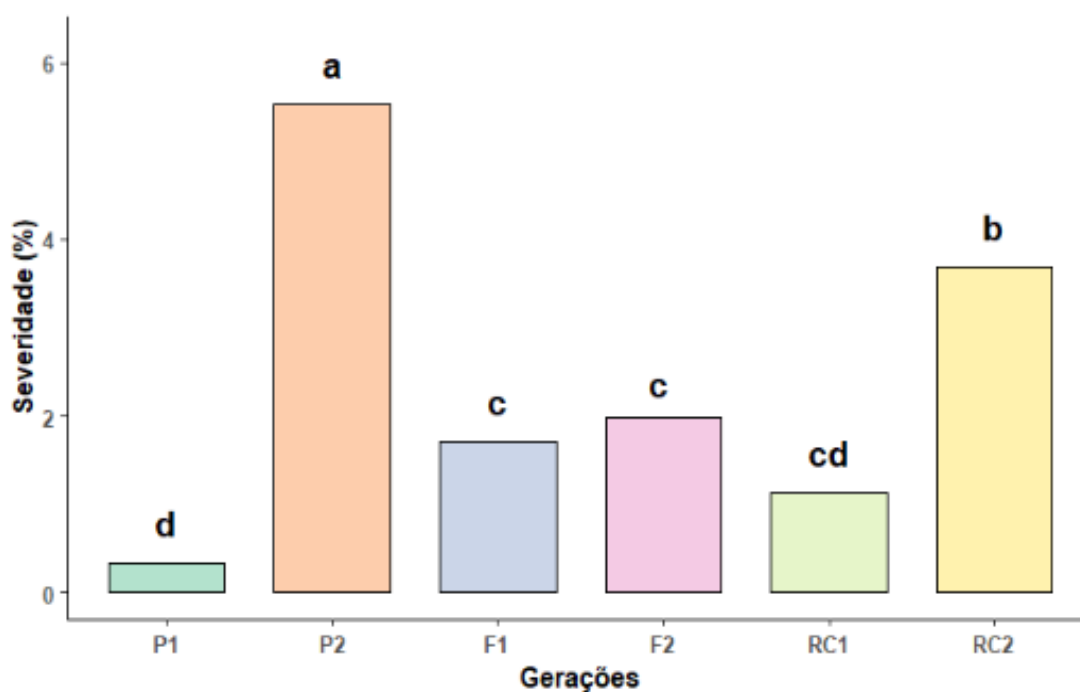
Além do aumento da média, a elevada variância observada no RC<sub>2</sub> (2,62%) reforça a complexidade da arquitetura genética envolvida. A ampla dispersão fenotípica indica que, mesmo com maior proporção genômica do parental suscetível, a população mantém segregação para loci de resistência e suscetibilidade, resultando em ampla heterogeneidade fenotípica. Esse padrão tem sido descrito em estudos que combinaram retrocruzamentos e análises quantitativas, nos quais populações RC direcionadas ao genitor suscetível apresentaram maior variabilidade, refletindo a recombinação entre alelos de efeito contrastante (Yang et al., 2021; Mideros et al., 2020).

O contraste acentuado entre RC<sub>1</sub> e RC<sub>2</sub> evidencia ainda a assimetria genética entre os genitores utilizados, aspecto considerado altamente informativo na análise de médias de gerações. Segundo Bernardo (2020), quanto maior a divergência genética entre os parentais, mais pronunciadas tendem a ser as diferenças entre retrocruzamentos, especialmente em caracteres fortemente influenciados por efeitos não aditivos. Nesse contexto, os resultados obtidos sugerem que a resistência a *B. maydis* neste material é modulada não apenas pela frequência de alelos favoráveis, mas também por interações genéticas que amplificam o efeito do genitor recorrente.

Do ponto de vista do melhoramento genético, o comportamento observado nos retrocruzamentos indica que estratégias baseadas exclusivamente em

introgressão simples podem resultar em ganhos graduais, porém limitados, para a resistência. A redução consistente da severidade no RC<sub>1</sub> demonstra a efetividade do genitor resistente como fonte de alelos favoráveis, enquanto o desempenho do RC<sub>2</sub> evidencia o risco de perda de resistência quando alelos de suscetibilidade são reintroduzidos em maior frequência. Esses resultados convergem com as evidências que apontam a exploração de efeitos não aditivos, por meio do desenvolvimento de híbridos ou esquemas de seleção recorrente, como alternativas mais eficientes para o manejo de doenças foliares em milho (Poland & Rutkoski, 2016; Technow et al., 2021).

A comparação de médias pelo teste de Tukey a 5% de significância revelou um gradiente claro e biologicamente consistente de resistência e suscetibilidade entre as gerações (Figura 2).



**Figura 2:** Severidade média (%) da mancha foliar causada por *B. maydis* nas gerações P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2. Barras representam as médias de severidade, e letras distintas indicam diferenças estatisticamente significativas entre as gerações pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

## 5.2 Análise quantitativa baseada em variâncias e parâmetros genéticos para a severidade

A análise de variância evidenciou efeito significativo ( $p \leq 0,05$ ) entre as gerações avaliadas para a severidade da MFBM, confirmando a existência de variabilidade fenotípica entre os parentais, a geração  $F_1$ , a população segregante  $F_2$  e os retrocruzamentos. Este resultado sustenta a condução das análises subsequentes baseadas em médias e variâncias e na estimação de parâmetros genéticos. A partir dessas estimativas das gerações, foram obtidos os parâmetros genéticos descritos na Tabela 3.

**Tabela 3.** Estimativas de componentes de variância fenotípica, genotípica aditiva e de dominância, herdabilidade, grau médio de dominância e número efetivo de genes associados à severidade da mancha foliar causada por *Bipolaris maydis* na população segregante  $F_2$  de milho-pipoca.

Parâmetro	Estimativa
Variância fenotípica ( $\sigma^2 f$ )	2,175892
Variância de ambiente ( $\sigma^2 w$ ) $F_2$	0,116507
Variância genotípica ( $\sigma^2 g$ )	2,059385
Variância aditiva ( $\sigma^2 a$ )	0,057006
Variância de dominância ( $\sigma^2 d$ )	2,00238
Herdabilidade no sentido amplo ( $h^2 a$ )	94,645558
Herdabilidade no sentido restrito ( $h^2 r$ )	2,619886
Heterose	-1,226667
Heterobeltiose P1	1,376667
Grau médio de dominância (Médias)	0,471191
Grau médio de dominância (Variâncias)	8,381626
Número de genes	173,688144

Os parâmetros estimados para a resistência a *B. maydis* evidenciam que a variância fenotípica total da população (2,1759) é composta majoritariamente (aproximadamente 95%) pela variância genética (2,0594), enquanto a variância ambiental estimada a partir da população  $P_2$  apresenta magnitude consideravelmente inferior, de 0,1165, ou aproximadamente 5%. A elevada

proporção da variância genética indica que a resistência à mancha foliar causada por *B. maydis* é fortemente determinada por fatores genéticos no material avaliado. A contribuição genética superior a 90% da variância total revela que, nas condições experimentais adotadas, a influência ambiental sobre a expressão do caráter foi relativamente limitada, conferindo elevada confiabilidade às avaliações fenotípicas e robustez às estimativas obtidas. Resultados semelhantes têm sido relatados para doenças foliares do milho quando avaliadas sob condições controladas de inoculação e ambiente, como observado por Carson (1995) e Balint-Kurti et al. (2007).

A decomposição da variância genética revela predominância clara da variância de dominância (97,3%) em relação à variância aditiva (2,77%), cuja estimativa foi bastante reduzida (0,0570). Essa assimetria entre os componentes genéticos indica que a expressão da resistência a *B. maydis* é fortemente condicionada a efeitos não aditivos, especialmente dominância, enquanto a contribuição aditiva direta para a variação fenotípica é limitada. A baixa magnitude da variância aditiva indica também que poucos efeitos gênicos de ação fixa contribuíram para a variação observada, sugerindo que a resistência a *B. maydis* neste germoplasma apresenta natureza quantitativa complexa, com forte dependência da interação alélica em condição heterozigótica.

Carson e Hooker (1981) observaram que a resistência parcial a *B. maydis* era condicionada por múltiplos loci com efeitos de dominância incompleta e epistasia, resultando em desempenho intermediário ou superior das gerações híbridas em relação aos genitores. Da mesma forma, Jenkins et al. (2004) relataram predominância de efeitos de dominância e epistasia na resistência a doenças foliares, especialmente em materiais tropicais.

A herdabilidade em sentido amplo ( $H^2$ ) apresentou valor elevado, estimado em 94,65%, indicando que a quase totalidade da variância fenotípica observada para a severidade é de origem genética. Esse resultado evidencia que o ambiente exerceu influência relativamente pequena sobre a expressão do caráter nas condições experimentais adotadas, o que reforça a consistência das avaliações fenotípicas e a confiabilidade das estimativas genéticas obtidas. A elevada  $H^2$  confirma que a resistência à MFBM é um caráter fortemente controlado geneticamente no material avaliado, refletindo a ampla divergência entre os genitores e a expressão diferenciada das gerações derivadas dos cruzamentos.

Em contraste, a herdabilidade em sentido restrito ( $h^2$ ) apresentou valor bastante reduzido, com estimativa de apenas 2,62%, revelando que uma fração muito pequena da variância genética total é atribuída a efeitos aditivos. Esse resultado indica que a maior parte da variabilidade genética associada à resistência não está diretamente relacionada a alelos com efeito fixável por seleção, mas sim a efeitos não aditivos, principalmente de dominância, conforme evidenciado pela decomposição da variância genética. A discrepância acentuada entre  $H^2$  e  $h^2$  demonstra que, embora o caráter apresente elevado controle genético, a natureza desse controle é predominantemente não aditiva.

Esse comportamento tem implicações diretas nas estratégias de melhoramento. Conforme destacado por Falconer e Mackay (1996) e Cruz et al. (2012), baixos valores de herdabilidade restrita limitam a eficiência da seleção fenotípica em gerações iniciais, especialmente em populações com alto nível de heterozigosidade, como a  $F_2$ .

A heterose estimada indica redução da severidade na  $F_1$  em relação à média dos parentais, evidenciando efeito favorável da heterozigose sobre a expressão da resistência. Entretanto, a heterobeltiose positiva em relação ao genitor resistente (1,376667) demonstra que a  $F_1$  não superou o parental  $P_1$ , caracterizando ausência de sobredominância e indicando que a superioridade do híbrido é limitada ao contraste com a média parental. Esse padrão é clássico de dominância parcial direcionada para resistência, no qual alelos favoráveis apresentam efeito dominante incompleto.

O grau médio de dominância baseado nas médias (0,471191) confirma quantitativamente esse comportamento, pois valores entre 0 e 1 indicam dominância parcial no sentido do alelo que reduz a severidade. Esse resultado é coerente com o posicionamento fenotípico intermediário da  $F_1$  e sugere que a substituição gênica entre os parentais altera a média do caráter de forma direcional, porém sem expressão dominante plena. Do ponto de vista biométrico, isso implica que parte relevante da divergência entre  $P_1$  e  $P_2$  está associada a efeitos aditivos acompanhados de dominância incompleta.

Em contraste, o grau médio de dominância estimado a partir das variâncias (8,381626) foi extremamente elevado, revelando forte contribuição de componentes não aditivos para a variabilidade nas gerações segregantes. Valores dessa magnitude, superiores à unidade, geralmente indicam que a variância de

dominância e possivelmente interações epistáticas não totalmente capturadas exercem papel preponderante na dispersão fenotípica. Essa diferença marcante entre as estimativas obtidas por médias e por variâncias sugere que, embora a dominância não desloque intensamente a média populacional, ela amplifica substancialmente a variabilidade entre indivíduos, especialmente na  $F_2$  e nos retrocruzamentos. Tal padrão é típico de caracteres quantitativos complexos sob controle multigênico com efeitos de dominância heterogêneos entre loci.

Além disso, o elevado número estimado de genes envolvidos reforça o caráter poligênico da resistência, corroborando relatos de que a resistência a *B. maydis* é governada por múltiplos genes de pequeno efeito, distribuídos ao longo do genoma, frequentemente associados a QTLs de resistência parcial e durável (Balint-Kurti et al., 2010).

Os resultados obtidos sugerem que as estratégias baseadas na exploração de efeitos não aditivos, como o desenvolvimento e a avaliação de híbridos, tendem a ser mais eficientes para o incremento da resistência à mancha foliar causada por *B. maydis*. Alternativamente, a condução da seleção em gerações mais avançadas, após maior fixação dos alelos favoráveis e redução da variância de dominância, pode aumentar gradativamente a contribuição aditiva e melhorar a resposta à seleção, conforme observado por Hallauer, Carena e Miranda Filho (2010).

### **5.3 Análise quantitativa baseada nas médias via modelo completo e reduzido para a severidade**

O ajuste do modelo completo aditivo–dominante–epistático às médias de severidade da mancha foliar causada por *B. maydis*, avaliadas nas gerações de milho-pipoca, evidenciou que a expressão fenotípica do caráter é determinada por uma combinação complexa de efeitos genéticos, com contribuições diferenciadas dos componentes aditivos, dominantes e epistáticos. A estimativa do efeito médio ( $\hat{m} = 1,2557$ ), estatisticamente significativa, indica que o modelo descreveu adequadamente o nível basal de severidade observado no conjunto das gerações, servindo como referência para a quantificação dos desvios genéticos associados aos demais parâmetros do modelo (Tabela 4).

**Tabela 4** - Estimativas dos parâmetros genéticos, variâncias e teste t para o modelo completo (aditivo-dominante-epistático) e decomposição não ortogonal da soma de quadrados (SQ) pelo método de Gauss, contribuição relativa (CR) e R-quadrado geral ( $R^2$ ) dos parâmetros, para o modelo, ajustado com base nas médias da severidade avaliada no ensaio de reação à MFBM em seis gerações de milho-pioca ( $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $RC_1$  e  $RC_2$ ).

Parâmetro	Estimativa	Variância	Teste t
$\hat{m}$	1,255695	0,358957	2,095863 *
$\hat{a}$	-2,603333	0,010444	-25,473855 **
$\hat{d}$	2,509276	2,360971	1,633063 ns
aa	1,674305	0,348513	2,836121 **
ad	0,100667	0,213567	0,21783 ns
dd	-2,061638	0,961524	-2,102482 *
Parâmetro	SQ	CR	
$\hat{m}$	4,39264	0,657101	
$\hat{a}$	648,917295	97,07235	
$\hat{d}$	2,666896	0,398944	
$\hat{m}/\hat{a}$ , $\hat{d}$ , aa, ad, dd	8,043582	1,203249	
$\hat{a}/m$ , $\hat{d}$ , aa, ad, dd	0,04745	0,007098	
$\hat{d}/m$ , $\hat{a}$ , aa, ad, dd	4,420432	0,661258	
$R^2$	1		

O efeito aditivo ( $\hat{a} = -2,6033$ ) apresentou significância estatística, indicando que a substituição média de alelos entre os genitores exerce influência consistente sobre a severidade da doença. O sinal negativo dessa estimativa evidencia que os alelos oriundos do genitor resistente contribuem para a redução da severidade, em concordância com o comportamento observado das médias das gerações e, particularmente, com a menor severidade apresentada pelo retrocruzamento com o parental resistente. Apesar da significância do efeito aditivo, a variância associada a esse componente foi relativamente baixa quando comparada aos demais, sugerindo que sua contribuição direta para a variabilidade total do caráter é limitada em magnitude.

O efeito de dominância ( $\hat{d} = 2,5093$ ) não foi estatisticamente significativo e apresentou variância superior à do efeito aditivo, indicando que interações entre alelos em condição heterozigótica podem desempenhar papel limitado na

expressão da severidade. Esse resultado é coerente com o comportamento intermediário da geração  $F_1$  e com a proximidade entre as médias de  $F_1$  e  $F_2$ , refletindo a importância de efeitos não aditivos no controle genético da resistência à mancha foliar.

A análise dos componentes epistáticos revelou contribuição diferenciada entre os tipos de interação gênica. O efeito aditivo  $\times$  aditivo ( $\hat{\alpha}\hat{\alpha} = 1,6743$ ) foi altamente significativo, indicando que interações entre loci em homozigose influenciam de forma consistente a expressão da severidade, sugerindo que combinações específicas de alelos fixados podem alterar o nível de resistência. Em contraste, o efeito aditivo  $\times$  dominante ( $\hat{\alpha}\hat{d} = 0,1007$ ) não apresentou significância estatística, indicando que esse tipo de interação não exerce influência relevante sobre o caráter nas condições experimentais avaliadas. Por outro lado, o efeito dominância  $\times$  dominância ( $\hat{d}\hat{d} = -2,0616$ ) foi significativo, evidenciando que interações entre loci heterozigóticos contribuem de maneira expressiva para a variação fenotípica, com determinadas combinações dominantes atuando no sentido de reduzir a severidade da doença.

A decomposição não ortogonal da soma de quadrados pelo método de Gauss indicou que o efeito aditivo apresentou a maior contribuição relativa para a explicação das diferenças entre as médias das gerações, respondendo pela maior proporção da soma de quadrados associada ao modelo. Esse resultado demonstra que, embora a variância aditiva seja reduzida quando analisada isoladamente, o efeito aditivo é altamente informativo na discriminação das médias das gerações, sobretudo em função do forte contraste entre os genitores. Os efeitos de dominância e epistasia, embora com contribuições relativas menores quando considerados individualmente, foram fundamentais para o refinamento do ajuste do modelo, capturando a complexidade da arquitetura genética do caráter.

O coeficiente de determinação geral ( $R^2 = 1,00$ ) evidencia que o modelo completo explicou praticamente a totalidade da variação observada nas médias de severidade das gerações avaliadas, confirmando a adequação do modelo aos dados experimentais e indicando que os principais componentes genéticos responsáveis pela expressão da resistência a *B. maydis* foram devidamente contemplados. Esses resultados reforçam a natureza quantitativa e complexa do controle genético da severidade da mancha foliar no material avaliado, caracterizada pela predominância de efeitos não aditivos e pela presença de

interações epistáticas relevantes, em consonância com o comportamento observado nas análises de variância e de comparação de médias das gerações.

A significância do efeito aditivo, associada ao sinal negativo da estimativa, confirma que os genitores diferem quanto à frequência de alelos favoráveis à resistência e que a substituição desses alelos promove redução da severidade. Esse resultado é consistente com estudos baseados na análise de médias de gerações para resistência a doenças foliares em milho, nos quais efeitos aditivos direcionais são detectados mesmo quando a herdabilidade em sentido restrito é baixa (Bernardo, 2020; Poland & Nelson, 2011). Entretanto, a reduzida variância aditiva observada indica que esses efeitos representam apenas pequena parcela da variação genética total, limitando a eficiência da seleção direta em gerações iniciais.

A dominância significativa e de maior magnitude evidencia que a resistência a *B. maydis* é fortemente condicionada por interações entre alelos em heterozigose, o que explica o comportamento intermediário da  $F_1$  e a proximidade entre as médias de  $F_1$  e  $F_2$ . Esse padrão tem sido amplamente reportado para a mancha foliar do milho em estudos clássicos e recentes, reforçando a predominância de efeitos não aditivos no controle do caráter (Carson & Hooker, 1981; Badu-Apraku et al., 2015). A dominância elevada justifica, ainda, a coexistência de alta herdabilidade em sentido amplo e baixa herdabilidade em sentido restrito.

A presença de epistasia significativa, sobretudo dos tipos aditivos  $\times$  aditivo e dominância  $\times$  dominância, indica que interações entre loci contribuem de forma relevante para a expressão da severidade, corroborando modelos poligênicos baseados em múltiplos QTLs de pequeno a médio efeito descritos para resistência quantitativa em milho (Poland et al., 2011; Wisser et al., 2019). A ausência de significância do componente aditivo  $\times$  dominância sugere que a epistasia atua de maneira seletiva, dependendo do tipo de interação envolvida, conforme discutido por Bernardo (2020).

A elevada contribuição relativa do efeito aditivo para a explicação das diferenças entre as médias das gerações, apesar de sua baixa variância, reflete o forte contraste entre os genitores e destaca a distinção conceitual entre a explicação das médias e a decomposição da variância genética, amplamente reconhecida na literatura de análise de médias de gerações (Mather & Jinks, 1982; Hallauer et al., 2010). O ajuste praticamente perfeito do modelo ( $R^2 = 1,00$ ) confirma

que os principais componentes genéticos associados à severidade foram adequadamente capturados.

**Tabela 5** - Estimativas dos parâmetros genéticos, variâncias e teste t e decomposição não ortogonal da soma de quadrados (SQ) pelo método de Gauss, contribuição relativa (CR) e R-quadrado geral ( $R^2$ ) dos parâmetros ( $\hat{m}$ ,  $\hat{a}$ ,  $\hat{d}$ ) para o modelo aditivo-dominante, ajustado com base nas médias da severidade avaliada no ensaio de reação à MFBM, de seis gerações de milho-pipoca ( $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $RC_1$  e  $RC_2$ ).

Parâmetro	Estimativa	Variância	Teste t
$\hat{m}$	2,871635	0,00746	33,247197**
$\hat{a}$	-2,55015	0,007562	-29,32647**
$\hat{d}$	-1,228044	0,22275	-8,228164**
Parâmetro	SQ	CR	
$\hat{m}/\hat{a},\hat{d}$	1105,376129	54,368447	
$\hat{a}/\hat{m},\hat{d}$	860,041855	42,301565	
$\hat{d}/\hat{m},\hat{a}$	67,702679	3,329988	
Total	2033,120662		
$R^2$	0,9933		

A média geral estimada ( $\hat{m} = 2,871635$ ) foi altamente significativa ( $t = 33,247197^{**}$ ), representando o nível médio de severidade da doença no conjunto das gerações. Esse parâmetro estabelece a base fenotípica sobre a qual os efeitos genéticos atuam e confirma a consistência das estimativas obtidas pelo modelo reduzido.

O efeito aditivo ( $\hat{a}$ ) foi significativo e negativo ( $\hat{a} = -2,55015$ ;  $t = -29,32647^{**}$ ), indicando que os genitores diferem quanto à frequência de alelos favoráveis à resistência e que a substituição alélica promove redução da severidade da doença. O sinal negativo do efeito aditivo demonstra que um dos genitores contribui predominantemente com alelos associados à menor expressão do caráter, definindo a direção das diferenças entre as médias das gerações. Apesar da significância estatística, a interpretação desse efeito deve ser cautelosa, uma vez que sua contribuição se manifesta principalmente na diferenciação entre genitores,

e não necessariamente como elevada variabilidade aditiva explorável dentro das gerações segregantes.

O efeito de dominância ( $\hat{d}$ ) também foi significativo e negativo ( $\hat{d} = -1,228044$ ;  $t = -8,228164^{**}$ ), evidenciando a importância de interações alélicas em heterozigose na expressão da resistência. A magnitude do efeito dominante, embora inferior à do efeito aditivo em termos absolutos, confirma que a resistência não é determinada exclusivamente por efeitos fixáveis, sendo fortemente influenciada por combinações genéticas específicas. Esse resultado é coerente com o comportamento intermediário esperado das gerações  $F_1$  e com a proximidade entre as médias das gerações híbridas e segregantes, padrão típico de caracteres com predominância de efeitos não aditivos.

A decomposição da soma de quadrados reforça essas interpretações. O efeito conjunto  $\hat{m}/\hat{a}/\hat{d}$  explicou a maior parcela da variação total (SQ = 1105,376129; CR = 54,368447), seguido pelo contraste envolvendo  $\hat{a}/\hat{m}/\hat{d}$  (SQ = 860,041855; CR = 42,301565). Em contraste, o componente associado a  $\hat{d}/\hat{m}/\hat{a}$  apresentou contribuição reduzida (SQ = 67,702679; CR = 3,329988), indicando que, embora a dominância seja estatisticamente significativa, sua participação relativa na explicação das diferenças entre as médias das gerações é menor quando comparada à do efeito aditivo. Essa distribuição evidencia que o efeito aditivo é determinante na definição da direção das diferenças fenotípicas entre gerações, enquanto a dominância atua de forma complementar, modulando a expressão do caráter.

A soma de quadrados total foi de 2033,120662, e a elevada proporção explicada pelo modelo confirma que os três parâmetros estimados ( $\hat{m}$ ,  $\hat{a}$  e  $\hat{d}$ ) capturam adequadamente os principais componentes genéticos envolvidos na resistência. A ausência de termos epistáticos no modelo reduzido não comprometeu o ajuste, sugerindo que, para este conjunto de dados, os efeitos aditivo e de dominância são suficientes para descrever o comportamento médio das gerações.

## 6. CONCLUSÕES

Estratégias de melhoramento baseadas na exploração da heterose mostram-se mais promissoras para o incremento da resistência à MFBM em milho-pipoca. Recomenda-se a condução de programas de seleção recorrente interpopulacional, com avaliação de progênies de irmãos completos e/ou meios-irmãos, visando à obtenção simultânea de ganho genético, manutenção da variabilidade e exploração da capacidade de combinação entre populações contrastantes. Adicionalmente, o desenvolvimento de híbridos oriundos de populações melhoradas e a condução de seleção entre e dentro de populações segregantes constituem estratégias adequadas para o acúmulo de alelos favoráveis relacionados à resistência à doença.

## REFERÊNCIAS

- Abidi, I.A., Dar, Z., Lone, A., Ali, G., Gazal, A., Hamid, B., Mohiddin, F.A. (2014) Disease reaction studies of maize (*Zea mays* L.) against turcicum leaf blight involving indigenously identified cytotsterile source. *African Journal of Microbiology Research*, 8:2592-2597.
- Agrios, G.N. (2005) *Plant Pathology*. 5.ed. Burlington: Elsevier Academic Press, 922p.
- Agrofit. (2024) Sistema de agrotóxicos fitossanitários. Disponível em: [https://agrofit.agricultura.gov.br/agrofit\\_cons/principal\\_agrofit\\_cons](https://agrofit.agricultura.gov.br/agrofit_cons/principal_agrofit_cons). Acesso em: 01 dez. 2024.
- Agrofy News. (2024) Crescimento do milho pipoca no Brasil: mercado interno e externo e seus cenários. Disponível em: <https://news.agrofy.com.br/noticia/204736/crescimento-do-milho-pipoca-no-brasil-mercado-interno-e-externo-e-seus-cenarios>. Acesso em: dez. 2024.
- Ali, F., Rahman, H., Durrishahwar, Nawaz, I., Munir, M., Ullah, H. (2011) Genetic analysis of maturity and morphological traits under Maydis Leaf Blight (MLB) epiphytotics in maize (*Zea mays* L.). *Journal of Agricultural and Biological Science*, 6:1990-6145.

- Almeida, R.N. de, Vivas, M., Santos Junior, D.R. dos, Saluci, J.C.G., Carlos, M.C., Santos, J.S., Amaral Júnior, A.T. do, Scapim, C.A. (2021) Combining abilities analysis for ear rot resistance in popcorn hybrids development. *Revista Ceres*, 68. <https://doi.org/10.1590/0034-737X202168010008>.
- Amaral Junior, A.T., Gonçalves, L.S.A., Freitas Júnior, S.P., Candido, L.S., Vittorazzi, C., Pena, G.F., Ribeiro, R.M., Silva, T.R.C., Pereira, M.G., Scapim, C.A., Viana, A.P., Carvalho, G.F. (2013) UENF 14: a new popcorn cultivar. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 13:218-220.
- Amorim, L., Rezende, J.A.M., Bergamin Filho, A. (2018) *Manual de Fitopatologia: princípios e conceitos*. 5.ed. São Paulo: Agronômica Ceres.
- Anônimo. (1986) *Documentação de hoje e de amanhã: uma abordagem informatizada da Biblioteconomia e dos sistemas de informação*. 2.ed. Brasília: Associação dos Bibliotecários do Distrito Federal, 400p.
- Arnhold, E. (2008) Seleção para resistência a doenças foliares em famílias S1 de milho-pipoca. *Revista Ceres*, 55:89-93. <https://doi.org/10.1590/S0034-737X2008000100012>.
- Badu-Apraku, B., Bankole, F.A., Fakorede, M.A.B., Ayinde, O., Ortega-Beltran, A. (2021) Genetic analysis of grain yield and resistance of extra-early-maturing maize inbreds to northern corn leaf blight. *Crop Science*, 61(3):1864-1880.
- Badu-Apraku, B., Fakorede, M.A.B., Gedil, M., Annor, B., Talabi, A.O., Akaogu, I.C., Oyekunle, M. (2015) Genetic analysis of resistance to foliar diseases in tropical maize under multiple environments. *Crop Science*, 55:1-13. <https://doi.org/10.2135/cropsci2014.09.0645>.
- Balint-Kurti, P.J., Krakowsky, M.D., Jines, M.P., Robertson, L.A., Molnár, T.L., Goodman, M.M., Holland, J.B. (2006) Identification of quantitative trait loci for resistance to southern leaf blight and days to anthesis in a maize recombinant inbred line population. *Phytopathology*, 96:1067-1071.
- Balint-Kurti, P.J. et al. (2010) Genetic analysis of resistance to southern leaf blight in maize. *Theoretical and Applied Genetics*, 120:695-708.

- Bernardo, R. (2020) Breeding for quantitative traits in plants. 3.ed. Woodbury: Stemma Press.
- 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. Dissertação (Mestrado) – Goiânia, Universidade Federal de Goiás.
- Blandino, M., Galeazzi, M., Savoia, W., Reyneri, A. (2012) Timing of azoxystrobin + propiconazole application on maize to control northern corn leaf blight and maximize grain yield. *Field Crops Research*, 139:20-29.
- Buckler, E.S., Stevens, N.M. (2005) Maize Origins, Domestication, and Selection. In: *Genetics and origins of crops*, p.67-90.
- Burnette, D.C., White, D.G. (1985) Inheritance of resistance to *Bipolaris maydis* race O in crosses derived from nine resistance inbred lines of maize. *Phytopathology*, 75:1195-1200.
- Camera, J.N., Forcelini, C.A., Koefender, J., Golle, D.P., Schoffel, A., Deuner, C.C. (2019) Reação de híbridos de milho a helmintosporiose e ferrugem comum, e controle químico de helmintosporiose. *Arquivos do Instituto Biológico*, 86.
- Campbell, C.L., Madden, L.V. (1990) *Introduction to Plant Disease Epidemiology*. New York: John Wiley & Sons.
- Carson, M.L. (1995) Inheritance of latent period length in maize infected with *Exserohilum turcicum*. *Plant Disease*, 79:581-585.
- Carson, M.L. (1995) Inheritance of resistance to northern leaf blight of maize. *Phytopathology*, 85:1167-1172.
- Carson, M.L. (2006) Response of maize germplasm to foliar diseases. *Plant Disease*, 90:118-126.
- Carson, M.L., Hooker, A.L. (1981) Inheritance of resistance to *Helminthosporium maydis* race O in maize. *Phytopathology*, 71(12):119-122.
- Carson, M.L., Hooker, A.L. (1981) Inheritance of resistance to southern leaf blight in maize. *Phytopathology*, 71:119-123.

- Carson, M.L. (1995) Effects of environment on expression of resistance to southern leaf blight in maize. *Plant Disease*, 79:462-466.
- Chang, R.Y., Peterson, P.A. (1995) Genetic control of resistance to *Bipolaris maydis*: one gene or two genes. *J. Heredity*, 86:94-97.
- Cimmyt. (1988) *Maize Production Regions in Developing Countries*. Mexico: Centro Internacional de Mejoramiento de Maiz y Trigo.
- Coan, M.M.D., Pinto, R.J.B., Scapim, C.A. (2018) Melhoramento de Milho Especiais. In: De Lima, R.O., Borém, A. (eds.) *Melhoramento de Milho*. Viçosa: Ed. UFV, p.396.
- Costa, R.V. da, Silva, D.D. da, Cota, L.V. (2014) Mancha de *Bipolaris* do Milho. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 4p. (Circular Técnica, 207).
- Costa, R.V.T., Silva, D.D. (2012) Resistência de genótipos de milho a doenças foliares em diferentes condições de cultivo. *Tropical Plant Pathology*, 37(5):361-368. <https://doi.org/10.1590/S1982-56762012000500001>.
- Cota, L.V., Silva, D.D. da, Costa, R.V. da. (2013) Helminthosporiose causada por *Exserohilum turcicum* na cultura do milho. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, Circular Técnica n. 195.
- Craig, J., Fajemisin, J.M. (1969) Inheritance of chlorotic lesion resistance to *Helminthosporium maydis* in maize. *Plant Dis. Rep*, 54:742-743.
- Cruz, C.D. (2006) Programa Genes: aplicativo computacional em genética e estatística: versão Windows. Viçosa: Editora UFV, 382p.
- Cruz, C.D., Regazzi, A.J., Carneiro, P.C.S. (2012) Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético. 4.ed. Viçosa: UFV.
- De Rossi, R.L., Reis, E.M. (2014) Semi-selective culture medium for *Exserohilum turcicum* isolation from corn seeds. *Summa Phytopathologica*, 40(2):163-167. Disponível em: <http://www.scielo.br/pdf/sp/v40n2/v40n2a09.pdf>. Acesso em: 13 out. 2024.

- Dhingra, O.D., Sinclair, J.B. (1995) Basic plant pathology methods. 2.ed. Boca Raton: CRC Press.
- Dodds, P.N., Rathjen, J.P. (2020) Plant immunity: towards an integrated view of plant–pathogen interactions. *Nature Reviews Genetics*, 21(8):478-491. <https://doi.org/10.1038/s41576-020-0256-z>.
- Ematné, H.J., Souza, J.C.D., Biudes, G.B., Nunes, J.A.R., Guedes, F.L. (2012) Genetic progress of phenotypic recurrent selection in popcorn. *Ciência e Agrotecnologia*, 36:25-30.
- Embrapa. (2020) Helmintosporiose: *Bipolaris maydis*. Circular Técnica n. 92. Brasília: Embrapa Milho e Sorgo. Disponível em: <http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br>. Acesso em: 1 dez. 2024.
- Embrapa. (2020) Helmintosporiose: *Exserohilum turcicum*. Circular Técnica n. 91. Brasília: Embrapa Milho e Sorgo. Disponível em: <http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br>. Acesso em: 9 nov. 2024.
- Embrapa. (2024) Levantamento da produção e produtividade do milho no Brasil. Disponível em: <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br>. Acesso em: dez. 2024.
- Embrapa – Milho e Sorgo. (2025) Melhoramento e contexto produtivo do milho-pipoca no Brasil. Disponível em: <https://www.embrapa.br/agencia-de-informacao-tecnologica/cultivos/milho/producao/sistemas-diferenciais-de-cultivo/milho-pipoca>. Acesso em: 27 jan. 2026.
- Falconer, D.S., Mackay, T.F.C. (1996) Introduction to quantitative genetics. 4.ed. Harlow: Longman.
- Faria, M.V., Mendes, M.C., Rossi, E.S., Possatto Junior, O., Rizzardi, D.A., Gralak, E., Silva, C.A., Faria, C.M.D.R. (2015) Análise dialéctica da produtividade e do progresso da severidade de doenças foliares em híbridos de milho em duas densidades populacionais. *Semina: Ciências Agrárias*, 36(1):123-134.
- Ferreira, C.M., Saluci, J.C.G., Vivas, M., Santos, J.S., Andrade Júnior, M.S., Vivas, J.M. et al. (2024) Characterization of the *Bipolaris maydis*: symptoms and

- pathogenicity in popcorn genotypes (*Zea mays* L.). *Brazilian Journal of Biology*, 84:1-7. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.256799>.
- Flint-Garcia, S.A. (2017) *Kernel Evolution: From Teosinte to Maize*. 1-18p.
- Freitas Júnior, S.P., Amaral Júnior, A.T., Rangel, R.M., Viana, A.P. (2009) Genetic gains in popcorn by full-sib recurrent selection. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 9:1-7.
- Galiano-Carneiro, A.L., Miedaner, T. (2017) Genetics of Resistance and Pathogenicity in the Maize/*Setosphaeria turcica* Pathosystem and Implications for Breeding. *Frontiers in Plant Science*, 8.
- Gevers, H.O. (1975) New major gene for resistance to *Helminthosporium turcicum* leaf blight of maize. *Plant Disease Reporter*, 59:296-299.
- Giro Marília. (2023) Brasil produz cerca de 300 mil toneladas de milho-pipoca e se consolida no mercado mundial. Disponível em: <https://www.giromarilia.com.br/cidades/nacional/brasil-produz-cerca-de-300-mil-toneladas-de-milho-pipoca-e-se-consolida-no-mercado-mundial/>. Acesso em: 27 jan. 2026.
- Gonçalves, M.E.M.P., Gonçalves Junior, D., Silva, A.G. da, Campos, H.D., Simon, G.A., Santos, C.J. de L., Sousa, M.A. de. (2012) Viabilidade do controle químico de doenças foliares em híbridos de milho no plantio de safrinha. *Nucleus*, 9(1):49-62.
- Goodman, M.M. (1980) História e Origem do Milho. In: Paterniani, E. (ed.) *Melhoramento e produção do milho no Brasil*. Campinas: Fundação Cargill, p.1-31.
- Guimarães, L.J.M., Santana, D.P., Vasconcellos, J.H. (2025) Milho pipoca. In: Portal Embrapa. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo. Disponível em: <https://www.embrapa.br/agencia-de-informacao-tecnologica/cultivos/milho/producao/sistemas-diferenciais-de-cultivo/milho-pipoca>. Acesso em: 11 maio 2025.

- Hallauer, A.R., Carena, M.J., Miranda Filho, J.B. (2010) Quantitative genetics in maize breeding. 3.ed. New York: Springer.
- Harlapur, S.I., Kulkarni, M.S., Wali, M.C., Srikant, K., Yashoda, H., Patil, B.C. (2008) Status of Turcicum Leaf Blight of Maize in Karnataka. Karnataka J. Agric. Sci., p.55-60.
- Hilu, H.M., Hooker, A.L. (1963) Monogenic chlorotic-lesion resistance to *Helminthosporium turcicum* in corn seedlings. *Phytopathology*, 53:909-912.
- Holley, R.N., Goodman, M.M. (1989) New sources of resistance to southern corn leaf blight from tropical hybrid maize derivatives. *Plant Dis.*, 73:562-564.
- Hooker, A.L. (1981) Resistance to *Helminthosporium turcicum* from *Tripsacum floridanum* incorporated into corn. *Maize Genet. Cooperation Newslett*, 55:87-88.
- James, W.C. (1971) A manual of assessment keys for plants diseases. St. Paul: American Phytopathological Society.
- Jenkins, J.N. et al. (2004) Inheritance of resistance to foliar diseases in maize. *Crop Science*, 44:197-205.
- Kavan, H.C., Catão, H.C.R.M., Caixeta, F., Rocha, C.S., Castilho, I.M. (2019) Períodos de envelhecimento acelerado e seus efeitos na condutividade elétrica de sementes de pipoca. *Revista de Ciências Agrárias*, 42(1):40-48.
- Kump, K.L., Bradbury, P.J., Wisser, R.J., Buckler, E.S., Belcher, A.R., Oropeza Rosas, M.A., Zwonitzer, J.C., Kresovich, S., McMullen, M.D., Ware, D., Balint-Kurti, P.J., Holland, J.B. (2011) Genome-wide association study of quantitative resistance to southern leaf blight in the maize nested association mapping population. *Nature Genetics*, 43:163-168.
- Kurosawa, R.N.F., Amaral Junior, A.T. do, Vivas, J.M.S., Vivas, M., Kamphorst, S.H., Lima, V.J., Almeida, R.N. (2020) Selection of popcorn hybrids resistant to southern corn leaf blight grown in distinct N availability. *European Plant Pathology*, 158:485-493. <https://doi.org/10.1007/s10658-020-02091-w>.

- Kurosawa, R.N.F., Vivas, M., Amaral Junior, A.T. do, Ribeiro, R.M., Miranda, S.B., Pena, G.F., Leite, J.T., Mora, F. (2018) Popcorn germplasm resistance to fungal diseases caused by *Exserohilum turcicum* and *Bipolaris maydis*. *Bragantia*, 77:36-47.
- Kurosawa, R.N.F., Vivas, M., Júnior, A.T.A., Santos, A., Mafra, G.S., Guimarães, A.G., Schwantes, I.A. (2016) Reaction of popcorn germplasm to polysora rust under field conditions and natural inoculation. *Tropical Plant Pathology*, 41:415-422. <https://doi.org/10.1007/s40858-016-0112-6>.
- Lana, R.M.Q., Lana, A.M.Q., Rezende, A.V. (2012) Densidade populacional e adubação nitrogenada no milho-pipoca: produção e eficiência no uso da água. *Revista Brasileira de Milho e Sorgo*, 11(1):29-38. <https://doi.org/10.18512/1980-6477/rbms.v11n1p29-38>.
- Leonard, K.J., Levy, Y., Smith, D.R. (1989) Proposed nomenclature for pathogenic races of *Exserohilum turcicum* on corn. *Plant Disease*, 73:776-777.
- Leslie, J.F., Summerell, B.A. (2006) *The Fusarium laboratory manual*. Ames: Blackwell Publishing.
- Levings, C.S. (1990) The Texas cytoplasm of maize: cytoplasmic male sterility and disease susceptibility. *Science*, 250:942-947.
- Li, E., Wang, L., Xie, Q., Gao, R., Su, Z., Li, Y. (2023) A novel deep learning method for maize disease identification based on small sample-size and complex background datasets. *Ecological Informatics*, 75:1-12.
- Li, X. et al. (2019) Genetic dissection of quantitative disease resistance using backcross populations in maize. *Theoretical and Applied Genetics*, 132:1029-1042.
- Lim, S.M., Hooker, A.L. (1976) Estimates of combining ability for resistance to *Helminthosporium maydis* race O in a maize population. *Maydica*, 21:121-128.
- Mancha-de-Bipolaris do milho (*Bipolaris maydis*). (2022) Circular Técnica – Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas. Disponível em:

<https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/handle/doc/1038372>. Acesso em: 27 jan. 2026.

- Martins, L.B., Rucker, E., Thomason, W., Wisser, R.J., Holland, J.B., Balint-Kurti, P. (2019) Validation and characterization of maize multiple disease resistance QTL. *G3: Genes, Genomes, Genetics*, 9:2905-2912.
- Mather, K., Jinks, J.L. (1982) *Biometrical genetics: The study of continuous variation*. 3.ed. London: Chapman & Hall.
- Mideros, S.X. et al. (2014) Genetic architecture of quantitative resistance in maize. *Theoretical and Applied Genetics*, 127:235-246.
- Mideros, S.X. et al. (2020) Genetic architecture of quantitative resistance to foliar diseases in maize. *Plant Genome*, 13:e20015.
- Min, J., Chunyu, Z., Khalid, H., Nan, L., Quan, S., Qing, M., Suwen, W., Feng, L. (2012) Pyramiding Resistance Genes to Northern Leaf Blight and Head Smut in Maize. *International Journal of Agriculture & Biology*, 14:430-434.
- Montesinos, E. (2003) Development, registration, and commercialization of microbial pesticides for plant protection. *International Microbiology*, 6:245-252.
- Moterle, L.M., Braccinni, A. de L. e, Scapim, C.A., Pinto, R.J.B., Gonçalves, L.S.A., Rodrigues, R., Amaral Júnior, A.T. (2012) Combining ability of popcorn lines for seed quality and agronomic traits. *Euphytica*, 185(3):337-347.
- Moterle, L.M., Santos, R.F. dos. (2019) Época de aplicação de fungicida na cultura do milho segunda safra. *Colloquium Agrariae*, 15(2):61-71.
- Negeri, A.T., Coles, N.D., Holland, J.B., Balint-Kurti, P.J. (2011) Mapping QTL controlling southern leaf blight resistance by joint analysis of three related recombinant inbred line populations. *Crop Science*, doi:10.2135/cropsci2010.12.0672.
- Ogliari, J.B., Guimarães, M.A., Camargo, L.E.A. (2007) Chromosomal locations of the maize (*Zea mays* L.) HtP and rt genes that confer resistance to *Exserohilum turcicum*. *Genetics and Molecular Biology*, 30(3):630-634.

- Ogliari, J.B., Guimarães, M.A., Geraldi, I.O., Camargo, L.E.A. (2005) New resistance genes in the *Zea mays* – *Exserohilum turcicum* pathosystem. *Genetics and Molecular Biology*, 28:435-439.
- Pan, C.X., Li, X., Li, B., Xu, M.Q., Qiu, L.Y. (2010) Disease and treatment of maize leaf spot. *Sci. Technol. China Rural Prosperity*, 12:54-55.
- Pandey, P., Agrawal, L., Reddy, M.M., Sharma, A. (2022) Molecular mapping and genetics of disease resistance in plants. *Frontiers in Genetics*, 13:836390. DOI:10.3389/fgene.2022.836390.
- Pataky, J.K., Perkins, J.M., Leath, S. (1986) Effects of qualitative and quantitative resistance on the development and spread of northern leaf blight of maize caused by *Exserohilum turcicum* races 1 and 2. *Phytopathology*, 76:1349-1352.
- Poland, J.A., Nelson, R.J. (2011) Inference of quantitative resistance to disease. *Annual Review of Phytopathology*, 49:203-222.
- Poland, J.A., Rutkoski, J. (2016) Advances in genomic selection for disease resistance. *Annual Review of Phytopathology*, 54:79-98.
- Poland, J.A. et al. (2019) Genome-wide analysis of quantitative resistance to northern leaf blight in maize. *PNAS*, 116:169-176.
- Popcorn market size, share & trends analysis report by type (ready-to-eat, microwave), by distribution channel (supermarkets and hypermarkets, convenience stores), and segment forecasts, 2025–2033. (2026) San Francisco: Grand View Research. Disponível em: <https://www.grandviewresearch.com>. Acesso em: 22 jan. 2026.
- Popcorn: global market trajectory & analytics. (2025) San Diego: Global Industry Analysts. Disponível em: <https://www.strategyr.com>. Acesso em: 24 jan. 2026.
- Raid, R.N. (1991) Fungicidal control of foliar sweet corn diseases in the presence of high inoculum levels. *Proc. Fla. State Hort. Soc.*, 104:267-270.
- Ramos, G.K. de S., Vivas, M., Saluci, J.C.G., Andrade Junior, M.S. de, Oliveira, A.B.N. de, Vivas, J.M.S., Almeida, R.N. de. (2023) Pathogenicity of *Bipolaris* species associated with Southern corn leaf blight disease in Brazil. *International*

Journal of Pest Management, 1-10.  
<https://doi.org/10.1080/09670874.2023.2283734>.

- Raymundo, A.D. (1981) Measuring the Relationship Between Northern Corn Leaf Blight and Yield Losses. *Plant Disease*, 65(4):325.
- Renfro, B.L., Ullstrup, A.J. (1976) A Comparison of Maize Diseases in Temperate and in Tropical Environments. *PANS*, 22(4):491-498.
- Resh, F.S., Scapim, C.A., Mangolim, C.A., Machado, M.F.P.S., Amaral Junior, A.T. (2015) Genetic diversity of popcorn genotypes using molecular analysis. *Genetic and Molecular Research*, 14(3):9829-9840.
- Robbins, W.A., Warren, H.L. (1993) Inheritance resistance to *Exserohilum turcicum* in PI 209135, "Mayorbela" variety of maize. *Maydica*, 38(3):209-213.
- Saluci, J.C.G., Vivas, M., Dutra, Í.P., Almeida, R.N. de, Santos, J.S., Amaral Junior, A.T. do, Pelúzio, J.B.E. (2023) Sources of resistance to *Bipolaris maydis* in popcorn lines under field conditions. *Eur. J. Plant Pathol.*, 165:545-557.  
<https://doi.org/10.1007/s10658-022-02626-3>.
- Santos, J.S., Vivas, M., Amaral Júnior, A.T., Ribeiro, R.M., Mafra, G.S., Pena, G.F. (2019) Gene effects from *Bipolaris maydis* incidence and severity on popcorn. *Rev. Bras. Ciências Agrárias*, 14:1-7.  
<https://doi.org/10.5039/agraria.v14i4a5677>.
- Savary, S., Willocquet, L., Pethybridge, S.J., Esker, P., McRoberts, N., Nelson, A. (2019) The global burden of pathogens and pests on major food crops. *Nat. Ecol. Evol.*, 3:430-439.
- Sawazaki, E. (2001) A cultura do milho-pipoca no Brasil. *O Agrônomo*, 53(2):11-13.
- Scapim, C.A., Pacheco, C.A.P., Amaral Júnior, A.T., Vieira, R.A., Pinto, R.J.B., Conrado, T.V. (2010) Correlations between the stability and adaptability statistics of popcorn cultivars. *Euphytica*, 174(2):209-218.
- Scapim, C.A., Amaral Júnior, A.T., Vieira, R.A., Moterle, L.M., Texeira, L.R., Viganó, J., Sandoval Júnior, G.B. (2010) Novos compostos de milho-pipoca para o Brasil. *Semina: Ciências Agrárias*, 31(2):321-330.

- Scapim, C.A. et al. (1995) Genetic control of resistance to foliar diseases in maize. *Maydica*, 40:1-8.
- Seifert, A.L., Carpentieri-Pípolo, V., Ferreira, J.M., Gerage, A.C. (2006) Análise combinatória de populações de milho pipoca em topcrosses. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 41(5):771-778.
- Silva, H.P. et al. (2004) Inheritance of resistance to leaf diseases in maize. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 4:406-412.
- Silva, J.F., Oliveira, C.A., Rodrigues, C.M. (2020) Genetic resistance to *Bipolaris maydis* and *Exserohilum turcicum* in popcorn maize: a diallel analysis. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 20(2):144-152. <https://doi.org/10.1590/1984-70332020v20n2a21>.
- Singh, R., Srivastava, R.P. (2012) Southern corn leaf blight – an important disease of maize: an extension fact sheet. *Indian Research Journal of Extension, Education*, 1:334-337.
- Singh, V., Sharma, N., Singh, S. (2020) A review of imaging techniques for plant disease detection. *Artif. Intell. Agric.*, 4:229-242. <https://doi.org/10.1016/j.aiia.10.002>.
- Smith, D.R., Hooker, A.L. (1973) Monogenic chlorotic lesion resistance in corn to *Helminthosporium maydis*. *Crop Sci.*, 13:330-331.
- Sun, X., Qi, X., Wang, W., Liu, X., Zhao, H., Wu, C., Chang, X., Zhang, M., Chen, H., Gong, G. (2020) Etiology and Symptoms of Maize Leaf Spot Caused by *Bipolaris* spp. in Sichuan. <https://doi.org/10.3390/pathogens9030229>.
- Technow, F. et al. (2021) Quantitative genetics of disease resistance in maize. *Frontiers in Plant Science*, 12:654321.
- Tester, M., Langridge, P. (2010) Breeding technologies to increase crop production in a changing world. *Science*, 327(5967):818-822. DOI:10.1126/science.1183700.

- Thompson, D.L., Berquist, R.R. (1982) A source of resistance to *Helminthosporium maydis* race O that prolongs monogenic chlorotic lesion resistance in corn. *Phytopathology*, 72:11-40.
- Thurrow, L.B., Castro, C.M., Pereira, A.S. (2018) Melhoramento de plantas visando à resistência a patógenos. In: Dallagnol, L.J. (org.) Resistência genética de plantas a patógenos. Pelotas: UFPel, p.65-102.
- Turgay, E.B., Büyük, O., Tunalı, B., Helvacıoğlu, Ö., Kurt, S. (2019) Detection of the race of *Exserohilum turcicum* [(Pass.) K.J. Leonard & Suggs] causing northern leaf blight diseases of corn in Turkey. *Journal of Plant Pathology*, 102(2):387-393.
- Ullstrup, A.J. (1972) The impacts of the southern corn leaf blight epidemics of 1970-1971. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 10:37-50.
- Vavilov, N.I. (1951) The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. *Med Bot*, 72:482.
- Vencovsky, R., Barriga, P. (1992) Genética biométrica no fitomelhoramento. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética.
- Vieira, R.A., Scapim, C.A., Tessmann, D.J., Ferreira, F.R.A., Vivas, M., Amaral Júnior, A.T.A. do. (2016) Nonparametric approach to selection popcorn hybrids to resistance to foliar diseases. *Científica*, 44(2):165-169. doi:10.15361/1984-5529.2016v44n2p165-169.
- Wang, H., Xiao, Z.X., Wang, F.G., Xiao, Y.N., Zhao, J.R., Zheng, Y.L., Qiu, F.Z. (2012) Mapping of HtNB, a gene conferring non-lesion resistance before heading to *Exserohilum turcicum* (Pass.), in a maize inbred line derived from the Indonesian variety Bramadi. *Genetics and Molecular Research*, 11(3):2523-2533.
- Wang, P., Souma, K., Kobayashi, Y., Iwabuchi, K., Sato, C., Masuko, T. (2010) Influences of Northern Leaf Blight on corn silage fermentation quality, nutritive value and feed intake by sheep. *Animal Science Journal*, 81(4):487-493.

- Wegulo, S.N., Rivera-C, J.M., Martinson, C.A., Nutter Jr., F.W. (1998) Efficacy of fungicide treatments for control of common rust and northern leaf spot in hybrid corn seed production. *Plant Disease*, 82:547-554.
- Welz, H.G., Geiger, H.H. (2000) Genes for resistance to northern corn leaf blight in diverse maize populations. *Plant Breeding*, 119(1):1-14.
- White, D.G. (2000) *Compendium of corn diseases*. 3.ed. St. Paul: American Phytopathological Society, 78p.
- Wise, K.A., Mueller, D.S., Klein, I. (2011) Foliar diseases of corn. *Plant Health Instructor*.
- Wisser, R.J., McMullen, M.D., Balint-Kurti, P.J. (2021) Genetic architecture of resistance to southern leaf blight and northern leaf blight in maize. *Frontiers in Plant Science*, 12:645832. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.645832>.
- Wisser, R.J., Balint-Kurti, P.J., Nelson, R.J. (2019) The genetic architecture of disease resistance in maize: A synthesis of mapping studies. *Annual Review of Phytopathology*, 57:1-25. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-082718-100041>.
- Xiao, Y. et al. (2022) Backcross-based genetic analysis of foliar disease resistance in maize. *Crop Science*, 62:145-158.
- Yang, Q. et al. (2021) Genetic basis of quantitative resistance in maize. *TAG*, 134:2809-2823.
- Ye, Y.F., Li, Q.Q., Fu, G., Yuan, G.Q., Miao, J.H., Lin, W. (2012) Identification of antifungal substance (Iturin A2) produced by *Bacillus subtilis* B47 and its effect on Southern corn leaf blight. *J. Integr. Agric.*, 11:90-99.
- Zinsly, J.R., Machado, J.A. (1978) Milho-pipoca. In: Fundação Cargill (ed.) *Melhoramento e produção do milho no Brasil*. Piracicaba: ESALQ, p.339-347.