

IMPACTO DA TEMPERATURA SUPRA-ÓTIMA NA GERMINAÇÃO E
NO ESTABELECIMENTO INICIAL DE LINHAGENS DE MILHO-
PIPOCA: UMA ABORDAGEM MORFOFISIOLÓGICA E BIOQUÍMICA

SAMUEL PEREIRA DA SILVA

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE
DARCY RIBEIRO - UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES-RJ
FEVEREIRO - 2026

IMPACTO DA TEMPERATURA SUPRA-ÓTIMA NA GERMINAÇÃO E NO ESTABELECIMENTO INICIAL DE LINHAGENS DE MILHO- PIPOCA: UMA ABORDAGEM MORFOFISIOLÓGICA E BIOQUÍMICA

SAMUEL PEREIRA DA SILVA

Dissertação apresentada ao Centro de
Biociências e Biotecnologia, da
Universidade Estadual do Norte
Fluminense Darcy Ribeiro, como parte
das exigências para obtenção do título
de Mestre em Biotecnologia Vegetal

Orientador: Prof. Dr. Antônio Teixeira do Amaral Junior
Coorientadora: Dr^a. Flávia Nicácio Viana

CAMPOS DOS GOYTACAZES-RJ
FEVEREIRO - 2026

IMPACTO DA TEMPERATURA SUPRA-ÓTIMA NA GERMINAÇÃO E
NO ESTABELECIMENTO INICIAL DE LINHAGENS DE MILHO-
PIPOCA: UMA ABORDAGEM MORFOFISIOLÓGICA E BIOQUÍMICA

SAMUEL PEREIRA DA SILVA

Dissertação apresentada ao Centro de
Biociências e Biotecnologia, da
Universidade Estadual do Norte
Fluminense Darcy Ribeiro, como parte
das exigências para obtenção do título
de Mestre em Biotecnologia Vegetal

Aprovada em 11 de fevereiro de 2026.

Comissão Examinadora:

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

Ricardo Enrique Bressan Smith (D.Sc., Fisiologia/Produção Vegetal) - UENF

Valter Jario de Lima (D.Sc., Genética e melhoramento de plantas) - UVA

Weverton Pereira Rodrigues (D.Sc., Produção Vegetal) - UEMASUL

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

FICHA CATALOGRÁFICA

FICHA CATALOGRÁFICA

UENF - Bibliotecas

Elaborada com os dados fornecidos pelo autor.

S586

Silva, Samuel Pereira da.

Impacto da temperatura supra-ótima na germinação e no estabelecimento inicial de linhagens de milho-pipoca : uma abordagem morfofisiológica e bioquímica / Samuel Pereira da Silva. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2026.

93 f. : il.

Inclui bibliografia.

Dissertação (Mestrado em Biotecnologia Vegetal) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Biociências e Biotecnologia, 2026.

Orientador: Antonio Teixeira do Amaral Junior.

Coorientadora: Flávia Nicácio Viana.

1. Milho-pipoca. 2. Estresse térmico. 3. Germinação. 4. Desenvolvimento inicial. 5. Tolerância ao calor. I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD - 660.6

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho a todos que estiveram comigo ao longo da minha caminhada acadêmica e pessoal. À minha família, aos amigos sinceros, aos professores e orientadores, cuja presença, incentivo e sabedoria foram fundamentais para que eu chegasse até aqui. Mas acima de tudo, dedico esta conquista à memória da minha mãe, mulher de força imensurável, que, apesar de não ter tido as oportunidades de estudo por falta de incentivo e condições, jamais deixou de sonhar com um futuro melhor para seus filhos. A ausência da educação formal limitou seus caminhos, mas jamais apagou sua grandeza. Foi por ela e através dela que aprendi o valor da persistência, da dignidade e do amor.

Que este trabalho represente, de alguma forma, a oportunidade de realização dos sonhos que a vida lhe negou, mas que agora vivem em mim.

AGRADECIMENTOS

À Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF) e ao Programa de Pós-Graduação em Biotecnologia Vegetal, deixo minha mais sincera gratidão por todo o conhecimento transmitido, pela infraestrutura disponibilizada e pelo ambiente acadêmico desafiador que tanto contribuiu para a minha formação. Agradeço especialmente ao Laboratório de Melhoramento Genético de Milho Pipoca (LMGV), espaço onde pude crescer como pesquisador, aprender com cada experimento, erro e acerto, e onde encontrei colegas que se tornaram parceiros de jornada.

Ao meu orientador, professor Dr. Antônio Teixeira do Amaral Junior, agradeço pela orientação firme e sempre comprometida com o rigor científico, pela paciência, incentivo e confiança durante todo o percurso. À Flávia Nicácio Viana e Valter Jário de Lima, sou imensamente grato pelas contribuições técnicas e científicas, pelas cobranças de desempenho que foram necessárias e importantes para o cumprimento dos prazos, também pela escuta atenta e pelo apoio em momentos cruciais do projeto.

Sou grato também aos colegas de laboratório que colaboraram diretamente com a execução do trabalho e com as avaliações experimentais, em especial a Carolina Macedo Carvalho, Danielle Leal Lamego, Jardel da Silva Figueiredo, Uéliton Alves de Oliveira, Bruna Rohem Simão, Talles de Oliveira Santos, Gabriela Rodrigues Gonçalves, Monique de Souza Santos, Samuel Henrique Kamphorst. A ajuda de vocês foi essencial para que cada etapa fosse cumprida com qualidade e compromisso.

Aos professores Eliemar Campostrini, Henrique Duarte Vieira e Jurandi Gonçalves de Oliveira, agradeço pela integração entre os laboratórios, pela permissão de uso de seus espaços e equipamentos, e pelo apoio técnico e acadêmico, que contribuíram significativamente para o desenvolvimento deste trabalho.

A todo o corpo docente da UENF, que de forma direta ou indireta participou da minha trajetória acadêmica, deixo o meu muito obrigado. Agradeço também aos órgãos de fomento CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) e FAPERJ (Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro), pelo suporte financeiro e incentivo à pesquisa científica, fundamentais para a realização deste estudo e para a consolidação da ciência brasileira.

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Representação esquemática do experimento germinativo nas condições e ambientes impostos.....	29
Figura 2. Representação esquemática do experimento de desenvolvimento inicial de plantas de milho-pipoca nas condições e ambientes impostos.....	30
Figura 3. (A) Disposição paralela das sementes no papel <i>germitest</i> ; (B) Sementes após protrusão radicular; (C) Sequência de imagens de um mesmo genótipo para análise digital.....	32
Figura 4. (A) Determinação da matéria fresca da parte aérea em balança analítica de precisão; (B) Disposição individual das folhas para estimativa da área foliar por processamento digital no software <i>ImageJ/Fiji</i> ; (C) Registro da planta inteira para quantificação do comprimento da parte aérea por análise de imagem.....	33
Figura 5. (A) Fotografia das raízes dispostas no acrílico; (B) Secagem das raízes em temperatura ambiente; (C) Disposição das raízes para aferir o peso fresco.....	35
Figura 6. (A) Início das avaliações fisiológicas; (B) Avaliação com o <i>IRGA</i> ; (C) Avaliação com o aparelho portátil <i>Dualox</i> ; (D) Preparação das plantas para as análises no <i>FluorCam</i>	37
Figura 7. (A) Congelamento instantâneo das amostras de tecido foliar em nitrogênio líquido para armazenamento à - 80° C; (B) Centrifugação das amostras; (C) Amostras prontas para espectrofotometria.....	39
Figura 8. Variação de temperatura e umidade relativa ao longo de 15 dias após a emergência (DAE). As linhas representam os registros contínuos de temperatura (°C) e umidade relativa do ar (%RH) em dois regimes térmicos: supra-ótimo (40/28 °C) e controle (30/25 °C). A temperatura é apresentada no eixo y esquerdo (linha vermelha e laranja) e a umidade relativa no eixo y direito (linha azul escuro e azul claro).....	42

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1. Lista das empresas privadas e instituições públicas com cultivares de milho-pipoca registradas.....	18
Tabela 2. Descrição das linhagens de milho-pipoca que foram utilizadas.....	26
Tabela 3. Resumo da análise de variância conjunta para as características germinativas.....	42
Tabela 4. Comparação das estimativas das médias das características germinativas.....	43
Tabela 5. Resumo da análise de variância conjunta para as características morfológicas.....	45
Tabela 6. Comparação das estimativas das médias das características morfológicas.....	46
Tabela 7. Resumo da análise de variância conjunta para os índices fisiológicos de refletância foliar.....	48
Tabela 8. Comparação das estimativas das médias dos índices fisiológicos de refletância foliar.....	49
Tabela 9. Resumo da análise de variância conjunta para os índices fisiológicos obtidos por fluorescência óptica em plântulas de milho-pipoca.....	51
Tabela 10. Comparação das estimativas das médias dos índices fisiológicos obtidos pelo equipamento <i>Dualox Scientific</i> ®.....	52
Tabela 11. Resumo da análise de variância conjunta para os índices fisiológicos obtidos por analisador portátil de gases infravermelho (<i>IRGA</i>).....	53
Tabela 12. Comparação das estimativas das médias dos parâmetros de fluorescência da clorofila.....	54
Tabela 13. Resumo da análise de variância conjunta para os parâmetros de fluorescência da clorofila.....	55

Tabela 14. Comparação das estimativas das médias dos parâmetros de fluorescência.....	56
Tabela 15. Resumo da análise de variância conjunta para as atividades das enzimas antioxidantes.....	58
Tabela 16. Comparação das estimativas das médias dos parâmetros das atividades enzimáticas.....	59

Sumário

RESUMO	13
ABSTRACT	14
1. INTRODUÇÃO.....	15
2. REVISÃO EM BANCOS DE DADOS DE PROPRIEDADE INTELECTUAL.	18
3. OBJETIVO GERAL	20
3.1. Objetivos específicos	20
6. REVISÃO DE LITERATURA	21
6.1. Mudanças climáticas e implicações térmicas para o milho.....	21
6.2. Bases fisiológicas do estresse térmico em milho.....	21
6.3. Germinação e desenvolvimento inicial sob estresse térmico.....	22
6.4. Sistema antioxidante e mecanismos de tolerância ao estresse térmico	23
7. MATERIAIS E MÉTODOS	26
7.1. Genótipos.....	26
7.2. Condições experimentais	26
7.2.1. Teste de germinação em papel <i>germitest</i>	27
7.2.2. Avaliação de desenvolvimento inicial	29
8.1. Características germinativas	31
8.2. Características morfológicas	32
8.2.1. Características radiculares	33
8.3. Características fisiológicas	35
8.4. Características enzimáticas.....	38
8.5. Análises estatísticas.....	39
9. RESULTADOS	41
9.1. Monitoramento das temperaturas.....	41
9.2. Teste germinativo.....	42
9.3. Características morfológicas	45

9.4. Variáveis fisiológicas	48
9.4.1. Refletância foliar	48
9.4.2. Pigmentos foliares.....	51
9.4.3. Trocas gasosas.....	53
9.4.4. Fluorescência da clorofila.....	55
9.5. Características enzimáticas.....	58
10. DISCUSSÃO	61
10.1. Vigor e crescimento inicial sob calor: respostas dependentes do genótipo	61
10.2. Crescimento e alocação de biomassa sob temperatura supra-ótima.....	63
10.3. Variáveis fisiológicas	65
10.3.1. Índices de refletância e ajuste pigmentar sob calor	65
10.3.2. Pigmentos e compostos fotoprotetores sob calor: clorofila, flavonoides e NBI	68
10.3.3. Trocas gasosas sob calor: limitações estomáticas e não-estomáticas	69
10.4. Defesa redox sob temperatura supra-ótima: CAT, SOD e POD	74
11. CONCLUSÃO	77
12. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	78

RESUMO

A crescente preocupação com o aquecimento global e seus impactos na agricultura tem intensificado a busca por estratégias que favoreçam a seleção de genótipos mais tolerantes ao estresse térmico. Este estudo teve como objetivo avaliar o efeito de regimes de temperatura na germinação e no desenvolvimento inicial de linhagens de milho-pipoca. Foram conduzidos dois experimentos sob condições controladas. No primeiro, avaliou-se a germinação em duas faixas térmicas, registrando a germinação final e a dinâmica do processo germinativo, com ênfase em vigor. No segundo, após a emergência, avaliou-se o desenvolvimento inicial das plântulas nas mesmas condições, considerando características morfológicas e de biomassa, trocas gasosas, fluorescência da clorofila, índices espectrais e componentes do sistema antioxidante. Os resultados indicaram que a germinação final permaneceu elevada entre as temperaturas, sugerindo que o estresse térmico atuou principalmente sobre o vigor e a velocidade de estabelecimento, e não sobre a viabilidade. Durante o desenvolvimento inicial, a elevação térmica promoveu respostas dependentes do genótipo, com alterações em processos fotoquímicos, relações gasosas e sinais espectrais, além de resposta antioxidante seletiva, na qual a catalase se mostrou o marcador mais informativo. Considerando o conjunto de respostas sob estresse, as linhagens mais consistentes foram L61, pela maior estabilidade do fotossistema II; L76, por manter atividade fotoquímica e assimilação de carbono relativamente elevadas, embora com reduções pontuais; e L594, por maior robustez estrutural e biomassa, associadas à manutenção da atividade de catalase, ainda que com limitações em variáveis fotoquímicas. Em contraste, L263 apresentou maior limitação fisiológica sob temperatura elevada. Conclui-se que a integração de indicadores germinativos, morfofisiológicos e bioquímicos permite discriminar linhagens com maior tolerância ao calor e fornece subsídios para programas de melhoramento de milho-pipoca em cenários de aumento de temperatura.

Palavras-chave: Desenvolvimento inicial, Estresse térmico, Germinação, Milho-pipoca, Tolerância ao calor.

ABSTRACT

Growing concern about global warming and its impacts on agriculture has intensified efforts to identify and select genotypes that are more tolerant to heat stress. This study aimed to evaluate the effects of contrasting temperature regimes on seed germination and early seedling development of popcorn maize lines. Two controlled experiments were conducted. In the first, germination was assessed under two temperature ranges, focusing on final germination and germination dynamics, with emphasis on vigor. In the second, after emergence, early seedling performance was evaluated under the same thermal conditions, considering morphological and biomass traits, gas exchange, chlorophyll fluorescence, spectral indices, and antioxidant system components. The results showed that final germination remained high across temperatures, suggesting that heat stress affected mainly vigor and the speed of establishment rather than seed viability. During early development, elevated temperature induced genotype-dependent responses, with changes in photochemical performance, gas exchange behavior, and spectral signals, as well as a selective antioxidant response in which catalase emerged as the most informative marker. Considering the overall response under heat stress, the most consistent lines were L61, due to greater stability of photosystem II; L76, for maintaining relatively high photochemical activity and carbon assimilation despite specific reductions; and L594, for greater structural robustness and biomass, associated with maintenance of catalase activity, although with limitations in photochemical variables. In contrast, L263 showed stronger physiological constraints under high temperature. These findings indicate that integrating germination, morphophysiological, and biochemical indicators allows discrimination of lines with higher heat tolerance and provides support for popcorn maize breeding programs under warming scenarios.

Keywords: Early seedling development, heat stress, germination, popcorn, heat stress.

1. INTRODUÇÃO

O milho-pipoca (*Zea mays* L. var. *everta*) é uma variedade de elevado valor agregado, amplamente cultivada e consumida devido à sua capacidade de expansão quando submetida ao aquecimento (Dada et al., 2023). Além de sua importância econômica para diferentes perfis de produtores, essa cultura apresenta relevância social e cultural em diversas regiões (Kamphorst et al., 2021). Entretanto, a sustentabilidade da produção agrícola tem sido progressivamente ameaçada pelas mudanças climáticas globais. O relatório de síntese do IPCC (2023) indica que a temperatura média global já apresentou episódios temporários de aquecimento superiores a 1,5 °C em relação ao período pré-industrial, sendo projetado que esse limite possa ser permanentemente ultrapassado nas próximas décadas. Esse cenário intensifica a ocorrência de ondas de calor e impõe riscos à estabilidade da produção agrícola e à segurança alimentar, especialmente em culturas sensíveis às variações térmicas (IPCC, 2023).

Entre os fatores ambientais, a temperatura exerce papel determinante no crescimento e na produtividade do milho (*Zea mays* L.). Estudos indicam que o aumento da temperatura média pode impactar negativamente o rendimento da cultura, com estimativas de redução de até 5,5% por grau Celsius no Brasil (Gonzalez et al., 2022). Em escala global, o milho é considerado uma das culturas mais vulneráveis ao aquecimento, especialmente em regiões de baixa latitude (Tong et al., 2022). O milho-pipoca, por apresentar menor porte, colmos mais delgados e menor número de folhas em comparação ao milho comum, tende a apresentar maior sensibilidade a estresses abióticos (Silva et al., 2020).

Neste estudo, o termo estresse térmico refere-se à exposição das sementes e plântulas a temperaturas acima da faixa considerada ideal para germinação e crescimento inicial (Zandalinas et al., 2021). Temperaturas supra-ótimas podem comprometer processos fisiológicos essenciais, como a integridade das membranas celulares, o metabolismo respiratório e a atividade fotossintética, resultando em redução do vigor e do crescimento das plantas (Zandalinas et al., 2021; Camejo et al., 2021).

A germinação representa uma das fases mais críticas do ciclo da cultura, pois determina o estabelecimento inicial e influencia diretamente o potencial produtivo. A faixa térmica ideal para germinação do milho situa-se, em geral, entre 20 °C e 30 °C, podendo se estender até aproximadamente 35 °C dependendo do genótipo e das condições ambientais (Benech-Arnold & Sánchez, 2020; Lee & Kim, 2022). Temperaturas superiores a esses limites podem retardar a germinação, reduzir a taxa de emergência e comprometer o desenvolvimento subsequente das plântulas (Silva et al., 2021).

O desenvolvimento inicial, compreendido entre a emergência e a formação das primeiras folhas, também é altamente dependente das condições térmicas. Nessa fase, o crescimento radicular e da parte aérea, a manutenção da integridade celular e o equilíbrio metabólico são determinantes para o estabelecimento vigoroso da cultura (Taiz e Zeiger, 2021). O estresse térmico pode induzir a formação excessiva de espécies reativas de oxigênio, exigindo a ativação de mecanismos antioxidantes para mitigar danos oxidativos (Cao et al., 2024). Assim, a avaliação de parâmetros como taxa de germinação, comprimento de raízes e parte aérea, teor de clorofila e atividade enzimática antioxidante constitui ferramenta importante para caracterizar respostas diferenciais entre genótipos.

Análises do aparato fotossintético, como a fluorescência da clorofila, permitem detectar alterações funcionais em condições de alta temperatura, contribuindo para a identificação de materiais mais tolerantes (Mathur et al., 2021; Kumar et al., 2022). De forma complementar, a caracterização do sistema radicular sob estresse térmico fornece informações relevantes sobre a capacidade adaptativa das plantas, visto que o crescimento das raízes é particularmente sensível às variações térmicas (Xia et al., 2021).

Embora existam estudos consolidados sobre estresse térmico em milho comum, ainda são escassas as investigações direcionadas especificamente ao milho-pipoca, sobretudo durante a fase de germinação e desenvolvimento inicial. Também são limitados os estudos comparativos entre linhagens dessa cultura quanto a parâmetros fisiológicos e antioxidantes sob condições controladas de temperaturas supra-ótimas. Essa lacuna dificulta a identificação de genótipos mais tolerantes e o avanço de estratégias de melhoramento voltadas à adaptação às mudanças climáticas.

Diante desse contexto, o presente estudo teve como objetivo avaliar os efeitos do estresse térmico por altas temperaturas sobre a germinação e o desenvolvimento inicial de linhagens de milho-pipoca, bem como identificar genótipos com maior tolerância térmica com base em parâmetros fisiológicos e bioquímicos. Parte-se da hipótese de que existem diferenças entre linhagens quanto à capacidade de manter o desempenho germinativo, o crescimento inicial e o equilíbrio antioxidante sob condições de temperatura supra-ótima.

2. REVISÃO EM BANCOS DE DADOS DE PROPRIEDADE INTELECTUAL.

O avanço dos estudos em melhoramento genético vegetal levou à criação do Registro Nacional de Cultivares (RNC), no âmbito do Ministério da Agricultura e Pecuária (MAPA). Instituído pela Portaria nº 527, esse sistema tem como objetivo disponibilizar aos agricultores, de forma ágil, os avanços da pesquisa genética vegetal, além de supervisionar, analisar e registrar cultivares oriundos dos setores público e privado, em conformidade com a Lei de Sementes nº 10.711/2003, que regulamenta a produção e comercialização de sementes e mudas no Brasil. Ressalta-se que o registro no RNC é requisito para a produção e comercialização de cultivares no país, não conferindo, por si só, direitos de propriedade intelectual ou exclusividade de exploração.

No contexto da propriedade intelectual aplicada à agricultura, a proteção de cultivares constitui o mecanismo jurídico específico para a concessão de direitos de exclusividade sobre novas variedades vegetais no Brasil. Esse sistema, conhecido como direitos do obtentor, é regido pela Lei nº 9.456/1997 e operacionalizado pelo Serviço Nacional de Proteção de Cultivares (SNPC), também vinculado ao MAPA.

As patentes e os direitos de proteção de cultivares constituem instrumentos fundamentais para a proteção de inovações e a garantia de benefícios aos seus criadores. O financiamento e a proteção oferecidos por políticas de propriedade intelectual representam importantes incentivos à inovação tecnológica (Song & Yu, 2023). Esses mecanismos desempenham funções complementares na promoção da inovação e do desenvolvimento econômico, ao mesmo tempo em que estimulam a divulgação de novas tecnologias e o acesso ao conhecimento técnico-científico.

Para identificar as cultivares registradas da espécie em estudo, realizou-se, em fevereiro de 2026, uma busca no site do MAPA/RNC, utilizando como parâmetros o nome científico *Zea mays L. var. everta* (Sturtev.) L. H. Bailey e o nome comum “milho-pipoca”. A pesquisa revelou a existência de 154 cultivares registradas (Tabela 1).

Tabela 1. Lista das empresas privadas e instituições públicas com cultivares de milho-pipoca registradas no Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (MAPA).

Instituição / Empresa	Tipo	Registradas
Felipe Bresolin Ltda	Privada	24

Pipolino Indústria Comércio Ltda	Privada	19
Agristar do Brasil Ltda	Privada	11
General Mills Brasil Alimentos Ltda	Privada	09
Comercial Cianorte Ltda	Privada	09
Agrocomm Comércio, Importação e Exportação de Alimentos Ltda	Privada	15
Sementes Boa Esperança Ltda	Privada	04
Lodea Consultoria e Comércio de Sementes Ltda. ME	Privada	04
SG Nutri – Sementes, Grãos e Nutrientes Comércio e Serviços Ltda	Privada	04
Basso Comércio de Sementes, Importação e Exportação Ltda	Privada	03
Seedco do Brasil Agricultura Ltda	Privada	02
Yoki Alimentos S/A	Privada	01
Atlântica Solutions Ltda	Privada	02
Green Sementes do Brasil Ltda	Privada	02
Feltrin Sementes Ltda	Privada	01
TSV Sementes de Vegetais Ltda	Privada	01
Marcelo Ananias	Privada	02
Elemar Reinoldo Haas	Privada	02
Departamento de Sementes, Mudas e Matrizes – DSMM/CATI	Pública	02
Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF)	Pública	23
Instituto Agrônomo de Campinas (IAC)	Pública	14

O RNC não possui registros de cultivares de milho-pipoca com tolerância ao estresse térmico explicitamente declarado, reforçando a relevância de pesquisas direcionadas ao desenvolvimento de materiais adaptados a condições de temperatura supra-ótima, contribuindo para o fortalecimento de uma agricultura mais resiliente.

3. OBJETIVO GERAL

Avaliar os efeitos do estresse térmico sobre a germinação e o desenvolvimento inicial de linhagens de milho-pipoca (*Zea mays L. var. everta*), integrando parâmetros morfológicos, fisiológicos e bioquímicos a fim de identificar diferenças quanto à tolerância térmica.

3.1. Objetivos específicos

- A. Determinar o desempenho germinativo das linhagens sob duas condições térmicas (30/25 °C: controle e 40/28 °C: estresse térmico);
- B. Avaliar o crescimento inicial das plântulas por meio de parâmetros morfológicos sob estresse térmico;
- C. Quantificar alterações fisiológicas associadas ao estresse térmico durante o desenvolvimento inicial;
- D. Determinar a atividade das enzimas antioxidantes superóxido dismutase (SOD), peroxidase (POD) e catalase (CAT) como indicadores bioquímicos de resposta ao estresse térmico; e
- E. Integrar os parâmetros germinativos, morfológicos, fisiológicos e bioquímicos para comparar as linhagens quanto ao nível de tolerância ao estresse térmico.

6. REVISÃO DE LITERATURA

6.1. Mudanças climáticas e implicações térmicas para o milho

O aumento da concentração atmosférica de gases de efeito estufa tem promovido elevação consistente da temperatura média global e maior frequência de eventos extremos, como ondas de calor prolongadas (World Bank, 2023). Projeções climáticas indicam que o aquecimento poderá ultrapassar 1,5 °C em relação ao período pré-industrial nas próximas décadas, com impactos particularmente intensos em regiões tropicais (IPCC, 2023). Modelos globais estimam reduções médias entre 3 e 7% na produtividade do milho por grau Celsius adicional de aquecimento, dependendo da região e das condições de manejo (Deryng et al., 2020).

O milho apresenta faixa térmica relativamente estreita para desempenho ótimo. Durante o crescimento vegetativo, temperaturas entre 25 e 30 °C favorecem o desenvolvimento, enquanto valores superiores a 35 °C podem se tornar limitantes (Bebber et al., 2020). Na fase reprodutiva, temperaturas acima de 32/35 °C durante a polinização podem reduzir significativamente o pegamento de grãos. Já na germinação, a faixa ideal situa-se geralmente entre 20 e 30 °C, sendo valores superiores a 35 °C considerados supra-ótimos para muitos genótipos (Cheng et al., 2023; Bebbber et al., 2020).

Além do efeito direto da temperatura, o aumento da demanda evaporativa atmosférica pode exceder a capacidade hidráulica da planta em sustentar a transpiração, resultando em fechamento estomático mesmo sob disponibilidade hídrica no solo (Zandalinas et al., 2021). A redução na assimilação de carbono, associada ao aumento do custo respiratório, compromete o acúmulo de biomassa e pode afetar o estabelecimento inicial da cultura (Deryng et al., 2020). Nesse contexto, a identificação de genótipos com maior tolerância térmica, especialmente nas fases iniciais de desenvolvimento, torna-se estratégica para manutenção do estande e do potencial produtivo.

6.2. Bases fisiológicas do estresse térmico em milho

O estresse térmico ocorre quando a temperatura excede o limite ótimo de funcionamento metabólico, desencadeando alterações estruturais e bioquímicas. Um dos efeitos iniciais do calor excessivo é o aumento da fluidez das membranas

celulares, o que compromete sua integridade, altera a permeabilidade seletiva e afeta a manutenção de gradientes iônicos essenciais ao metabolismo celular (Hu et al., 2020; Swetha et al., 2025).

No aparato fotossintético, o fotossistema II é particularmente sensível ao calor. Temperaturas elevadas podem afetar o complexo de oxidação da água e reduzir a eficiência fotoquímica (Sharkey et al., 2023; Hu et al., 2020; Swetha et al., 2025). Embora a Ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco) seja central na fixação de carbono, a rubisco activase apresenta maior sensibilidade térmica, levando à desativação funcional da Rubisco sob temperaturas elevadas. Paralelamente, o aumento da respiração mitocondrial eleva o custo energético de manutenção, reduzindo a eficiência no acúmulo de biomassa (Qu et al., 2021; Stainbrook et al., 2024; Swetha et al., 2025).

O milho, por ser uma espécie C4, apresenta menor fotorrespiração e maior eficiência no uso da água sob temperaturas moderadamente elevadas. Contudo, quando os limites térmicos são ultrapassados, mesmo plantas C4 sofrem desestabilização proteica, aumento do custo respiratório e intensificação da formação de espécies reativas de oxigênio (ROS) (Stainbrook et al., 2024; Swetha et al., 2025). Assim, a tolerância ao calor depende da capacidade de manter a integridade estrutural, a eficiência fotossintética e o equilíbrio redox (Hu et al., 2020; Swetha et al., 2025).

6.3. Germinação e desenvolvimento inicial sob estresse térmico

A germinação é processo altamente dependente da temperatura (Khaeim et al., 2022). Em condições ótimas, o aumento térmico acelera a cinética metabólica, incluindo a imbibição e a ativação enzimática (Khaeim et al., 2022). Entretanto, sob temperaturas supra-ótimas, ocorre desorganização das membranas, desequilíbrio osmótico e descompasso metabólico (Chen et al., 2025; Swetha et al., 2025). O calor excessivo pode comprometer a mobilização de reservas por afetar enzimas como a α -amilase, além de acelerar a respiração, promovendo consumo prematuro das reservas antes da emergência completa do coleóptilo (Farooq et al., 2023).

Em milho, temperaturas superiores a 35 °C têm sido associadas à redução da taxa e da velocidade de germinação, aumento de plântulas anormais e menor uniformidade de emergência (Cheng et al., 2023). Indicadores como o Índice de

Velocidade de Germinação, a porcentagem de plântulas normais e o comprimento da radícula e do coleóptilo são amplamente empregados na avaliação do vigor sob estresse térmico (Cheng et al., 2023; Khaeim et al., 2022).

Durante a germinação sob calor, a intensificação da produção de ROS exige ativação precoce do sistema antioxidante (Chen et al., 2025; Swetha et al., 2025). A eficiência dessa resposta é determinante para a manutenção da viabilidade celular e do vigor inicial. Após a emergência, o desenvolvimento da plântula depende do equilíbrio entre crescimento radicular e expansão da parte aérea. O estresse térmico pode reduzir o alongamento celular, alterar o balanço hormonal e comprometer o sistema radicular, limitando a absorção de água e nutrientes e prejudicando o estabelecimento da cultura no campo (Djalović et al., 2023; Swetha et al., 2025).

Em milho-pipoca, além dos efeitos sobre germinação e vigor, alterações fisiológicas induzidas por calor podem impactar características tecnológicas, como a integridade do pericarpo e a qualidade do amido do endosperma, que estão diretamente relacionadas à capacidade de expansão dos grãos. Dessa forma, o desempenho inicial sob estresse térmico pode ter implicações indiretas sobre a qualidade final do produto (Saito et al., 2021; Damasceno Junior et al., 2021; Robles-Plata et al., 2023).

6.4. Sistema antioxidante e mecanismos de tolerância ao estresse térmico

A exposição a temperaturas supra-ótimas intensifica a formação de ROS, como superóxido (O_2^-), peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e radical hidroxila (OH). O acúmulo dessas espécies pode provocar peroxidação lipídica, desnaturação proteica e danos ao DNA, comprometendo o funcionamento celular.

Para mitigar esses efeitos, as plantas ativam sistemas antioxidantes enzimáticos e não enzimáticos (Fortunato et al., 2023; Poór et al., 2021). Entre os enzimáticos, destacam-se a superóxido dismutase (SOD), que catalisa a dismutação do radical superóxido; a catalase (CAT) e as peroxidases (POD e APX), responsáveis pela remoção do peróxido de hidrogênio (Fortunato et al., 2023; Poór et al., 2021). A atuação coordenada dessas enzimas é fundamental para a manutenção da homeostase redox sob estresse térmico. Entre os antioxidantes não enzimáticos, incluem-se ácido ascórbico, glutatona, carotenoides, tocoferóis e flavonoides, que

contribuem para a neutralização de ROS e proteção estrutural (Fortunato et al., 2023; Dong et al., 2025).

Além do sistema antioxidante, proteínas de choque térmico e outras chaperonas moleculares auxiliam na estabilização de proteínas desnaturadas e na preservação da integridade das membranas (Rossi & Huang, 2024). A eficiência desses mecanismos varia entre genótipos e está diretamente associada à tolerância diferencial ao calor (Fernández-Crespo et al., 2022). Nesse sentido, a avaliação integrada de parâmetros germinativos, morfofisiológicos e da atividade enzimática antioxidante, como SOD, CAT e POD, constitui abordagem consistente para caracterizar respostas ao estresse térmico em linhagens de milho-pipoca.

Dessa forma, a compreensão integrada das respostas fisiológicas e bioquímicas ao estresse térmico nas fases iniciais de desenvolvimento fornece base científica para a identificação de genótipos com maior tolerância, contribuindo para estratégias de adaptação da cultura frente ao aquecimento global.

A exposição a temperaturas supra-ótimas intensifica a formação de ROS, como superóxido (O_2^-), peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e radical hidroxila (OH). O acúmulo dessas espécies pode provocar peroxidação lipídica, desnaturação proteica e danos ao DNA, comprometendo o funcionamento celular.

Para mitigar esses efeitos, as plantas ativam sistemas antioxidantes enzimáticos e não enzimáticos (Fortunato et al., 2023; Poór et al., 2021). Entre os enzimáticos, destacam-se a superóxido dismutase (SOD), que catalisa a dismutação do radical superóxido; a catalase (CAT) e as peroxidases (POD e APX), responsáveis pela remoção do peróxido de hidrogênio (Fortunato et al., 2023; Alagupalamuthirsolai et al., 2020). A atuação coordenada dessas enzimas é fundamental para a manutenção da homeostase redox sob estresse térmico. Entre os antioxidantes não enzimáticos, incluem-se ácido ascórbico, glutathiona, carotenoides, tocoferóis e flavonoides, que contribuem para a neutralização de ROS e proteção estrutural (Fortunato et al., 2023; Dong et al., 2025).

Além do sistema antioxidante, proteínas de choque térmico e outras chaperonas moleculares auxiliam na estabilização de proteínas desnaturadas e na preservação da integridade das membranas (Rossi & Huang, 2024). A eficiência desses mecanismos varia entre genótipos e está diretamente associada à tolerância

diferencial ao calor (Fernández-Crespo et al., 2022). Nesse sentido, a avaliação integrada de parâmetros germinativos, morfofisiológicos e da atividade enzimática antioxidante, como SOD, CAT e POD, constitui abordagem consistente para caracterizar respostas ao estresse térmico em linhagens de milho-pipoca.

Dessa forma, a compreensão integrada das respostas fisiológicas e bioquímicas ao estresse térmico nas fases iniciais de desenvolvimento fornece base científica para a identificação de genótipos com maior tolerância, contribuindo para estratégias de adaptação da cultura frente ao aquecimento global.

7. MATERIAIS E MÉTODOS

7.1. Genótipos

Foram utilizadas quatro linhagens S7 de milho-pipoca (*Zea mays* L. var. *everta*) pertencentes ao banco de germoplasma da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF). A classificação das linhagens quanto à resposta ao estresse supra-ótimo de temperatura foi adaptada de Carvalho (2025), considerando o desempenho fisiológico e morfológico das linhagens em diferentes faixas térmicas.

Entretanto, no presente estudo, as linhagens foram avaliadas especificamente durante as fases de germinação e desenvolvimento inicial, integrando parâmetros germinativos, morfofisiológicos e enzimáticos, permitindo uma caracterização mais abrangente da resposta ao estresse térmico em estádios iniciais.

Tabela 2. Descrição das linhagens de milho-pipoca utilizadas no estudo quanto ao rendimento de grãos (RG, t ha⁻¹), capacidade de expansão (CE, mL g⁻¹), número de dias para florescimento masculino (FM), classificação quanto à resposta ao estresse supra-ótimo de temperatura (SO, em que T = tolerante, I = intermediária) e genealogia.

Genótipo	RG (t h ⁻¹)	CE (mL g ⁻¹)	FM (dias)	SO	Genealogia
L76	2011	30	59	T	VIÇOSA
L263	1736	20	70	I	PARA 172
L594	1477	20	62	I	RS 20
L61	889	31	67	I	BRS Angela

A classificação das linhagens quanto à resposta ao estresse supra-ótimo de temperatura foi adaptada com base nas conclusões de Carvalho (2025), considerando o desempenho diferencial das linhagens em faixas moderadas e extremas de temperatura.

7.2. Condições experimentais

Os experimentos foram conduzidos na Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF), sendo os ensaios de germinação e desenvolvimento inicial realizados em períodos distintos, porém sob as mesmas condições ambientais controladas. Foram adotadas duas condições experimentais de temperatura dia/noite: controle (30/25 °C) e estresse térmico (40/28 °C), mantidas em câmaras de crescimento equipadas para controle programável de temperatura e

monitoradas continuamente por dataloggers instalados no interior das câmaras, a fim de registrar possíveis oscilações e assegurar estabilidade térmica.

O regime térmico foi ajustado manualmente ao longo do dia para simular variação térmica diurna. Na câmara controle, a temperatura foi programada para 28 °C às 08:00 h, elevada para 30 °C às 12:00 h, reduzida para 28 °C às 16:00 h e estabilizada em 25 °C às 20:00 h. Na câmara de estresse térmico, os ajustes seguiram o mesmo padrão temporal, sendo 34 °C às 08:00 h, 40 °C às 12:00 h, 34 °C às 16:00 h e 28 °C às 20:00 h. Essa estratégia permitiu simular um pico térmico diário, representando condições supra-ótimas durante o período de maior incidência luminosa.

A iluminação foi fornecida por painel *Quantum Grow* LED 1000 W (Samsung, modelo LM301B). Observou-se que a intensidade luminosa variava conforme a distância entre o painel e o dossel das plantas, atingindo aproximadamente 1000-1100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a 10 cm, cerca de 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a 30 cm e entre 500-600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a 45-50 cm. Com auxílio de medidor portátil de radiação fotossinteticamente ativa, foi determinada uma distância média de 20 cm entre o painel e as plantas, a fim de evitar excesso de radiação incidente. Nessa posição, a intensidade luminosa média registrada foi de aproximadamente 567 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ no ambiente controle e 540 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ no ambiente de estresse térmico. O fotoperíodo adotado foi de 12 h, com umidade relativa mantida entre 60 e 70% (dia/noite).

7.2.1. Teste de germinação em papel *germitest*

Os testes de germinação foram realizados no Laboratório de Fitotecnia (LFIT) da UENF, no Setor de Tecnologia de Sementes. As sementes das quatro linhagens previamente descritas foram submetidas às duas condições térmicas estabelecidas (controle e estresse térmico), respeitando as oscilações diárias de temperatura descritas na seção anterior.

O substrato utilizado foi papel *germitest*, previamente pesado e umedecido a 70% de sua capacidade de retenção de água. Para esse ajuste, determinou-se a massa do papel seco e adicionou-se volume de água correspondente à proporção estabelecida. A umidade foi monitorada diariamente por pesagem, sendo realizada

reposição hídrica quando necessário ao longo dos sete dias de condução do teste, de modo a evitar variações na disponibilidade de água.

O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado, em esquema fatorial 4×2 (quatro genótipos $\times$ duas temperaturas), com quatro repetições por tratamento. A unidade experimental foi constituída por um rolo de papel *germitest* contendo 20 sementes distribuídas uniformemente ao longo da folha de papel. Após a disposição das sementes, os papéis foram enrolados cuidadosamente em formato cilíndrico e acondicionados em duas sacolas plásticas sobrepostas, posicionadas com aberturas em direções opostas, visando reduzir perdas por evaporação.

As repetições foram dispostas nas câmaras de crescimento conforme cada condição experimental. Durante o período de avaliação, os rolos foram retirados diariamente apenas para contagem das sementes germinadas e imediatamente recolocados na mesma posição original na câmara, não havendo rodízio entre posições. Essa estratégia permitiu minimizar variações associadas à manipulação, mantendo as condições previamente estabelecidas.

As contagens foram iniciadas no segundo dia após a semeadura e realizadas diariamente até o sétimo dia. Considerou-se germinada a semente que apresentou emissão visível da radícula. Ao sétimo dia foram determinados o percentual de germinação, o número de plântulas normais, plântulas anormais e sementes não germinadas. A classificação das plântulas seguiu os critérios estabelecidos nas Regras para Análise de Sementes, considerando-se como plântulas normais aquelas com estruturas essenciais bem desenvolvidas e sem deformidades que comprometessem o desenvolvimento subsequente.

Adicionalmente, todas as amostras foram fotografadas ao final do experimento para posterior análise digital no software *ImageJ*, permitindo quantificação complementar do desenvolvimento inicial.

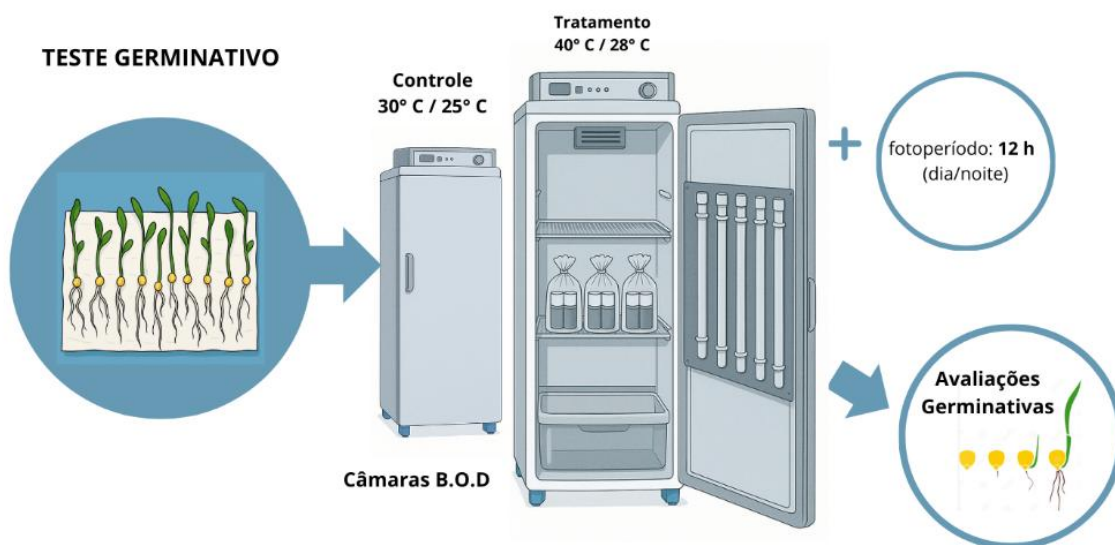


Figura 1. Representação esquemática do experimento germinativo nas condições e ambientes impostos.

7.2.2. Avaliação de desenvolvimento inicial

As avaliações de desenvolvimento inicial foram conduzidas no Laboratório de Melhoramento Genético Vegetal (LMGV) da UENF, sob as mesmas condições térmicas descritas anteriormente. O experimento foi instalado em delineamento em blocos ao acaso, em esquema fatorial 4×2 (quatro genótipos $\times$ duas temperaturas), com quatro repetições por tratamento.

O cultivo foi realizado em copos de isopor com capacidade de 720 mL (12 cm de altura, 11 cm de diâmetro superior e 7,5 cm de diâmetro inferior), perfurados na base para drenagem. Cada recipiente recebeu inicialmente duas sementes. Após a emergência e desenvolvimento inicial das plântulas, realizou-se o desbaste, mantendo-se apenas a planta mais vigorosa por recipiente. Assim, cada unidade experimental passou a ser representada por um copo contendo uma planta.

O substrato utilizado foi o *Basaplant*[®], composto por casca de *Pinus*, fibra de coco, turfa fibrosa, vermiculita, NPK e micronutrientes. A irrigação foi realizada com solução nutritiva de Hoagland e Arnon (1950), diluída a 1/4 da concentração padrão, aplicada a cada dois dias, com volumes variando entre 100 e 200 mL conforme a necessidade hídrica das plantas. A solução forneceu macronutrientes e micronutrientes essenciais ao crescimento inicial, assegurando que eventuais efeitos observados fossem atribuídos predominantemente às condições térmicas impostas.

Após o plantio, os recipientes foram acondicionados nas câmaras de crescimento. Todos os tratamentos foram inicialmente mantidos sob condição de 28/25 °C até a emergência das plântulas. A partir desse momento, aplicaram-se as variações térmicas correspondentes a cada tratamento (controle ou estresse térmico). O experimento foi conduzido até 15 dias após a emergência (DAE), período em que as plantas se encontravam aproximadamente nos estádios fenológicos V2-V3.

A intensidade luminosa foi controlada conforme descrito na seção anterior, mantendo-se distância média de 20 cm entre o painel LED e o dossel das plantas. O fotoperíodo adotado foi de 12 horas, com umidade relativa mantida entre 60-70%. A irrigação foi realizada de forma uniforme entre tratamentos, evitando déficit hídrico.

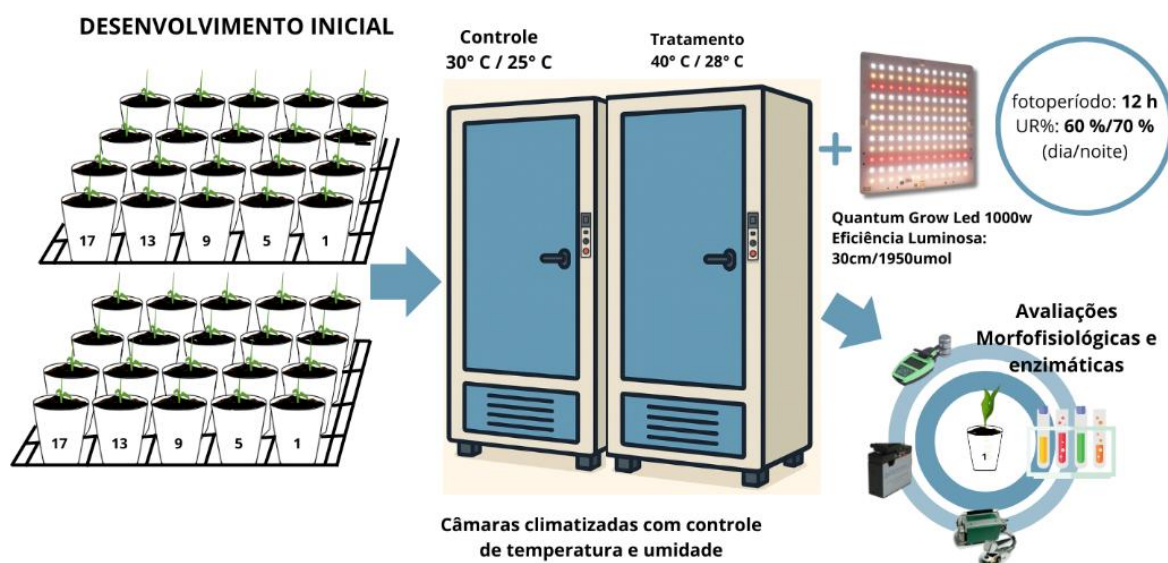


Figura 2. Representação esquemática do experimento de desenvolvimento inicial de plantas de milho-pipoca, nas condições e ambientes impostos.

8. CARACTERÍSTICAS AVALIADAS

As características analisadas foram divididas em três categorias principais, correspondentes às diferentes fases e estruturas do desenvolvimento das plantas: fase germinativa, parte aérea e sistema radicular. A descrição detalhada de cada grupo é apresentada a seguir:

8.1. Características germinativas

No grupo de características germinativas, foram avaliadas: taxa de germinação ao sétimo dia (GER), número de plântulas normais (NPN), número de plântulas anormais (NPA), número de sementes não germinadas (SNG) e índice de velocidade de germinação (IVG).

A GER foi determinada pela porcentagem de plântulas normais emergidas ao sétimo dia após a semeadura, considerando o total de sementes avaliadas por unidade experimental. As sementes não germinadas (SNG) foram definidas como aquelas que não apresentaram qualquer sinal visível de protrusão radicular até o final do período de avaliação. As plântulas anormais (NPA) foram caracterizadas pela presença de má formação nas estruturas essenciais ao desenvolvimento, enquanto as plântulas normais (NPN) foram aquelas que apresentaram desenvolvimento estrutural completo e ausência de deformidades significativas, conforme os critérios estabelecidos nas Regras para Análise de Sementes.

O índice de velocidade de germinação (IVG) foi obtido a partir de contagens diárias do número de plântulas germinadas até a estabilização do estande, conforme metodologia proposta por Maguire (1962). Considerou-se germinada a plântula a partir da emissão visível da radícula. O IVG foi calculado segundo a equação:

em que $G_1, G_2, \dots, G_n$ correspondem ao número de plântulas germinadas em cada dia de contagem, e $N_1, N_2, \dots, N_n$ representam o número de dias decorridos desde a semeadura até cada contagem.

$$IVG = \frac{G_1}{N_1} + \frac{G_2}{N_2} + \dots + \frac{G_n}{N_n} ;$$

em que:

$G_1, G_2, \dots, G_n$ correspondem ao número de plântulas germinadas em cada dia de contagem, e $N_1, N_2, \dots, N_n$ representam o número de dias decorridos desde a semeadura até cada contagem.



Figura 3. (A) Disposição paralela das sementes no papel germitest; (B) Sementes após protrusão radicular; (C) Sequência de imagens de um mesmo genótipo para análise digital.

8.2. Características morfológicas

Estimou-se o comprimento da parte aérea (CPA), o peso de massa fresca (PFA), a massa seca da parte aérea (PSA), a área foliar (AF) e o diâmetro de colmo (DC). O CPA foi obtido por processamento de imagens no *software ImageJ*, medindo-se a distância da base da plântula (acima do solo) até a inserção da primeira folha expandida.

A AF foi estimada a partir de fotografias digitais individuais, analisadas no mesmo *software*. O DC foi medido com paquímetro digital. Para o PFA, a parte aérea foi destacada e pesada em uma balança analítica. Para PSA, as amostras foram secas em estufa de circulação forçada de ar (70 °C) até peso constante e, posteriormente foram pesadas em balança analítica de precisão. Os resultados foram expressos em mg/plântula^{-1} .



Figura 4. (A) Determinação da matéria fresca da parte aérea em balança analítica de precisão; (B) Disposição individual das folhas para estimativa da área foliar por processamento digital no software *ImageJ/Fiji*; (C) Registro da planta inteira para quantificação do comprimento da parte aérea por análise de imagem.

8.2.1. Características radiculares

Para a análise das características radiculares, as raízes foram cuidadosamente removidas do substrato e lavadas em água corrente com auxílio de peneira de malha fina, garantindo a completa remoção de partículas aderidas sem danificar as estruturas radiculares. Após a lavagem, cada sistema radicular foi posicionado individualmente em bandejas acrílicas contendo uma fina lâmina de água, com o objetivo de minimizar a sobreposição das raízes e facilitar a distinção das estruturas durante a captura das imagens.

As imagens foram obtidas sob sistema de iluminação difusa padronizado, assegurando contraste adequado entre as raízes e o fundo. Posteriormente, as imagens digitais foram analisadas no software *ImageJ/Fiji*, previamente calibrado utilizando régua milimetrada posicionada na própria bandeja, permitindo a conversão da escala de pixels para milímetros.

A metodologia de quantificação radicular adotada neste estudo foi fundamentada nos princípios de biometria digital amplamente empregados na análise morfométrico de plântulas, os quais permitem estimar comprimento, área e perímetro por meio do processamento de imagens digitalizadas. Embora existam equipamentos específicos para análise automatizada de sistemas radiculares, as métricas avaliadas

(área, perímetro e comprimento) podem ser obtidas com elevada precisão mediante softwares de análise de imagem devidamente calibrados. Assim, optou-se por adaptar a lógica de biometria digital utilizada na avaliação de plântulas para a quantificação do sistema radicular, empregando o *ImageJ/Fiji* como ferramenta analítica. Essa adaptação permitiu a obtenção consistente das variáveis morfométricas, assegurando reprodutibilidade por meio da padronização da captura das imagens e calibração prévia da escala.

As variáveis radiculares extraídas foram: área total (AT), perímetro total (PT), comprimento radicular total (CRT), número de raízes primárias (NRP) e número de ramificações (NR). A área total correspondeu à área bidimensional ocupada pelas raízes na imagem digital. O perímetro total representou a soma dos contornos externos das estruturas radiculares detectadas. O comprimento radicular total foi obtido a partir da soma de todos os segmentos radiculares identificados, refletindo o desenvolvimento longitudinal do sistema radicular.

O número de raízes primárias foi determinado pela contagem das raízes emergentes diretamente da base da plântula, enquanto o número de ramificações foi estimado a partir da identificação dos pontos de bifurcação lateral ao longo do sistema radicular.

Adicionalmente, foi determinada a matéria fresca radicular (MFR), obtida imediatamente após a lavagem e remoção do excesso de água superficial por leve enxugamento com papel absorvente. Posteriormente, as amostras foram acondicionadas em sacos de papel e submetidas à secagem em estufa de circulação forçada a 65 °C até peso constante, sendo então determinada a matéria seca radicular (MSR). Os resultados foram expressos em mg plântula⁻¹ (miligrama por plântula).

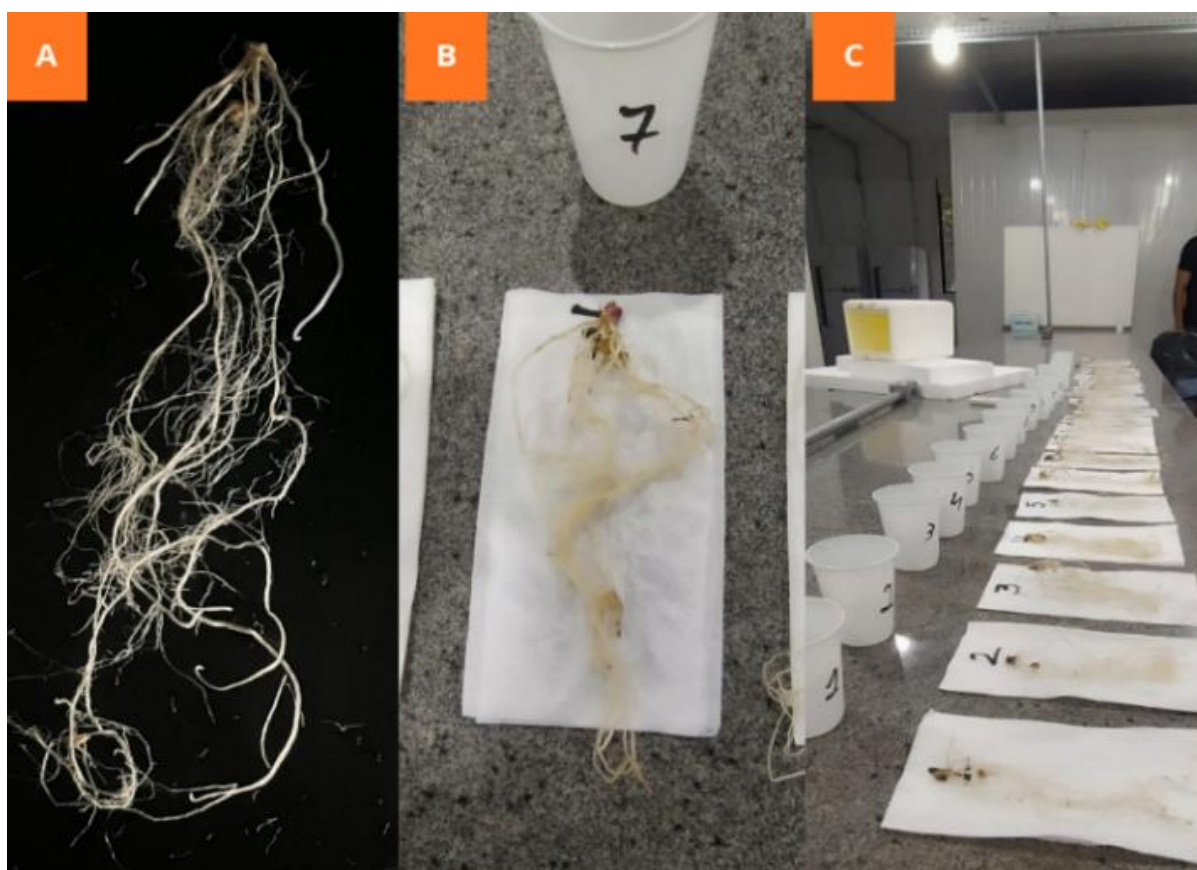


Figura 5. (A) Fotografia das raízes dispostas no acrílico; (B) Secagem das raízes em temperatura ambiente; (C) Disposição das raízes para aferir o peso fresco.

8.3. Características fisiológicas

As avaliações fisiológicas foram realizadas aos 15 dias após a emergência (DAE), quando as plantas se encontravam aproximadamente nos estádios V2-V3. As medições foram realizadas na última folha completamente expandida, no período da manhã (entre 08:00 e 11:00 h), visando reduzir variações associadas ao ciclo diurno.

Foram estimadas a taxa fotossintética líquida (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), a taxa de transpiração (E , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), a condutância estomática (G_s , $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), a concentração interna de CO_2 (C_i , $\mu\text{mol mol}^{-1}$) e o déficit de pressão de vapor folhosa (VPD , kPa), utilizando analisador portátil de gases por infravermelho (*IRGA*), modelo LI-6400 (LI-COR Biosciences, Nebraska, EUA).

O equipamento foi previamente calibrado antes das avaliações. A intensidade luminosa na câmara foi ajustada para $700 \mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, controlada de acordo com a radiação fotossinteticamente ativa (PAR). O fluxo de ar foi mantido em $415 \mu\text{mol}$

s⁻¹, e utilizou-se cartucho de CO₂ para estabilização da concentração de CO₂ no interior da câmara. A temperatura do bloco da câmara foi ajustada para acompanhar a temperatura ambiente vigente no momento da avaliação, em torno de 34 °C no tratamento de estresse térmico.

Após o posicionamento da folha na câmara, aguardou-se a estabilização dos parâmetros fisiológicos antes do registro dos dados, garantindo que as leituras fossem realizadas sob condições de equilíbrio fisiológico. As superfícies foliares foram cuidadosamente posicionadas para evitar dobras ou danos que pudessem interferir nas medições.

O teor relativo de clorofila (CHL), o conteúdo foliar de antocianinas (ANT), o teor de flavonoides (FLV) e o índice de balanço de nitrogênio (NBI) foram determinados em folhas completamente expandidas utilizando o medidor portátil *Dualex*[®] (*FORCE-A Scientific*). Foram realizadas leituras em múltiplos pontos do terço médio da folha, evitando a nervura central, e utilizada a média das leituras por folha para análise estatística.

A refletância foliar foi avaliada com espectrômetro portátil CI-710 (CID Bio-Science, Inc., EUA), previamente calibrado com padrões branco e escuro. As medições foram realizadas no terço médio da folha aos 15 DAE. A partir dos espectros obtidos, foram calculados os seguintes índices espectrais:

- PRI (Photochemical Reflectance Index)
- NDVI (Normalized Difference Vegetation Index)

Esses índices foram utilizados como indicadores indiretos de eficiência fotoquímica e estado fisiológico das plantas sob diferentes condições térmicas.

As análises de fluorescência foram realizadas utilizando fluorímetro por imagem modulado *FluorCam 800 MF* (*Photon System Instruments*, República Tcheca), configurado para protocolo de quenching.

Antes das medições, as folhas foram adaptadas ao escuro por um período mínimo de 30 minutos. Após esse intervalo, foram posicionadas sob o sistema de captura do equipamento, que registra imagens da fluorescência em tempo real, permitindo a análise simultânea de múltiplos pontos da folha. Durante as avaliações, foram obtidos os parâmetros F_0 (fluorescência mínima), F_m (fluorescência máxima), F_v (fluorescência variável) e F_v/F_m (eficiência quântica máxima do fotossistema II). Além

desses, também foram registrados outros parâmetros fotossintéticos, como PSII (rendimento quântico efetivo do fotossistema II), NPQ (dissipação não fotoquímica de energia), qP (coeficiente de extinção fotoquímica) e qL (fração de centros abertos do PSII).

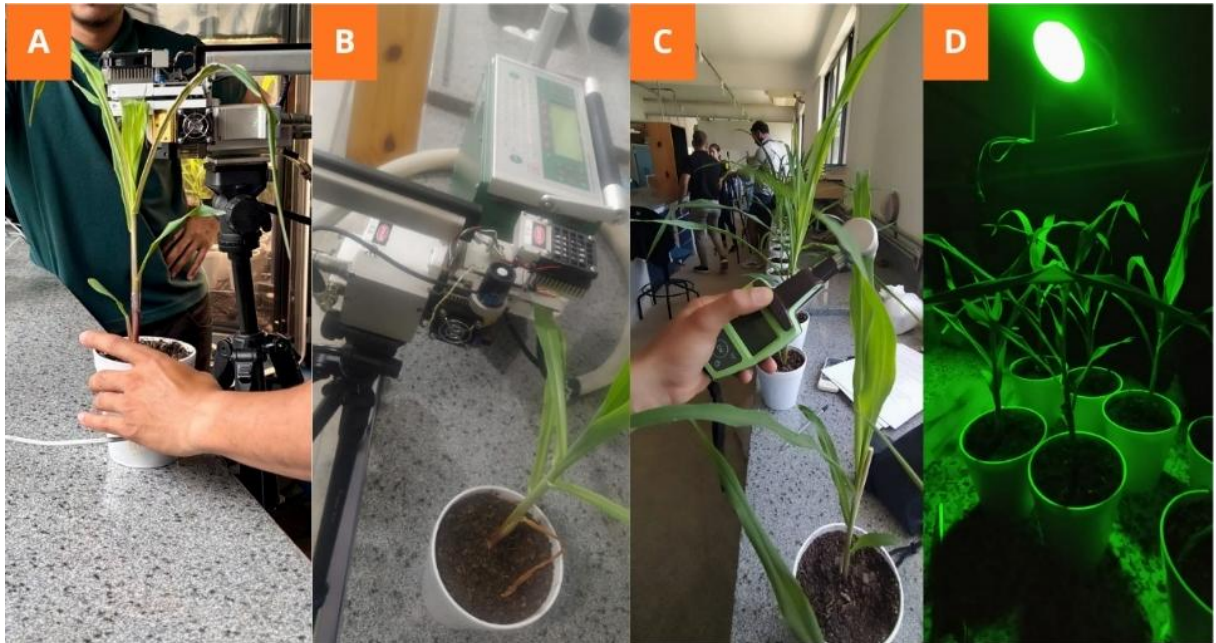


Figura 6. (A) Início das avaliações fisiológicas; (B) Avaliação com o IRGA; (C) Avaliação com o aparelho portátil *Dualox*; (D) Preparação das plantas para as análises no *FluorCam*.

8.4. Características enzimáticas

A atividade das enzimas antioxidantes catalase (CAT), peroxidase (POD) e superóxido dismutase (SOD) foi determinada a partir de extrato enzimático obtido da última folha completamente expandida, a mesma utilizada nas avaliações fisiológicas, aos 15 dias após a emergência (DAE). As coletas foram realizadas no período da manhã, entre 08:00 e 10:00 h, visando reduzir variações associadas ao ciclo diurno.

Para cada repetição experimental, as amostras foram processadas individualmente, não sendo realizado pool de plantas. Aproximadamente 500 mg de tecido foliar fresco foram macerados em nitrogênio líquido, em almofariz previamente resfriado, garantindo eficiente ruptura celular e preservação da atividade enzimática.

O material foi homogeneizado em 5 mL de tampão de extração composto por tampão fosfato de potássio (100 mM, pH 7,5), suplementado com PVPP (1-2% p/v), EDTA (1 mM), PMSF (1 mM) e DTT (0,1 mM). O PVPP foi utilizado para remoção de compostos fenólicos; o EDTA atuou como quelante de íons metálicos; o PMSF como inibidor de proteases; e o DTT como agente redutor, auxiliando na manutenção da estabilidade proteica.

O homogenato foi filtrado em quatro camadas de gaze e centrifugado a 10.000 g por 10 minutos, a 4 °C. O sobrenadante foi coletado e mantido sob refrigeração até a realização imediata das análises.

A atividade da catalase foi determinada pelo monitoramento da decomposição do peróxido de hidrogênio (H_2O_2), acompanhando-se a redução da absorbância a 240 nm em espectrofotômetro, conforme metodologia de Havir et al. (1987). A atividade enzimática foi calculada com base no coeficiente de extinção molar do H_2O_2 e expressa como $\mu\text{mol de } H_2O_2 \text{ decomposto min}^{-1} \text{ mg}^{-1} \text{ de proteína}$.

A atividade da peroxidase foi determinada segundo Kar e Mishra (1976), monitorando-se o aumento da absorbância a 420 nm devido à oxidação do substrato específico na presença de H_2O_2 . A atividade foi calculada com base na variação da absorbância por minuto e expressa em unidades de atividade por mg de proteína.

A atividade da SOD foi determinada conforme Giannopolitis e Ries (1977), baseada na capacidade da enzima em inibir a fotorredução do nitro azul de tetrazólio (NBT) sob iluminação fluorescente. A absorbância foi medida a 560 nm, e uma unidade de atividade de SOD foi definida como a quantidade de enzima necessária para promover 50% de inibição da fotorredução do NBT. Os resultados foram expressos em unidades de SOD mg^{-1} de proteína.

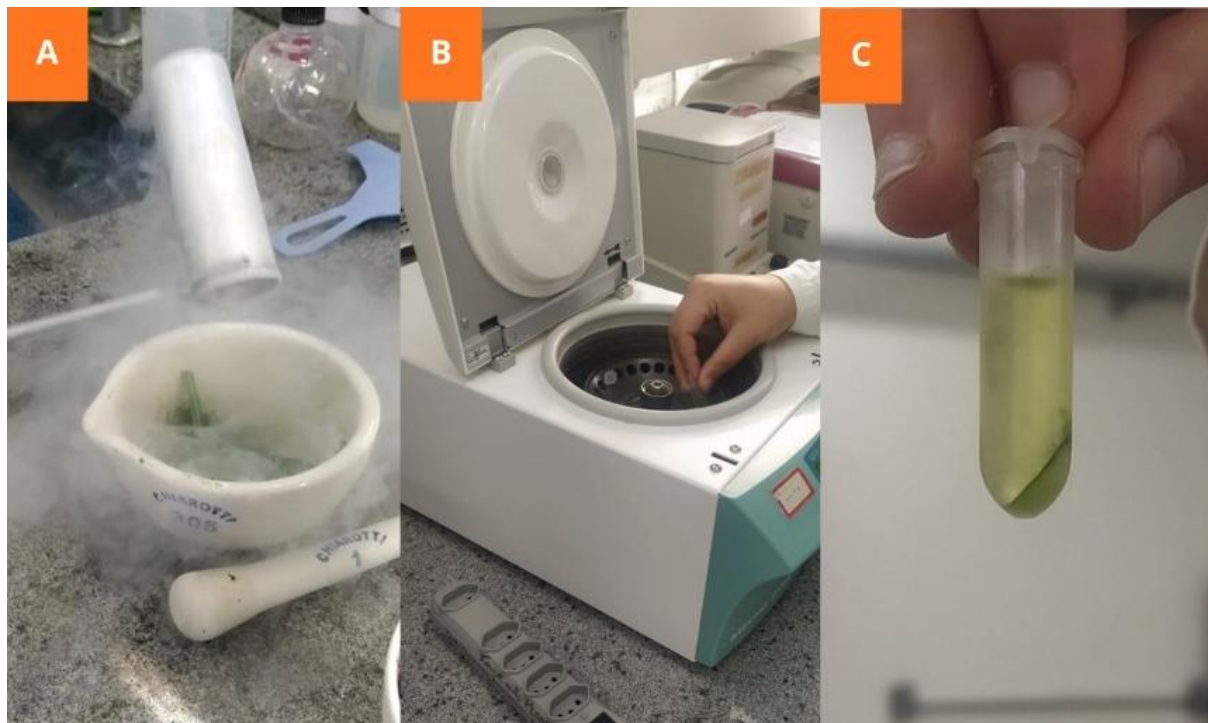


Figura 7. (A) Congelamento instantâneo das amostras de tecido foliar em nitrogênio líquido para armazenamento à - 80° C; (B) Centrifugação das amostras; (C) Amostras prontas para espectrofotometria.

8.5. Análises estatísticas

Antes da realização das análises de variância, foram considerados os pressupostos do modelo linear, especialmente quanto à normalidade dos resíduos e à homogeneidade das variâncias, conforme exigido para a aplicação de testes paramétricos como a ANOVA. No *software GENES*, tais verificações são conduzidas por meio de testes específicos aplicados aos resíduos do modelo, como testes de normalidade e testes de homogeneidade de variâncias, assegurando a adequação dos dados às premissas estatísticas.

Foi realizada a análise de variância conjunta entre os tratamentos (temperaturas), de acordo com o modelo:

$$Y_{ijk} = \mu + G_i + B/T_{jk} + T_j + GT_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

em que:

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

Quando detectadas diferenças significativas na análise conjunta, procedeu-se à comparação de médias. O teste Tukey foi aplicado para comparação dos genótipos dentro de cada tratamento, adotando-se nível de significância de 5%. As análises estatísticas foram realizadas no *software Genes* (Cruz, 2016).

9. RESULTADOS

9.1. Monitoramento das temperaturas

Por meio da utilização do equipamento Datalogger da marca AKSO, modelo AK172 mini, foi possível confirmar que as temperaturas propostas nas câmaras de crescimento para avaliação das linhagens de milho-pipoca foram mantidas de forma satisfatória ao longo dos 15 dias após a emergência (DAE). As leituras registradas indicam que as faixas térmicas previamente estabelecidas (temperatura controle: 30/25 °C e temperatura supra-ótima: 40/28 °C) foram geralmente alcançadas, ainda que com variações previsíveis, sobretudo nas temperaturas máximas (Figura 8).

No ambiente controle (30/25 °C), a temperatura máxima registrada foi de 31,9 °C, enquanto a mínima foi de 22,7 °C. A umidade relativa do ar variou entre 48,2% e 94,1%, refletindo oscilações microclimáticas internas associadas à evapotranspiração das plantas e ao funcionamento do sistema de iluminação.

No ambiente de temperatura supra-ótima (40/28 °C), a temperatura máxima registrada foi de 41,5 °C, com mínima de 23,1 °C, confirmando que o pico térmico programado foi efetivamente atingido. A umidade relativa variou de 38,3% a 92,2%. Embora tenha sido registrado valor mínimo de 38,3% em momentos pontuais, a umidade manteve-se predominantemente na faixa de 70% a 80% durante a maior parte do período experimental (Figura 8).

O pico térmico observado no tratamento está associado, em parte, à contribuição térmica adicional do painel LED *Quantum Grow* 1000 W durante o fotoperíodo. O monitoramento contínuo por meio do Datalogger permitiu acompanhar essas oscilações e confirmar que as condições de estresse térmico programadas foram efetivamente impostas ao longo do experimento.

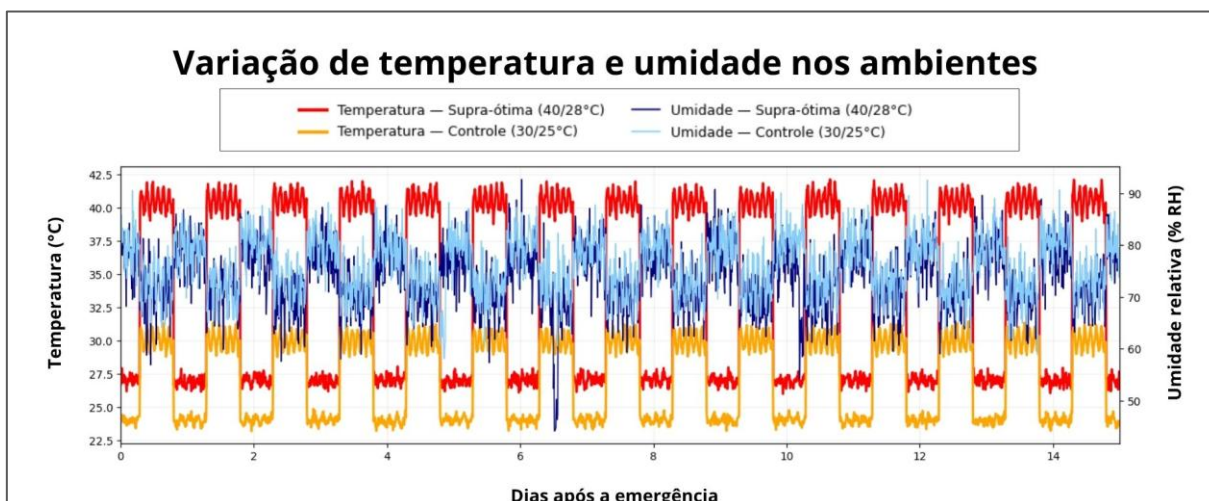


Figura 8. Variação de temperatura e umidade relativa ao longo de 15 dias após a emergência (DAE). As linhas representam os registros contínuos de temperatura (°C) e umidade relativa do ar (%RH) em dois regimes térmicos: supra-ótimo (40/28 °C) e controle (30/25 °C). A temperatura é apresentada no eixo y esquerdo (linha vermelha e laranja) e a umidade relativa no eixo y direito (linha azul escuro e azul claro).

9.2. Teste germinativo

Na análise conjunta, as variáveis GF, PSA, PSR, CPA, CR, NRS e ATP apresentaram significância para o fator genótipo (G), indicando diferenças estatísticas entre os genótipos. Para o fator temperatura (T), observou-se significância para CPA. Para IVG, embora o fator temperatura (T) tenha sido significativo, a interpretação deve considerar a significância da interação $G \times T$, indicando que a resposta do IVG à temperatura variou entre os genótipos (Tabela 3).

Tabela 3. Resumo da análise de variância conjunta para as características germinativas avaliadas em plântulas de milho-pipoca sob duas condições térmicas (controle: 25/30 °C; tratamento: 28/40 °C), ao final de sete dias de avaliação.

SV	G		T		$G \times T$		Residual		Média	CV (%)
	DF=3		DF=1		DF=3		DF=18			
IVG	4,31	ns	21,95	*	8,59	*	1,72		18,09	7,24
GF	86,46	**	3,13	ns	3,13	ns	14,24		97,19	3,88
PSA	0,0133	**	0,0000	ns	0,0004	ns	0,0003		0,15	9,45
PSR	0,0390	**	0,0030	ns	0,0050	**	0,0002		0,17	8,99
CPA	7,21	**	4,58	**	0,4470	ns	0,2011		4,19	10,71
CR	10,39	**	1,05	ns	308,35	**	0,4539		5,25	12,84
NRS	19,10	**	0,0313	ns	0,3021	ns	0,2587		1,38	36,99

ATP 4,71 ** 0,0221 ns 0,1683 ns 0,0631 2,31 10,89

SV = fonte de variação; G = genótipos; T = Temperatura; G×T = interação entre genótipos e temperatura; Residual = erro experimental; Média = média geral da variável; CV (%) = coeficiente de variação; IVG = índice de velocidade de germinação; GF = germinação final (%); PSA = peso seco da parte aérea (g); PSR = peso seco da raiz (g); CPA = comprimento da parte aérea (cm); CR = comprimento da raiz (cm); NRS = número de raízes secundárias; ATP = altura total da plântula (cm). ns = não significativo; * e ** = significativos a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste F.

Já na interação genótipo x ambiente (G×T) três variáveis apresentaram significância: IVG, PSR e CR. Os coeficientes de variação (CV) foram, em geral, inferiores a 15%, indicando boa precisão experimental. A exceção foi observada no número de raízes secundárias (NRS), com CV de 36,99% (Tabela 3).

A análise do fatorial envolvendo quatro linhagens e duas temperaturas permitiu comparar as médias das características germinativas tanto entre linhagens dentro de cada temperatura quanto entre temperaturas para cada linhagem (Tabela 4).

Tabela 4. Comparação de médias das características germinativas em quatro linhagens de milho-pipoca avaliadas sob duas faixas de temperatura diurna/noturna (25/30 °C e 28/40 °C), comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

G	IVG				G	GF			
	30/25 °C		40/28 °C			30/25 °C		40/28 °C	
L76	17,63	A ab	19,50	A a	L76	100,00	A a	100,00	A a
L263	17,46	A ab	17,75	A a	L263	92,50	A a	92,50	A a
L594	15,08	B b	19,58	A a	L594	97,50	A a	100,00	A a
L61	18,88	A a	18,83	A a	L61	97,50	A a	97,50	A a
G	PSA				G	PSR			
	30/25 °C		40/28 °C			30/25 °C		40/28 °C	
L76	0,1961	A a	0,1975	A a	L76	0,2267	B a	0,3133	A a
L263	0,1484	A b	0,1328	A b	L263	0,1812	A b	0,1482	B b
L594	0,1513	B b	0,1724	A a	L594	0,1204	A c	0,1407	A bc
L61	0,0980	A c	0,1012	A c	L61	0,1133	A c	0,1163	A c
G	CPA				G	CR			
	30/25 °C		40/28 °C			30/25 °C		40/28 °C	
L76	5,46	A a	4,45	B a	L76	5,78	A a	5,64	A a
L263	3,04	A b	2,57	A b	L263	6,41	A a	5,50	A ab
L594	4,58	A a	4,31	A a	L594	2,92	B b	4,17	A b
L61	5,21	A a	3,92	B a	L61	6,61	A a	4,96	B ab
G	NRS				G	ATP			
	30/25 °C		40/28 °C			30/25 °C		40/28 °C	
L76	3,25	A a	3,88	A a	L76	3,31	A a	3,61	A a

L263	1,36	A b	1,13	A b	L263	1,97	A b	1,80	A b
L594	0,00	A c	0,00	A c	L594	1,85	A b	2,15	A b
L61	0,75	A bc	0,63	A bc	L61	2,01	A b	1,78	A b

Médias seguidas pela mesma letra minúscula na coluna não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$). G = genótipo (linhagem); IVG = índice de velocidade de germinação; GF = germinação final; PSA = peso seco da parte aérea; PSR = peso seco da raiz; CPA = comprimento da parte aérea; CR = comprimento da raiz; NRS = número de raízes secundárias; ATP = altura total da plântula.

Na comparação das médias dentro de cada temperatura, para o índice de velocidade de germinação (IVG), observaram-se diferenças significativas apenas na temperatura de 30/25 °C, na qual a linhagem L61 apresentou o maior valor médio, diferindo estatisticamente apenas da linhagem L594. Para a germinação final (GF), as médias mantiveram-se elevadas em todos os genótipos, variando de 92,5% a 100,0%, sem diferenças estatísticas entre as linhagens em ambas as temperaturas (Tabela 4).

Quanto ao peso seco da parte aérea (PSA), a linhagem L76 apresentou as maiores médias nas duas condições térmicas, não diferindo estatisticamente da linhagem L594 na temperatura de estresse. Em contraste, a linhagem L61 apresentou as menores médias de PSA em ambas as temperaturas, sendo estatisticamente inferior às demais. Para o peso seco da raiz (PSR), a linhagem L76 novamente se destacou, apresentando as maiores médias nos dois ambientes, diferindo estatisticamente das demais linhagens. Já a linhagem L61 apresentou os menores valores de PSR em ambas as temperaturas, não diferindo estatisticamente da linhagem L594 (Tabela 4).

No comprimento da parte aérea (CPA), as linhagens L61, L76 e L594 apresentaram médias estatisticamente superiores à linhagem L263 em ambos os ambientes térmicos. Para o comprimento da raiz (CR), na temperatura de 30/25 °C, a linhagem L61 apresentou a maior média, sem diferir estatisticamente da L263 e L76. Em 40/28 °C, a linhagem L76 apresentou a maior média de CR, também sem diferir da L263 e L61. Por fim, para o número de raízes secundárias (NRS) e a altura total da plântula (ATP), a linhagem L76 apresentou as maiores médias em ambas as temperaturas, sendo estatisticamente superior às demais linhagens.

Na comparação de médias entre temperaturas para cada linhagem, observou-se que as características GF, NRS e ATP permaneceram estáveis entre os ambientes para todas as linhagens. A linhagem L594 foi a única a apresentar aumento significativo no IVG sob a temperatura mais elevada, enquanto as demais mantiveram

valores constantes entre os ambientes. Para o PSR, a linhagem L76 apresentou aumento na temperatura de estresse, ao passo que a linhagem L263 apresentou redução; as demais linhagens não apresentaram variações significativas. Em relação ao PSA, apenas a linhagem L594 apresentou incremento na temperatura mais elevada, mantendo-se constantes os valores das demais linhagens.

Quanto ao comprimento da parte aérea (CPA), as linhagens L76 e L61 apresentaram redução significativa na temperatura mais elevada, enquanto as demais não sofreram alterações. Para o comprimento da raiz (CR), a linhagem L263 foi a única a apresentar aumento na temperatura alta, enquanto a linhagem L61 apresentou redução; as demais linhagens mantiveram valores estatisticamente semelhantes entre as temperaturas.

9.3. Características morfológicas

A análise de variância conjunta das características morfológicas houve efeito significativo do fator genótipo (G) para seis variáveis: diâmetro do colmo (DC), altura da planta (ALT), peso da parte aérea fresca (PAF), peso da parte aérea seca (PAS), peso radicular fresco (PRF) e peso radicular seco (PRS). As demais variáveis, área foliar (AF), área radicular total (ART), peso radicular total (PRT), comprimento radicular total (CRT), número de raízes primárias (NRP) e número de ramificações (NR), não apresentaram diferenças significativas entre genótipos (Tabela 5).

Tabela 5. Resumo da análise de variância conjunta para as características morfológicas avaliadas em plântulas de milho-pipoca sob duas condições térmicas (controle: 25/30 °C; tratamento: 28/40 °C), ao longo de quinze dias após a emergência.

SV	G		T		G×T		Residual	Média	CV (%)
	DF=3		DF=1		DF=3		DF=24		
DC	9435,75	**	3956,41	**	0,1798	ns	0,4597	6,86	9,89
ALT	147,82	**	2421,14	**	29,320	ns	16,63	56,24	7,25
AF	2194,56	ns	11570,20	*	1743,53	ns	881,70	182,96	16,23
PAF	48,27	**	35,83	**	2,36	ns	2,33	8,23	18,57
PAS	0,1202	**	0,0490	*	0,0100	ns	0,0146	0,5600	21,68
PRF	3,51	**	6,90	**	0,0400	ns	0,4200	2,76	23,60
PRS	0,0100	**	0,0040	ns	0,0020	ns	0,0010	0,1400	26,92
ART	70,89	ns	271,55	*	39,87	ns	64,16	28,51	28,09

PRT	48493,00	ns	917938,51	**	23574,64	ns	44797,65	754,70	28,04
CRT	15628,87	ns	237600,64	**	11710,28	ns	13199,16	398,93	28,80
NRP	1,33	ns	62,50	*	1,17	ns	2,77	9,60	17,34
NR	192491,87	ns	2226896,10	**	215810,50	ns	115756,43	905,10	37,59

SV = fonte de variação; G = genótipos; T = Temperatura; G×T = interação entre genótipos e temperatura; Residual = erro experimental; Média = média geral da variável; CV (%) = coeficiente de variação; DC = diâmetro do colmo (mm); ALT = altura da planta (cm); AF = área foliar (cm²); PAF = peso da parte aérea fresca (g); PAS = peso da parte aérea seca (g); PRF = peso radicular fresco (g); PRS = peso radicular seco (g); ART = área radicular total (cm²); PRT = perímetro radicular total (cm); CRT = comprimento radicular total (cm); NRP = número de raízes primárias; NR = número de ramificações. ns = não significativo; * e ** = significativos a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste F.

Para o fator temperatura (T), foi observado efeito significativo para a maioria das variáveis: DC, ALT, AF, PAF, PAS, PRF, ART, PRT, CRT, NRP e NR. Apenas o peso radicular seco (PRS) não apresentou diferença significativa entre os ambientes. Na interação genótipo x temperatura (G×T) não foi verificado efeito significativo para nenhuma das características morfológicas avaliadas. Quanto aos coeficientes de variação, DC e ALT apresentaram valores abaixo de 10%. As variáveis PAF, PAS, PRF e PRS tiveram CVs entre 18% e 27%. Já ART, PRT, CRT e NR apresentaram coeficientes superiores a 28% (Tabela 5).

A análise do fatorial envolvendo quatro linhagens e duas faixas térmicas permitiu comparar as médias das características morfológicas tanto entre linhagens dentro de cada temperatura quanto entre temperaturas para cada linhagem (Tabela 6).

Tabela 6. Comparação das estimativas das médias das características morfológicas em quatro linhagens de milho-pipoca avaliadas sob duas faixas de temperatura diurna/noturna (25/30 °C e 28/40 °C). As comparações entre as condições térmicas para cada linhagem e entre os genótipos dentro de cada ambiente foram realizadas pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

DC					ALT				
G	30/25 °C		40/28 °C		G	30/25 °C		40/28 °C	
L76	7,34	A ab	6,48	A b	L76	63,50	A ab	52,06	B ab
L263	6,31	A b	5,55	A b	L263	63,74	A ab	44,40	B c
L594	8,50	A a	7,87	A a	L594	69,42	A a	52,30	B a
L61	6,54	A b	6,28	A b	L61	59,42	A b	45,08	B bc

AF					PAF				
G	30/25 °C		40/28 °C		G	30/25 °C		40/28 °C	
L76	187,30	A ab	178,90	A a	L76	8,96	A b	8,47	A ab
L263	203,72	A ab	153,66	B a	L263	7,24	A b	4,97	B c

L594	234,10	A a	171,50	B a	L594	12,45	A a	9,74	B a
L61	174,76	A b	159,76	A a	L61	8,05	A b	5,95	B bc
G	PAS				G	PRF			
	30/25 °C		40/28 °C			30/25 °C		40/28 °C	
L76	0,62	A a	0,61	A ab	L76	4,06	A a	3,10	B a
L263	0,53	A a	0,38	A c	L263	2,76	A b	1,92	A b
L594	0,70	A a	0,67	A a	L594	3,14	A ab	2,49	A ab
L61	0,52	A a	0,44	A bc	L61	2,75	A b	1,88	B b
G	PRS				G	PRF			
	30/25 °C		40/28 °C			30/25 °C		40/28 °C	
L76	0,18	A a	0,22	A a	L76	4,06	A a	3,10	B a
L263	0,13	A ab	0,11	A b	L263	2,76	A b	1,92	A b
L594	0,10	B b	0,16	A ab	L594	3,14	A ab	2,49	A ab
L61	0,12	A ab	0,12	A b	L61	2,75	A b	1,88	B b

Médias seguidas pela mesma letra minúscula na coluna não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$). G = genótipo (linhagem); DC = diâmetro do colmo; ALT = altura da planta; AF = área foliar; PAF = peso da parte aérea fresca; PAS = peso da parte aérea seca; PRF = peso radicular fresco; PRS = peso radicular seco.

Na comparação das médias dentro de cada temperatura, observou-se um padrão recorrente de superioridade de L594, com L76 frequentemente ocupando posição intermediária e, em alguns casos, sem diferir do maior valor. Em 30/25 °C, L594 apresentou as maiores médias para diâmetro do colmo, altura e área foliar, sem diferir de L76 (e, para altura e área foliar, também sem diferir de L263). Para a biomassa da parte aérea fresca, L594 apresentou a maior média e diferiu das demais linhagens. Já para biomassa radicular fresca, L76 apresentou a maior média, diferindo das demais, e para biomassa radicular seca, L76 apresentou a maior média, diferindo apenas de L594. Em 40/28 °C, L594 apresentou a maior média de diâmetro do colmo, diferindo das demais linhagens, e manteve-se com maiores valores de altura, parte aérea fresca, parte aérea seca e biomassa radicular, porém sem diferir de L76, que se manteve consistentemente no grupo superior ou intermediário nessas variáveis. Para área foliar, não houve diferenças entre linhagens em 40/28 °C.

Na comparação de médias entre temperaturas para cada linhagem, diâmetro do colmo e massa seca da parte aérea permaneceram estáveis entre 30/25 °C e 40/28 °C em todas as linhagens. A altura reduziu sob 40/28 °C em todas as linhagens. A área foliar reduziu em L263 e L594, enquanto L76 e L61 se mantiveram estáveis. A massa fresca da parte aérea reduziu em L263, L594 e L61, com estabilidade em L76. A massa fresca de raízes reduziu em L76 e L61, enquanto L263 e L594

permaneceram estáveis. Por fim, a massa seca de raízes aumentou sob 40/28 °C apenas em L594, mantendo-se estável nas demais linhagens.

9.4. Variáveis fisiológicas

9.4.1. Refletância foliar

Na análise conjunta dos índices fisiológicos de refletância foliar, todas as variáveis apresentaram significância para o fator genótipo (G), indicando variabilidade genética expressiva entre as linhagens quanto à composição pigmentária e ao estado fisiológico das folhas. Para o fator temperatura (T), observou-se significância em todas as variáveis, com exceção do índice de carotenoides por refletância 1 (CRI1) (Tabela 7).

Tabela 7. Resumo da análise de variância conjunta para os índices fisiológicos de refletância foliar avaliados em plântulas de milho-pipoca sob duas condições térmicas (controle: 25/30 °C; tratamento: 28/40 °C), no penúltimo dia do experimento, utilizando o espectrorradiômetro portátil CI-710 SpectraVue®.

SV	G		T		G×T		Residual		Média	CV (%)
	DF=3		DF=1		DF=3		DF=24			
ARI1	0,0002	**	0,0016	**	0,0001	**	0,0000	-0,0074	38,79	
ARI2	0,2100	**	5,06	**	0,0442	ns	0,0263	-0,4001	40,55	
CRI1	0,0004	*	0,0016	ns	0,0002	ns	0,0001	0,0527	16,87	
CRI2	0,0002	*	0,0062	**	0,0001	ns	0,0001	0,0450	19,23	
CNDVI	0,0051	**	0,0182	**	0,0036	**	0,0008	0,4532	6,04	
GRI	408284,16	**	1756029,02	**	0,4300	*	87453,27	2621,42	11,28	
PSRI	0,0001	**	0,0002	*	0,0001	*	0,0000	-0,0237	19,28	

SV = fonte de variação; G = genótipos; T = Temperatura; G×T = interação entre genótipos e temperatura; Residual = erro experimental; Média = média geral da variável; CV (%) = coeficiente de variação; ARI1 = índice de antocianina por refletância 1; ARI2 = índice de antocianina por refletância 2; CRI1 = índice de carotenoide por refletância 1; CRI2 = índice de carotenoide por refletância 2; CNDVI = NDVI corrigido; GRI = índice “G” de refletância na banda do verde; PSRI = índice de senescência de pigmentos. ns = não significativo; * e ** = significativos a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste F.

Na interação genótipo × temperatura (G×T), três variáveis apresentaram significância: ARI1, CNDVI e GRI, indicando que a resposta das linhagens para esses índices foi dependente da condição térmica (Tabela 7). Os coeficientes de variação (CV%) foram baixos para CNDVI e G, sugerindo adequada precisão experimental, enquanto para CRI1 e CRI2 os valores foram moderados, compatíveis com experimentos fisiológicos. Para ARI1, ARI2 e PSRI, como as médias foram negativas, o CV% torna-se menos interpretável (por ser uma medida relativa à média), devendo-se priorizar a avaliação da precisão pela variância residual e pelos quadrados médios do resíduo apresentados na ANOVA (Tabela 7).

A análise do fatorial envolvendo quatro linhagens e duas faixas térmicas permitiu comparar as médias dos índices de refletância foliar tanto entre linhagens dentro de cada temperatura quanto entre temperaturas para cada linhagem (Tabela 8).

Tabela 8. Comparação das estimativas das médias dos índices fisiológicos de refletância foliar em quatro linhagens de milho-pipoca avaliadas sob duas faixas de temperatura diurna/noturna (25/30 °C e 28/40 °C). As comparações foram realizadas pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$), utilizando os dados obtidos no penúltimo dia do experimento com o espectrorradiômetro CI-710 SpectraVue®.

ARI1					ARI2				
G	30/25 °C		40/28 °C		G	30/25 °C		40/28 °C	
L76	-0.0040	A bc	-0.0159	B a	L76	-0.1380	A b	-0.8362	B a
L263	0.0070	A a	-0.0123	B a	L263	0.2281	A a	-0.6757	B a
L594	-0.0067	A c	-0.0160	B a	L594	-0.2374	A b	-0.8626	B a
L61	-0.0005	A b	-0.0111	B a	L61	-0.0300	A ab	-0.6494	B a
CRI1					CRI2				
G	30/25 °C		40/28 °C		G	30/25 °C		40/28 °C	
L76	0.0638	A a	0.0543	A a	L76	0.0578	A a	0.0384	B a
L263	0.0552	A a	0.0496	A a	L263	0.0622	A a	0.0372	B a
L594	0.0600	A a	0.0494	A a	L594	0.0533	A a	0.0333	B ab
L61	0.0572	A a	0.0325	B b	L61	0.0566	A a	0.0214	B b
CNVDI					GRI				
G	30/25 °C		40/28 °C		G	30/25 °C		40/28 °C	
L76	0.5087	A a	0.4361	B ab	L76	2218.20	B a	3087.60	A a
L263	0.4700	A ab	0.4764	A a	L263	2340.40	A a	2479.20	A b
L594	0.4478	A b	0.4155	A b	L594	2570.20	B a	3200.60	A a
L61	0.4718	A ab	0.3994	A b	L61	2518.80	A a	2556.40	A b
PSRI									
G	30/25 °C		40/28 °C						

L76	-0.0251	A a	-0.0198	A ab
L263	-0.0237	B a	-0.0147	A a
L594	-0.0297	B a	-0.0237	A bc
L61	-0.0246	A a	-0.0282	A c

Médias seguidas pela mesma letra minúscula na coluna não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$). G = genótipo (linhagem); ARI1 = índice de antocianina por refletância 1; ARI2 = índice de antocianina por refletância 2; CRI1 = índice de carotenoide por refletância 1; CRI2 = índice de carotenoide por refletância 2; CNDVI = NDVI corrigido; GRI = índice "G" de refletância na banda do verde; PSRI = índice de senescência de pigmentos.

Na comparação das médias dentro de cada temperatura, para ARI1 observou-se diferenciação entre linhagens apenas em 30/25 °C, na qual L263 apresentou a maior média, enquanto L594 apresentou a menor, com L61 e L76 em posição intermediária. Em 40/28 °C, não foram observadas diferenças entre linhagens para ARI1. Para ARI2, em 30/25 °C L263 apresentou a maior média, não diferindo de L61, enquanto L76 e L594 compuseram o grupo de menores médias; em 40/28 °C, não houve diferenciação entre linhagens. Para CRI1, não houve diferenças entre linhagens em 30/25 °C, enquanto em 40/28 °C a linhagem L61 apresentou a menor média, diferindo das demais.

Para CRI2, não se observaram diferenças entre linhagens em 30/25 °C; em 40/28 °C, L61 apresentou a menor média, enquanto L76 e L263 apresentaram as maiores, com L594 em posição intermediária. Para o índice CNDVI, em 30/25 °C L76 apresentou maior média, diferindo da L594, com L263 e L61 em posição intermediária; em 40/28 °C L263 apresentou maior média, enquanto L594 e L61 apresentaram as menores, com L76 em posição intermediária. Para o índice GRI, não houve diferenças entre linhagens em 30/25 °C; em 40/28 °C, L76 e L594 apresentaram maiores médias, diferindo da L263 e L61. Por fim, para PSRI, não houve diferenças entre linhagens em 30/25 °C, enquanto em 40/28 °C L263 apresentou a maior média e L61 a menor, com L76 e L594 em posição intermediária (Tabela 8).

Na comparação de médias entre temperaturas para cada linhagem, verificou-se redução de ARI1 e ARI2 sob 40/28 °C para todas as linhagens. Para CRI1, as linhagens L76, L263 e L594 mantiveram valores estáveis entre as temperaturas, enquanto L61 apresentou redução sob 40/28 °C. Para CRI2, observou-se redução sob 40/28 °C em todas as linhagens. Para CNDVI, houve redução sob 40/28 °C nas linhagens L76 e L594, enquanto L263 e L61 permaneceram estáveis. Para o índice GRI, observou-se aumento sob 40/28 °C nas linhagens L76 e L594, com estabilidade

em L263 e L61. Para PSRI, ocorreu aumento sob 40/28 °C nas linhagens L263 e L594, enquanto L76 e L61 mantiveram valores estatisticamente semelhantes entre as temperaturas (Tabela 8).

9.4.2. Pigmentos foliares

Na análise conjunta, todas as variáveis obtidas por fluorescência óptica apresentaram efeito significativo do fator genótipo (G), indicando variabilidade genética entre as linhagens de milho-pipoca quanto ao teor de pigmentos foliares e ao índice de equilíbrio de nitrogênio, conforme a Tabela 9.

Tabela 9. Resumo da análise de variância conjunta para os índices fisiológicos obtidos por fluorescência óptica em plântulas de milho-pipoca sob duas condições térmicas (controle: 25/30 °C; tratamento: 28/40 °C), no penúltimo dia do experimento, utilizando o medidor portátil de fluorescência *Dualex Scientific*®.

SV	G	T	G×T	Residual [#]	Média	CV (%)
	DF=3	DF=1	DF=3	DF=24		
Chl	82,86 **	18,65 ns	11,90 *	2,99	29,69	5,82
Flav	12,33 **	75,08 **	10,58 *	2,43	0,51	9,65
Anth	1,46 *	3,26 *	0,43 ns	0,36	0,22	8,67
NBI	432,07 **	1491,70 **	353,28 **	34,08	59,44	9,82

SV = fonte de variação; G = genótipos; T = Temperatura; G×T = interação entre genótipos e temperatura; Residual = erro experimental; Média = média geral da variável; CV (%) = coeficiente de variação; Chl = teor de clorofila total; Flav = teor de flavonoides; Anth = teor de antocianinas; NBI = índice de equilíbrio de nitrogênio. ns = não significativo; * e ** = significativos a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste F.

As variáveis teor de clorofila total (Chl), flavonoides (Flav), teor de antocianinas (Anth) e índice de equilíbrio de nitrogênio (NBI) foram influenciadas pelo componente genético. No fator temperatura (T), foi observado efeito significativo para Flav, Anth e NBI, evidenciando que a variação térmica impactou diretamente o metabolismo secundário e o balanço nutricional das folhas. O teor de clorofila total (Chl), por outro lado, não foi influenciado por esse fator, sugerindo maior estabilidade dessa variável frente às condições impostas (Tabela 9).

A interação genótipo × temperatura (G×T) foi significativa para Chl, Flav e NBI, indicando que a resposta dos genótipos para essas variáveis não foi uniforme entre os ambientes. Os coeficientes de variação (CV%) foram baixos para todas as variáveis

analisadas, reforçando a boa precisão experimental e a confiabilidade dos dados (Tabela 9).

A análise do fatorial envolvendo quatro linhagens e duas faixas térmicas permitiu comparar as médias dos índices fisiológicos estimados pelo Dualex tanto entre linhagens dentro de cada temperatura quanto entre temperaturas para cada linhagem (Tabela 10).

Tabela 10. Comparação das estimativas das médias dos índices fisiológicos obtidos pelo equipamento *Dualex Scientific*® em quatro linhagens de milho-pipoca avaliadas sob duas faixas de temperatura diurna/noturna (25/30 °C e 28/40 °C). As comparações entre as condições térmicas para cada linhagem e entre as linhagens dentro de cada ambiente foram realizadas pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$), utilizando os dados obtidos no penúltimo dia do experimento.

G	Chl				G	Flav			
	30/25 °C		40/28 °C			30/25 °C		40/28 °C	
L76	34,45	A a	31,21	B a	L76	0,44	B a	0,6	A ab
L263	29,98	A b	31,75	A a	L263	0,50	A a	0,5	A b
L594	26,93	A c	25,18	A b	L594	0,44	B a	0,5	A b
L61	30,17	A b	27,91	A b	L61	0,50	A a	0,6	A a

G	Anth				G	NBI			
	30/25 °C		40/28 °C			30/25 °C		40/28 °C	
L76	0,1882	B b	0,2256	A a	L76	78,53	A a	55,14	B ab
L263	0,214	A ab	0,2238	A a	L263	60,80	A b	65,27	A a
L594	0,2294	A a	0,2402	A a	L594	61,56	A b	48,23	B bc
L61	0,2052	A ab	0,2194	A a	L61	61,31	A b	44,71	A c

Médias seguidas pela mesma letra minúscula na coluna não diferem entre genótipos dentro de cada temperatura. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na linha não diferem entre temperaturas dentro de cada genótipo, pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$). Chl = teor de clorofila total; Flav = teor de flavonoides; Anth = teor de antocianinas; NBI = índice de equilíbrio de nitrogênio.

Na comparação das médias dentro de cada temperatura, para o teor total de clorofila (Chl), em 30/25 °C a linhagem L76 apresentou a maior média, enquanto L594 apresentou a menor, com L263 e L61 em posição intermediária. Em 40/28 °C, L263 e L76 apresentaram as maiores médias de Chl, diferindo da L594 e L61. Para o índice de flavonoides (Flav), em 30/25 °C não houve diferenças entre linhagens. Em 40/28 °C, L61 apresentou a maior média, L263 e L594 apresentaram menores médias, e L76 manteve valor intermediário, sem diferir de ambos os grupos.

Para o índice de antocianinas (Anth), em 30/25 °C a linhagem L594 apresentou a maior média e L76 a menor, com L263 e L61 em posição intermediária; em 40/28 °C, não foram observadas diferenças entre linhagens. Para o índice de equilíbrio de nitrogênio (NBI), em 30/25 °C L76 apresentou a maior média, enquanto L263, L594 e L61 apresentaram médias semelhantes e inferiores. Em 40/28 °C, L263 apresentou a maior média e L61 a menor, com L76 em posição intermediária e L594 compondo um grupo intermediário com aproximação aos menores valores.

Na comparação de médias entre temperaturas para cada linhagem, observou-se redução do teor de clorofila (Chl) apenas na linhagem L76, enquanto L263, L594 e L61 mantiveram valores estatisticamente semelhantes entre as temperaturas. Para Flav, verificou-se aumento sob 40/28 °C nas linhagens L76 e L594, mantendo-se estáveis L263 e L61. Para Anth, observou-se aumento sob 40/28 °C apenas na linhagem L76, com estabilidade nas demais. Para NBI, ocorreu redução sob 40/28 °C nas linhagens L76 e L594, enquanto L263 e L61 permaneceram estatisticamente estáveis entre as temperaturas.

9.4.3. Trocas gasosas

Na análise conjunta das trocas gasosas, o fator genótipo (G) apresentou efeito significativo para todas as variáveis avaliadas: taxa de assimilação líquida de CO₂ (A), condutância estomática (gs), concentração intercelular de CO₂ (Ci), transpiração foliar (E) e déficit de pressão de vapor (VPD) (Tabela 11).

Tabela 11. Resumo da análise de variância conjunta para os índices fisiológicos obtidos por analisador portátil de gases infravermelho (IRGA) em plântulas de milho-pipoca sob duas condições térmicas (controle: 25/30 °C; tratamento: 28/40 °C), no penúltimo dia do experimento, IRGA, LI-6400, Licor.

SV	G [#]		T [#]		G* ^T [#]		Residual [#]		Média	CV (%)
	DF=3		DF=1		DF=3		DF=24			
A	97,18	**	117,79	**	19,23	ns	7,41	15,87	17,15	
g _s	3,49	*	7,44	*	1,47	ns	0,0010	0,1097	28,27	
C _i	6519,24	**	7254,60	ns	5848,18	*	1239,64	140,43	25,07	
E	1,50	**	13,89	**	0,71	ns	0,3143	2,34	23,91	
VPD	0,23	**	41,90	**	0,02	**	0,0416	2,49	8,20	

SV = fonte de variação; G = genótipos; T = Temperatura; G×T = interação entre genótipos e temperatura; Residual = erro experimental; Média = média geral da variável; CV (%) = coeficiente de variação; A= Taxa de Assimilação Líquida de CO₂; g_s= Condutância Estomática; C_i= Concentração Intercelular de CO₂; E= Transpiração Foliar; VPD= Déficit de Pressão de Vapor. ns = não significativo; * e ** = significativos a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste F.

Para o fator temperatura (T), houve efeito significativo para A, g_s, E e VPD, enquanto C_i não apresentou significância para esse fator. Na interação genótipo × temperatura (G×T), observou-se significância apenas para C_i e VPD. As demais variáveis não foram influenciadas pela interação entre os fatores. Os coeficientes de variação variaram entre 8,20% e 28,27% (Tabela 11).

A análise do fatorial envolvendo quatro linhagens e duas faixas térmicas permitiu comparar as médias das variáveis de troca gasosa tanto entre linhagens dentro de cada temperatura quanto entre temperaturas para cada linhagem (Tabela 12).

Tabela 12. Comparação das estimativas das médias dos parâmetros de fluorescência da clorofila em quatro linhagens de milho-pipoca avaliadas sob duas faixas de temperatura diurna/noturna (25/30 °C e 28/40 °C), utilizando os dados obtidos no penúltimo dia do experimento com o equipamento IRGA (LI-6400, Licor).

G	A				G	g _s			
	30/25 °C		40/28 °C			30/25 °C		40/28 °C	
L76	20,63	A a	16,84	B a	L76	0,1498	A a	0,0984	B ab
L263	14,96	A b	7,96	B b	L263	0,1068	A a	0,0619	B b
L594	16,42	A ab	16,09	A a	L594	0,1101	A a	0,1042	A ab
L61	18,34	A ab	15,73	A a	L61	0,1268	A a	0,1200	A a

G	C _i				G	E			
	30/25 °C		40/28 °C			30/25 °C		40/28 °C	
L76	151,60	A a	86,54	B b	L76	2,07	B a	3,16	A a
L263	156,50	A a	184,99	A a	L263	1,56	A a	2,02	A b
L594	154,42	A a	84,62	B b	L594	1,59	B a	3,12	A a
L61	153,09	A a	151,73	A a	L61	1,80	B a	3,43	A a

Médias seguidas pela mesma letra, na linha ou na coluna, não diferem entre si pelo teste de Tukey (p ≤ 0,05). A= Taxa de assimilação líquida de CO₂; g_s = Condutância estomática; C_i = Concentração intercelular de CO₂; E = Transpiração foliar; VPD = Déficit de pressão de vapor.

Na comparação das médias dentro de cada temperatura, para a taxa de assimilação líquida de CO₂ (A), em 30/25 °C a linhagem L76 apresentou a maior

média, enquanto L263 apresentou a menor, com L594 e L61 em posição intermediária, sem diferirem dos grupos extremos. Em 40/28 °C, L76, L594 e L61 apresentaram as maiores médias, sem diferença entre si, enquanto L263 apresentou a menor média. Para a condutância estomática (g_s), em 30/25 °C não houve diferenças entre linhagens.

Em 40/28 °C, L61 apresentou a maior média, diferindo de L263, enquanto L76 e L594 apresentaram valores intermediários. Para a concentração intercelular de CO_2 (C_i), em 30/25 °C não foram observadas diferenças entre linhagens; em 40/28 °C, L263 e L61 compuseram o grupo de maiores médias, enquanto L76 e L594 apresentaram as menores. Para a transpiração foliar (E), em 30/25 °C não houve diferenças entre linhagens; em 40/28 °C, L76, L594 e L61 apresentaram maiores médias, sem diferença entre si, e L263 apresentou menor média.

Na comparação de médias entre temperaturas para cada linhagem, observou-se redução de A sob 40/28 °C nas linhagens L76 e L263, enquanto L594 e L61 mantiveram valores estatisticamente semelhantes entre as temperaturas. Para g_s , houve redução sob 40/28 °C nas linhagens L76 e L263, com estabilidade em L594 e L61. Para C_i , ocorreu redução sob 40/28 °C nas linhagens L76 e L594, enquanto L263 e L61 permaneceram estáveis. Para E, verificou-se aumento sob 40/28 °C nas linhagens L76, L594 e L61, enquanto L263 não apresentou variação significativa entre as temperaturas.

9.4.4. Fluorescência da clorofila

Na análise conjunta dos parâmetros de fluorescência da clorofila, houve efeito significativo do fator genótipo (G) para todas as variáveis avaliadas (F_o , F_m , F_v , F_v/F_m , PSII, NPQ, qP e qL), conforme a Tabela 13.

Tabela 13. Resumo da análise de variância conjunta para os parâmetros de fluorescência da clorofila em plântulas de milho-pipoca submetidas a duas condições térmicas (controle: 25/30 °C; tratamento: 28/40 °C), avaliadas no penúltimo dia do experimento com o analisador de fluorescência *FluorCam*®.

SV	G		T		G×T		Residual	Média	CV (%)
	DF=3		DF=1		DF=3		DF=24		
F_o	635,92	**	87,05	*	85,78	**	6,98	146,04	1,81
F_m	19437,34	**	25617,77	**	1712,03	*	491,84	688,95	3,22
F_v	13057,38	**	22716,19	**	1336,81	ns	469,57	542,91	3,99

F _v /F _m	1,28	**	4,00	**	0,6500	*	0,1500	0,7125	1,69
PSII	10,30	**	9,92	**	0,5500	ns	0,2900	0,4568	3,74
NPQ	0,0653	**	0,0194	ns	0,0119	ns	0,0049	0,4850	14,48
qP	0,0248	**	0,0391	**	0,0002	ns	0,0006	0,6398	3,75
qL	0,0072	**	0,0076	*	0,0094	**	0,0009	1,21	2,46

SV = fonte de variação; G = genótipos; T = Temperatura; G×T = interação entre genótipos e temperatura; Residual = erro experimental; Média = média geral da variável; CV (%) = coeficiente de variação; F_o = fluorescência mínima; F_m = fluorescência máxima; F_v = fluorescência variável; F_v/F_m = eficiência quântica máxima do fotossistema II; PSII = rendimento quântico efetivo do fotossistema II; NPQ = dissipação não fotoquímica de energia; qP = coeficiente de extinção fotoquímica; qL = fração de centros abertos de PSII. ns = não significativo; * e ** = significativos a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste F.

O fator temperatura (T) também apresentou efeito significativo para a maioria das variáveis, com exceção de NPQ. Para a interação genótipo × temperatura (G×T), observou-se significância para F_o, F_m, F_v/F_m e qL, enquanto as demais variáveis não foram influenciadas pela interação entre os fatores. Os coeficientes de variação foram baixos para todas as variáveis, indicando boa precisão experimental (Tabela 13).

A análise do fatorial envolvendo quatro linhagens e duas faixas térmicas permitiu comparar as médias dos parâmetros de fluorescência da clorofila tanto entre linhagens dentro de cada temperatura quanto entre temperaturas para cada linhagem (Tabela 14).

Tabela 14. Comparação das estimativas das médias dos parâmetros de fluorescência da clorofila em quatro linhagens de milho-pipoca avaliadas sob duas faixas de temperatura diurna/noturna (25/30 °C e 28/40 °C). As comparações entre as condições térmicas para cada linhagem e entre os genótipos dentro de cada ambiente foram realizadas pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$), utilizando os dados obtidos no penúltimo dia do experimento com o analisador *FluorCam*®.

G	F _o			
	30/25 °C		40/28 °C	
L76	139,55	A c	137,04	A c
L263	146,82	A b	144,72	A b
L594	141,28	B c	144,79	A b
L61	162,43	A a	151,72	B a

G	F _m			
	30/25 °C		40/28 °C	
L76	664,88	A b	621,77	B c
L263	697,88	A b	676,17	A ab
L594	703,08	A b	650,08	B bc
L61	791,20	A a	706,57	B a

G	F _v			
	30/25 °C		40/28 °C	
L76	525,33	A b	484,72	B c
L263	551,06	A b	531,45	A ab
L594	561,80	A b	505,29	B bc

G	F _v /F _m			
	30/25 °C		40/28 °C	
L76	0,7260	A ab	0,6980	B bc
L263	0,7100	A b	0,7080	A ab
L594	0,7200	A ab	0,6820	B c

L61	628,77	A a	554,85	B a	L61	0,7340	A a	0,7220	A a
PSII					NPQ				
G	30/25 °C		40/28 °C		G	30/25 °C		40/28 °C	
L76	0,4920	A a	0,5120	A a	L76	0,4020	B b	0,5240	A a
L263	0,4120	B c	0,4600	A b	L263	0,5160	A ab	0,5060	A a
L594	0,4480	A b	0,4660	A b	L594	0,5380	A a	0,6200	A a
L61	0,4120	B c	0,4520	A b	L61	0,3960	A b	0,3780	A b
qP					qL				
G	30/25 °C		40/28 °C		G	30/25 °C		40/28 °C	
L76	0,6780	B a	0,7300	A a	L76	1,2600	A a	1,1900	B bc
L263	0,5760	B c	0,6480	A bc	L263	1,1700	B b	1,2100	A ab
L594	0,6200	B b	0,6840	A b	L594	1,2300	A a	1,1500	B c
L61	0,5600	B c	0,6220	A c	L61	1,2400	A a	1,2500	A a

Médias seguidas pela mesma letra, seja na linha ou na coluna, não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$). G = genótipo (linhagem); F_o = fluorescência mínima; F_m = fluorescência máxima; F_v = fluorescência variável ($F_m - F_o$); F_v/F_m = eficiência quântica máxima do fotossistema II; PSII = rendimento quântico efetivo do fotossistema II; NPQ = dissipação não fotoquímica de energia; qP = coeficiente de extinção fotoquímica; qL = fração de centros abertos de PSII.

Na comparação das médias dentro de cada temperatura, para F_o , em 30/25 °C a linhagem L61 apresentou a maior média, L263 ocupou posição intermediária e L76 e L594 compuseram o grupo de menores valores; em 40/28 °C, L61 manteve a maior média, L263 e L594 apresentaram valores intermediários e L76 apresentou o menor valor. Para F_m , em 30/25 °C L61 apresentou a maior média, enquanto L76, L263 e L594 apresentaram médias semelhantes e inferiores; em 40/28 °C, L61 apresentou a maior média, L263 ocupou posição intermediária e L594 e L76 apresentaram os menores valores. Para F_v , em 30/25 °C L61 apresentou a maior média, enquanto L76, L263 e L594 apresentaram médias semelhantes e inferiores; em 40/28 °C, L61 apresentou a maior média, L263 ocupou posição intermediária, e L594 e L76 apresentaram menores valores.

Para F_v/F_m , em 30/25 °C L61 apresentou a maior média, L263 a menor e L76 e L594 valores intermediários; em 40/28 °C, L61 manteve a maior média, L263 ocupou posição intermediária e L594 apresentou a menor média, com L76 em posição intermediária-inferior. Para PSII, em 30/25 °C L76 apresentou a maior média, seguida por L594, enquanto L263 e L61 apresentaram menores valores; em 40/28 °C L76 manteve a maior média, e L263, L594 e L61 apresentaram médias semelhantes e inferiores. Para NPQ, em 30/25 °C L594 apresentou maior média, L263 valor intermediário e L76 e L61 menores valores; em 40/28 °C, L76, L263 e L594

compuseram o grupo de maiores médias, enquanto L61 apresentou menor média. Para qP, em ambas as temperaturas L76 apresentou a maior média, L594 valores intermediários e L263 e L61 os menores valores. Para qL, em 30/25 °C L61, L76 e L594 apresentaram as maiores médias, enquanto L263 apresentou menor valor; em 40/28 °C, L61 apresentou a maior média, L263 valor intermediário, e L76 e L594 apresentaram menores valores.

Na comparação de médias entre temperaturas para cada linhagem, observou-se que F_o reduziu sob 40/28 °C na linhagem L61, enquanto L594 apresentou aumento, mantendo-se estáveis L76 e L263. Para F_m e F_v , verificou-se redução sob 40/28 °C nas linhagens L76, L594 e L61, com estabilidade em L263. Para F_v/F_m , houve redução sob 40/28 °C nas linhagens L76 e L594, enquanto L263 e L61 permaneceram estáveis. Para PSII, observou-se aumento sob 40/28 °C nas linhagens L263 e L61, com estabilidade em L76 e L594. Para NPQ, ocorreu aumento sob 40/28 °C apenas em L76, mantendo-se estáveis L263, L594 e L61. Para qP, todas as linhagens apresentaram aumento sob 40/28 °C. Para qL, houve redução sob 40/28 °C nas linhagens L76 e L594, enquanto L263 apresentou aumento e L61 permaneceu estável entre as temperaturas.

9.5. Características enzimáticas

Na análise conjunta das atividades enzimáticas, houve efeito significativo do fator genótipo (G) para CAT e SOD, enquanto POD não apresentou diferenças entre as linhagens. Para o fator temperatura (T), observou-se significância apenas para CAT, não havendo efeito para POD e SOD (Tabela 15).

Tabela 15. Resumo da análise de variância conjunta para as atividades das enzimas antioxidantes catalase (CAT), peroxidase (POD) e superóxido dismutase (SOD) em plântulas de milho-pipoca submetidas a duas condições térmicas (controle: 25/30 °C; tratamento: 28/40 °C), avaliadas após o período de estresse térmico. As análises foram conduzidas com base nos dados obtidos a partir de extratos enzimáticos padronizados e medidas espectrofotométricas específicas para cada enzima.

SV	G		T		G×T		Residual		Média	CV (%)
	DF=3		DF=1		DF=3		DF=24			
CAT	0,0011	**	0,0047	*	0,0003	ns	0,0002		0,024	64,05
POD	208,66	ns	651,38	ns	494,90	ns	978,87		7,12	43,97
SOD	2977,42	**	1459,55	ns	91,77	ns	518,57		130,04	17,51

SV = fonte de variação; G = genótipos; T = Temperatura; G×T = interação entre genótipos e temperatura; Residual = erro experimental; Média = média geral da variável; CV (%) = coeficiente de variação; CAT = catalase; POD = peroxidase; SOD = superóxido dismutase. ns = não significativo; * e ** = significativos a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste F.

Não foi detectado efeito significativo da interação genótipo × temperatura (G×T) para nenhuma das enzimas avaliadas. Os coeficientes de variação diferiram entre as variáveis, com valores mais elevados para CAT e POD e moderados para SOD (Tabela 15).

A análise do fatorial envolvendo quatro genótipos e duas faixas térmicas permitiu comparar as médias das atividades enzimáticas tanto entre genótipos dentro de cada temperatura quanto entre temperaturas para cada genótipo (Tabela 16).

Tabela 16. Comparativos de média das atividades enzimáticas CAT, POD e SOD para os quatro genótipos (L76, L263, L594 e L61) sob duas condições térmicas (30/25 °C e 40/28 °C).

CAT					POD				
G	30/25 °C			40/28 °C	G	30/25 °C			40/28 °C
L76	0,0341	A ab	0,0064	B a	L76	8,03	A a	6,47	A a
L263	0,0306	A ab	0,0066	B a	L263	9,80	A a	5,51	B a
L594	0,0185	A b	0,0140	A a	L594	8,12	A a	5,02	A a
L61	0,0545	A a	0,0244	B a	L61	7,62	A a	6,36	A a

SOD				
G	30/25 °C			40/28 °C
L76	114,37	A ab	129,22	A a
L263	150,86	A a	160,66	A a
L594	109,52	A b	128,33	A a
L61	121,26	A ab	126,13	A a

Médias seguidas pela mesma letra, seja na linha ou na coluna, não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$). CAT = catalase; POD = peroxidase; SOD = superóxido dismutase.

Na comparação das médias dentro de cada temperatura, para CAT em 30/25 °C a linhagem L61 apresentou a maior média, diferindo de L594, enquanto L76 e L263 apresentaram valores intermediários. Em 40/28 °C, não foram observadas diferenças entre genótipos para CAT. Para POD, não houve diferenças entre genótipos em 30/25 °C nem em 40/28 °C. Para SOD, em 30/25 °C a linhagem L263 apresentou a maior média, diferindo da L594, com L76 e L61 em posição intermediária; em 40/28 °C, não foram observadas diferenças entre genótipos.

Na comparação de médias entre temperaturas para cada genótipo, observou-se redução de CAT sob 40/28 °C nas linhagens L76, L263 e L61, enquanto L594 manteve valores estatisticamente semelhantes entre as temperaturas. Para POD, verificou-se redução sob 40/28 °C apenas na linhagem L263, mantendo-se estáveis as linhagens L76, L594 e L61. Para SOD, as linhagens não apresentaram variação significativa entre 30/25 °C e 40/28 °C.

10. DISCUSSÃO

10.1. Vigor e crescimento inicial sob calor: respostas dependentes do genótipo

Com base nos resultados de germinação, o índice de velocidade de germinação (IVG) evidenciou resposta dependente do genótipo frente ao aumento térmico, uma vez que a interação genótipo $\times$ temperatura ($G \times T$) foi significativa. Nesse contexto, a L594 se destacou por apresentar aumento de IVG em 40/28 °C, sugerindo que, nessa linhagem, a temperatura mais elevada pode ter favorecido etapas iniciais da germinação.

Uma hipótese plausível é a aceleração de processos metabólicos precoces, como reativação enzimática e mobilização de reservas, reduzindo o tempo até a protrusão da radícula. Alternativamente, a L594 pode apresentar maior capacidade de sustentar a homeostase redox nas fases iniciais, limitando acúmulo de ROS e evitando atrasos associados a dano oxidativo. A literatura aponta que genótipos com melhor desempenho sob calor podem sustentar o vigor germinativo por respostas antioxidantes e mecanismos relacionados a proteínas de choque térmico, contribuindo para manutenção do desempenho sob condições adversas (Priyanandhini et al., 2021; Xue et al., 2024).

A germinação final (GF) permaneceu elevada e estável entre temperaturas, indicando que, nas condições avaliadas, o estresse térmico não comprometeu a viabilidade das sementes nem a capacidade de originar plântulas normais ao final do teste. Esse padrão é consistente com a literatura ao sugerir que o calor tende a impactar com maior intensidade o vigor (por exemplo, velocidade de germinação e desempenho inicial) do que o percentual final de germinação, sobretudo quando a condição térmica não ultrapassa limites críticos para a espécie. Reduções expressivas na germinação final são mais frequentemente observadas sob temperaturas mais severas ou próximas/superiores ao limite térmico máximo tolerado, associadas à desorganização metabólica e aumento de danos celulares (Cheng et al., 2023). De forma semelhante, o efeito do calor pode se tornar mais pronunciado quando a exposição é prolongada durante a embebição e as fases iniciais, excedendo a capacidade de ajuste fisiológico e comprometendo a formação de plântulas normais (El-Sappah et al., 2022).

Na fase inicial de crescimento, os padrões de PSA reforçam diferenças intrínsecas entre linhagens quanto à produção de biomassa aérea, com resposta particular de L594 sob ambiente mais quente. Para PSR, a significância de $G \times T$ indica estratégias contrastantes de alocação para o sistema radicular sob estresse térmico, com aumento em L76 e redução em L263, enquanto L594 e L61 mantiveram estabilidade.

Do ponto de vista funcional, manter ou incrementar biomassa radicular sob estresse tende a favorecer a exploração do substrato e o potencial de absorção de água e nutrientes, sustentando o crescimento inicial em condições adversas; nesse sentido, o padrão de L76 é compatível com um ajuste de alocação potencialmente favorável, enquanto a redução em L263 sugere maior sensibilidade do crescimento radicular ao calor. A literatura sustenta a relevância desse comportamento, relacionando maior biomassa radicular (especialmente quando mantida sob estresse) à maior capacidade de exploração do substrato e de absorção hídrica e mineral, contribuindo para tolerância em ambientes adversos (Khanna et al., 2017; Notununu et al., 2024).

Quanto ao CPA, a resposta diferencial entre linhagens (redução em L76 e L61 e estabilidade em L263 e L594) indica que o alongamento da parte aérea pode ser mais sensível ao calor em determinados genótipos. A manutenção do CPA sob estresse pode refletir menor limitação do crescimento em temperatura elevada, o que é coerente com evidências de que altas temperaturas podem inibir alongamento celular, enquanto a estabilidade do crescimento pode envolver ajustes osmóticos e regulação de genes associados à tolerância térmica (Anwar et al., 2024; Hasanuzzaman et al., 2022).

Para CR, a resposta dependente da linhagem (aumento em L263, redução em L61 e estabilidade em L76 e L594) sugere variações na plasticidade do sistema radicular diante do estresse térmico. Em condições adversas, manter ou aumentar o comprimento radicular tende a favorecer a exploração do substrato e, potencialmente, a aquisição hídrica, compatível com a associação entre plasticidade radicular e adaptação a estresses ambientais (Cai et al., 2017; Notununu et al., 2024).

O NRS apresentou diferenças entre genótipos, porém com maior variabilidade experimental. Ainda assim, o fato de L76 manter maior número de raízes secundárias nas duas condições sugere maior potencial de exploração do substrato, característica frequentemente associada à sustentação do desempenho inicial em ambientes

quentes (Wang et al., 2025; Zhang et al., 2018). Por fim, a estabilidade de ATP entre temperaturas reforça que, nas condições avaliadas, o aumento térmico não comprometeu o crescimento em altura, compatível com relatos de manutenção do crescimento sob calor moderado atribuída à maior estabilidade metabólica e fisiológica (Zandalinas et al., 2021).

10.2. Crescimento e alocação de biomassa sob temperatura supra-ótima

A significância do fator genótipo para DC, ALT, PAF, PAS, PRF e PRS confirma a existência de variabilidade genética para essas características, o que pode ser explorado em programas de melhoramento. Em milho, o diâmetro do colmo tem sido associado à resistência ao acamamento e à produtividade, com herança predominantemente aditiva (Amzeri & Ulum, 2023; Biswas et al., 2021). A ausência de interação genótipo $\times$ temperatura para DC e ALT sugere que as linhagens mantiveram resposta na mesma direção entre as condições térmicas avaliadas, o que é desejável quando se busca ampla adaptação (Cui et al., 2017). Além disso, estudos indicam que maior diâmetro do colmo pode estar associado à maior integridade mecânica e à manutenção do transporte de água e nutrientes sob estresse térmico (Chukwudi et al., 2021; Kaur et al., 2023).

Para ALT, houve efeito significativo de genótipo (G) e temperatura (T), sem interação (G $\times$ T), indicando que o aumento térmico reduziu a altura de forma consistente entre as linhagens. Esse padrão é compatível com a inibição do alongamento celular e alterações hormonais (por exemplo, menor síntese/atividade de giberelinas) descritas para plantas sob calor (Anwar et al., 2024; Hasanuzzaman et al., 2022). Ainda que todas as linhagens tenham reduzido ALT, o fato de L594 manter as maiores médias (sobretudo em 40/28 °C) sugere maior expressão do crescimento em altura mesmo no ambiente supra-ótimo, com desempenho semelhante ao de L76 nessa condição.

No caso da área foliar (AF), não houve efeito de genótipo (G), mas houve efeito de temperatura (T), evidenciando maior influência ambiental sobre essa característica. A ausência de interação (G $\times$ T) indica que não houve evidência estatística de resposta desproporcional entre linhagens frente à elevação térmica. Ainda assim, o padrão observado (redução em L263 e L594 e estabilidade em L76 e L61) pode refletir diferentes graus de sensibilidade da expansão foliar ao calor, mesmo sem caracterizar

interação detectável na ANOVA. Reduções de área foliar sob altas temperaturas são esperadas, pois o calor pode limitar a expansão foliar e antecipar processos de senescência, contribuindo para menor superfície fotossintética (El-Sappah et al., 2022). Além disso, a elevada dependência ambiental de AF é amplamente reconhecida e pode explicar a ausência de diferenciação estatística entre genótipos na análise conjunta (Cai et al., 2023).

As variáveis de biomassa evidenciaram efeitos genotípicos e térmicos. Para o peso da parte aérea fresca (PAF), a redução sob calor em L263, L594 e L61, com estabilidade em L76, sugere maior capacidade dessa linhagem em manter atributos associados ao estado hídrico e/ou à turgescência em ambiente supra-ótimo. A redução de massa fresca sob estresse térmico é frequentemente associada à maior perda de água, alterações na expansão celular e queda do desempenho fotossintético, resultando em menor acúmulo de tecido hidratado (Taş, 2022; Zhang et al., 2024).

Para o peso da parte aérea seca (PAS), a estabilidade entre temperaturas para todas as linhagens indica que, embora o calor tenha afetado componentes associados à massa fresca em parte das linhagens, não houve evidência de redução do acúmulo de matéria seca na parte aérea no intervalo térmico testado. Em termos fisiológicos, esse padrão pode ser interpretado como manutenção relativa do depósito de biomassa estrutural, mesmo quando o estado hídrico (que impacta a massa fresca) é alterado. Assim, a estabilidade de PAS sugere que a condição supra-ótima afetou mais a hidratação/expansão do que a produção líquida de matéria seca, comportamento compatível com ajustes de crescimento e regulação metabólica sob calor descritos na literatura (El-Sappah et al., 2022; Hussain & Sato, 2025).

O padrão observado para a biomassa radicular indica comportamentos distintos entre as linhagens. Em PRF, L76 manteve as maiores médias nas duas temperaturas, embora tenha apresentado redução sob 40/28 °C em comparação a 30/25 °C. Esse comportamento pode refletir estratégias de ajuste ao estresse que envolvem manutenção relativa do sistema radicular, com capacidade de adaptação fisiológica descrita para genótipos mais tolerantes, incluindo mecanismos osmóticos e de defesa (Khanna et al., 2017; Notununu et al., 2024).

Em PRS, não houve efeito geral de temperatura na análise conjunta, mas a resposta específica de L594 (incremento sob 40/28 °C) sugere ajuste de alocação de

biomassa radicular em ambiente supra-ótimo. Além disso, L76 apresentou as maiores médias de PRS em ambas as temperaturas, com valores próximos aos de L594 sob 40/28 °C, reforçando que as linhagens diferem quanto à alocação radicular, com destaque para a maior biomassa em L76 e para a resposta específica de L594 sob calor.

Para o comprimento radicular total (CRT), assim como para ART e PRT, a predominância do efeito ambiental indica que essas variáveis foram mais condicionadas pela condição térmica do que por diferenças intrínsecas detectáveis entre linhagens no conjunto avaliado. Esse resultado deve ser interpretado como maior sensibilidade ambiental desses atributos no intervalo testado, e não como evidência direta de “plasticidade adaptativa” no sentido estrito. Ainda assim, a literatura reconhece que o sistema radicular é um dos componentes mais responsivos a variações ambientais, com ajustes de crescimento que podem influenciar a aquisição de água e nutrientes sob estresse térmico (Cai et al., 2017; Notununu et al., 2024). Em consonância, variáveis radiculares de natureza mais “volumétrica” tendem a apresentar alta dependência de fatores térmicos e edáficos, o que pode reduzir a capacidade de discriminação genotípica em condições específicas (Jan et al., 2025; Wang et al., 2025).

Para o número de raízes primárias (NRP) e o número de ramificações (NR), não foi detectada significância para nenhum fator, sugerindo comportamento estável nas condições avaliadas e ausência de diferenciação estatística entre linhagens e temperaturas. Zhang et al. (2018) indicam que a emissão de raízes primárias tende a ser um caráter mais conservado, o que pode contribuir para menor variação detectável. Para NR, além disso, a maior contribuição do componente residual pode reduzir a capacidade de discriminar genótipos e, consequentemente, o potencial de seleção direta (Notununu et al., 2024).

10.3. Variáveis fisiológicas

10.3.1. Índices de refletância e ajuste pigmentar sob calor

As diferenças estatísticas observadas para ARI1, associadas à significância da interação genótipo x temperatura, indicam que a resposta das linhagens a esse índice depende da condição térmica. Essa variabilidade pode estar ligada à influência de estímulos ambientais sobre a síntese de antocianinas, pigmentos frequentemente

induzidos por estresses abióticos. Zhang et al. (2023) relataram variação expressiva no acúmulo de antocianinas em milho sob flutuações térmicas, sugerindo que ARI1 pode atuar como marcador sensível de modulação ambiental. No presente estudo, a diferenciação entre linhagens para ARI1 foi mais evidente em 30/25 °C (com L263 em maior valor e L594 em menor), e a redução do índice sob 40/28 °C ocorreu de forma consistente entre linhagens, indicando deslocamento do ARI1 sob condição supra-ótima.

Para ARI2, não foi detectada interação genótipo x temperatura na análise conjunta, indicando que a resposta ao aumento térmico ocorreu de forma semelhante entre as linhagens. A diferenciação entre genótipos também se concentrou em 30/25 °C (L263 no grupo superior, sem diferir de L61, e L76/L594 no grupo inferior), enquanto em 40/28 °C não se observaram diferenças entre linhagens. Considerando que ARI2 apresentou médias negativas, o CV% torna-se menos informativo como medida relativa; ainda assim, a significância estatística reforça que o índice responde ao ambiente e pode capturar modulação de antocianinas em milho, em consonância com Li et al. (2022), que relacionaram antocianinas à resposta fisiológica ao calor.

Quanto aos índices relacionados a carotenoides, CRI1 não apresentou efeito de temperatura na análise conjunta. Nas médias, não houve separação entre linhagens em 30/25 °C e, em 40/28 °C, observou-se redução apenas para L61, enquanto L76, L263 e L594 mantiveram estabilidade. Esse padrão sugere maior estabilidade do componente associado a carotenoides nessas três linhagens, ao passo que a redução em L61 indica maior sensibilidade desse índice ao aumento térmico. Considerando o papel fotoprotetivo dos carotenoides na dissipação de energia excedente e na mitigação de estresse oxidativo, a manutenção de CRI1 sob calor pode representar uma característica relevante para sustentar a proteção do aparato fotossintético (Shao et al., 2023).

Para CRI2, verificou-se redução sob 40/28 °C em todas as linhagens, indicando efeito ambiental consistente. Além disso, sob condição supra-ótima, o índice discriminou genótipos, com L76 e L263 no grupo de maiores médias, L594 em posição intermediária e L61 com a menor média. Nesse contexto, CRI2 se mostra útil por responder ao ambiente e discriminar linhagens em temperatura elevada, funcionando como indicador sensível para comparar o ajuste pigmentar associado à fotoproteção entre genótipos sob estresse térmico (Ma et al., 2022).

O CNDVI apresentou significância para genótipo (G), temperatura (T) e interação (G×T), além de baixa variabilidade experimental, indicando boa capacidade do índice em discriminar linhagens e captar respostas dependentes do ambiente. Por estar relacionado à densidade de vegetação e ao status do dossel/folha, o CNDVI pode ser interpretado como marcador de manutenção de tecido verde funcional e, consequentemente, de integridade fisiológica sob estresse térmico. Huang et al. (2023) destacam o CNDVI como indicador sensível de alterações no aparato fotossintético e útil para diferenciação de genótipos. Sob 40/28 °C, a linhagem L263 apresentou maior CNDVI e manteve estabilidade entre ambientes, sugerindo maior preservação do estado fisiológico do tecido foliar quando comparada às linhagens que reduziram o índice. Em contraste, as reduções observadas em L76 (e também em L594) indicam maior sensibilidade do CNDVI ao aumento térmico nesses genótipos.

O índice GRI foi significativo para genótipo (G), temperatura (T) e interação (G×T), indicando que ele discrimina linhagens e que a resposta ao aumento térmico depende do genótipo. Esse índice pode ser interpretado como marcador do estado do tecido foliar e de características associadas à funcionalidade fotossintética sob estresse, refletindo variações na condição fisiológica das folhas em diferentes ambientes (Wang et al., 2022). Sob 40/28 °C, L76 e L594 apresentaram maiores valores de GRI e foram as únicas que aumentaram esse índice em relação a 30/25 °C. Esse padrão (aumento de G sob calor) é compatível com respostas de ajuste funcional do tecido fotossintético descritas para plantas expostas a altas temperaturas (Duarte et al., 2023; Zhang et al., 2024).

O PSRI foi significativo para genótipo (G), temperatura (T) e interação (G×T), indicando sensibilidade ao estresse térmico com resposta variável entre linhagens. Trabalhos relacionam aumentos de PSRI a alterações associadas à degradação de pigmentos e avanço de processos senescentes sob calor (Zhu et al., 2023). Sob 40/28 °C, L61 manteve os menores valores, sugerindo menor sinal relativo associado à senescência térmica, enquanto L263 apresentou valores mais elevados sob calor, indicando maior intensificação desse sinal. L594 também elevou PSRI com a temperatura, porém em nível intermediário, sugerindo resposta moderada em relação às demais.

De forma geral, os resultados indicam respostas genótipo-dependentes entre índices de pigmentos, refletância verde e senescência. Em 40/28 °C, L76 e L594

concentraram valores superiores de GRI e apresentaram incremento entre temperaturas, o que pode refletir maior manutenção relativa de componentes associados ao “verde” do tecido foliar sob estresse térmico. L263 apresentou maior CNDVI sob estresse, sugerindo maior manutenção do tecido verde funcional, mas também exibiu PSRI elevado em 40/28 °C, o que é compatível com maior sinal associado à senescência e desbalanço pigmentar. Por sua vez, L61 apresentou menores valores de CNDVI e GRI sob condição supra-ótima, sugerindo redução do vigor espectral e menor manutenção de atributos pigmentares; em contrapartida, manteve menor PSRI em 40/28 °C, indicando menor sinal espectral associado à senescência nessa condição.

10.3.2. Pigmentos e compostos fotoprotetores sob calor: clorofila, flavonoides e NBI

A análise de variância conjunta mostrou que todas as variáveis estimadas por fluorescência óptica apresentaram efeito significativo do fator genótipo (G), evidenciando variabilidade genética entre as linhagens para o teor de pigmentos foliares e para o índice de equilíbrio de nitrogênio (Schuler et al., 2022). Além disso, o fator temperatura (T) foi significativo para Flav, Anth e NBI, sugerindo que o regime supra-ótimo alterou o metabolismo de compostos secundários e o balanço relativo entre pigmentos e compostos fenólicos (Li et al., 2022). A interação G×T foi significativa para Chl, Flav e NBI, confirmando que a resposta ao calor dependeu da linhagem e que, portanto, a interpretação deve considerar padrões específicos por genótipo, especialmente para manutenção de clorofila e ajustes de compostos fotoprotetores.

À luz desses efeitos, os resultados apontam que a resposta ao calor pode ser discutida em dois eixos principais: manutenção do teor de clorofila (Chl) e modulação de compostos associados à fotoproteção (Flav e Anth), com reflexos no NBI. Em 40/28 °C, L263 e L76 apresentaram maiores médias de Chl, o que é compatível com maior manutenção do estado pigmentar sob a condição supra-ótima; entretanto, a redução de Chl em L76 entre temperaturas indica sensibilidade específica desse genótipo para esse parâmetro, sugerindo perda relativa de pigmentos mesmo quando o valor sob estresse permaneceu elevado.

Para Flav, o aumento em L76 e L594 sob 40/28 °C é compatível com indução de compostos fenólicos frequentemente associada a respostas de proteção frente ao estresse; por outro lado, essa elevação foi acompanhada por redução de NBI em L76 e L594, o que é consistente com um deslocamento do balanço clorofila/flavonoides e pode refletir maior investimento relativo em compostos secundários. Em 40/28 °C, L61 apresentou maior Flav e menor NBI, padrão que sugere maior investimento relativo em compostos secundários e menor equilíbrio associado ao status nitrogenado estimado, enquanto L263 apresentou maior NBI sob estresse, sugerindo maior manutenção do balanço relativo entre pigmentos e compostos fenólicos nessa condição.

Para Anth, a diferenciação entre linhagens ocorreu apenas em 30/25 °C, e a ausência de separação em 40/28 °C sugere convergência das respostas sob calor. Ainda assim, o aumento de Anth em L76 entre temperaturas caracteriza uma resposta específica potencialmente relacionada à fotoproteção, devendo ser interpretada em conjunto com a redução de Chl e NBI observada nesse genótipo.

10.3.3. Trocas gasosas sob calor: limitações estomáticas e não-estomáticas

Na análise conjunta das trocas gasosas, o fator genótipo (G) foi significativo para todas as variáveis (A, g_s , C_i , E e VPD), evidenciando que as linhagens diferem quanto ao funcionamento estomático e ao desempenho fotossintético. O fator temperatura (T) foi significativo para A, g_s , E e VPD, indicando que o regime supra-ótimo alterou, de modo geral, a assimilação de carbono, a abertura estomática, a perda de água e a demanda evaporativa do ar. Já a interação G×T foi significativa apenas para C_i e VPD, sugerindo que a forma como o calor altera o CO₂ interno e o gradiente atmosférico (demanda por transpiração) depende do genótipo, enquanto A, g_s e E responderam ao aquecimento na mesma direção entre linhagens (Grossiord et al., 2020; Middleby et al., 2024; Slot et al., 2024).

Para A, o aquecimento reduziu a assimilação em L76 e, principalmente, em L263, enquanto L594 e L61 mantiveram A sem diferença entre temperaturas. Esse padrão sugere que, em parte das linhagens, o calor comprometeu a fixação líquida de carbono, o que pode ocorrer tanto por limitação estomática (menor entrada de CO₂) quanto por limitações bioquímicas/metabólicas associadas à sensibilidade de etapas da fotossíntese ao calor (Fan et al., 2024; Qu et al., 2023). Em paralelo, g_s diminuiu

em L76 e L263, mas permaneceu estável em L594. Como o aumento de temperatura tende a elevar a demanda evaporativa do ar (VPD), uma resposta frequente é a redução de g_s para conter perda de água, o que pode resultar em queda de A quando a entrada de CO_2 passa a ser limitante (Grossiord et al., 2020; Slot et al., 2024).

A interpretação se torna mais informativa ao integrar C_i , variável com significância de $G \times T$. Em L76 e L594, C_i diminuiu sob estresse, o que é compatível com maior limitação difusiva/estomática (menor CO_2 chegando ao mesófilo), em concordância com a tendência de redução de g_s e com a necessidade de restringir transpiração sob alta demanda atmosférica (Grossiord et al., 2020; Koehler et al., 2023). Já L263 apresentou C_i elevado em 40/28 °C concomitantemente à queda acentuada de A , sugerindo que, nessa linhagem, a redução de A não é explicada apenas por fechamento estomático. A combinação de C_i alto com A baixa é compatível com limitação não-estomática, como redução da capacidade bioquímica de carboxilação/uso de CO_2 , alterações enzimáticas e/ou restrições metabólicas induzidas pelo calor (Fan et al., 2024; Qu et al., 2023). Em L61, C_i manteve-se estável e A também não diferiu entre temperaturas, o que é compatível com maior estabilidade do balanço entre entrada de CO_2 e capacidade de fixação sob calor.

Para E , houve aumento sob estresse em L76, L594 e L61, enquanto L263 não variou. Em condições mais quentes, aumentos de E são esperados pela maior energia disponível e maior demanda evaporativa; entretanto, a magnitude dessa resposta depende do controle estomático (g_s) e do VPD do ar (Grossiord et al., 2020; Middleby et al., 2024). Nesse contexto, o comportamento de L263 (A reduzida e E sem aumento) é coerente com um cenário de maior limitação funcional sob estresse, enquanto L61 combina A estável com E elevado, sugerindo manutenção do funcionamento gasoso apesar do aumento da demanda evaporativa.

Por fim, como VPD apresentou significância para T e também para $G \times T$, além do aumento geral sob estresse, a magnitude dessa resposta variou entre linhagens. Sob 40/28 °C, L263 apresentou os maiores valores de VPD, enquanto L76, L594 e L61 permaneceram em níveis menores. Fisiologicamente, VPD elevado intensifica o gradiente de perda de água e tende a induzir respostas de restrição estomática para evitar desidratação, com reflexos diretos na fotossíntese e no balanço hídrico (Grossiord et al., 2020; Middleby et al., 2024). Assim, o conjunto C_i /VPD reforça que L263 operou sob maior demanda atmosférica e apresentou sinal compatível com

limitação não-estomática, enquanto L594 e L61 sustentaram A (e, no caso de L594, g_s) sem diferença entre temperaturas, e L76 manteve A relativamente elevada no estresse, mas com queda de C_i , sugerindo maior componente estomático na sua resposta.

10.3.4. Ajustes fotoquímicos e fotoprotetores em temperatura supra-ótima

A fluorescência mínima (F_o) e a fluorescência máxima (F_m) apresentaram efeito significativo de genótipo, temperatura e interação, indicando sensibilidade desses parâmetros tanto às diferenças genéticas quanto à variação térmica. As variações em F_o sugerem alterações na estabilidade dos complexos antena e/ou dos centros de reação do PSII sob estresse térmico, enquanto mudanças em F_m podem refletir limitações na capacidade máxima de emissão de fluorescência. Em conjunto, os resultados indicam que o aquecimento supra-ótimo alterou o funcionamento do PSII de maneira dependente do genótipo, especialmente nos indicadores associados à eficiência máxima e ao estado funcional dos centros de reação (F_v/F_m e q_L , além de F_o e F_m).

Sob 40/28 °C, L61 manteve valores mais elevados de F_v/F_m e q_L , com estabilidade de F_v/F_m entre temperaturas, o que é compatível com maior manutenção da eficiência fotoquímica e menor evidência de comprometimento do PSII. Em contraste, L76 e L594 apresentaram redução de F_v/F_m entre temperaturas e queda de q_L sob calor, padrão coerente com maior sensibilidade do PSII nessa condição (redução da eficiência máxima e menor “abertura efetiva” dos centros de reação).

Para L263, observou-se aumento de PSII e q_L sob 40/28 °C, sugerindo ajuste funcional do PSII sob calor, ainda que os valores absolutos de PSII permaneçam inferiores aos de L76 nas comparações dentro de cada temperatura. Em relação aos mecanismos de dissipação de energia, o fato de NPQ não apresentar resposta generalizada ao fator temperatura na análise conjunta é compatível com a natureza genótipo-dependente desse componente. Ainda assim, o aumento de NPQ em L76 entre temperaturas sugere maior acionamento da dissipação não fotoquímica sob calor, frequentemente interpretado como resposta fotoprotetora (redução do excesso de energia absorvida), mas que também pode indicar maior necessidade de dissipação em condição estressante.

O aumento de qP em todas as linhagens sob 40/28 °C indica mudança geral na dinâmica fotoquímica; contudo, a distinção entre estabilidade versus sensibilidade ao calor é mais informativa quando integrada a parâmetros como F_v/F_m e qL . A significância de genótipo e temperatura para F_v , sem interação, indica que o aquecimento supra-ótimo afetou o componente variável do PSII de forma geral, embora as linhagens mantenham patamares distintos desse parâmetro. Sob 40/28 °C, L61 manteve valores mais altos de F_v , o que é compatível com maior sustentação do componente fotoquímico variável mesmo em condição quente.

Em contrapartida, a redução de F_v observada em L76, L594 e L61 com o aumento térmico sugere que o calor impôs limitação funcional ao PSII nesses genótipos, aspecto relevante porque quedas de F_v são associadas a menor eficiência do transporte de elétrons e instabilidade funcional do PSII em altas temperaturas (Yang et al., 2022). A estabilidade de F_v em L263 sugere menor sensibilidade desse parâmetro ao aquecimento nessa linhagem, embora deva ser interpretada em conjunto com outros indicadores (por exemplo, eficiência máxima e parâmetros de abertura/redox), já que F_v isoladamente não discrimina a causa da limitação.

O padrão observado para F_v/F_m , com efeito de genótipo, temperatura e interação, é particularmente informativo por indicar que a eficiência máxima do PSII foi afetada pelo calor de forma dependente da linhagem. Nesse contexto, a estabilidade de F_v/F_m em L61 e L263 entre temperaturas é compatível com maior manutenção da eficiência máxima do PSII sob condição supra-ótima, sugerindo menor evidência de fotoinibição nesses materiais. Em contraste, a redução de F_v/F_m em L76 e, especialmente, em L594 (com L594 apresentando os menores valores em 40/28 °C) indica maior comprometimento funcional do PSII sob calor, uma vez que reduções de F_v/F_m são amplamente interpretadas como indicativo de maior fotoinibição em condições de estresse térmico (Mathur et al., 2021; Zhang et al., 2023).

Para PSII, os efeitos de genótipo e temperatura sem interação sugerem que o rendimento efetivo do PSII respondeu ao ambiente com um componente geral, mas com diferenças entre linhagens no patamar do parâmetro. O fato de L76 apresentar PSII elevado em ambas as temperaturas indica maior eficiência fotoquímica efetiva sob as condições avaliadas, coerente com maior capacidade de utilização da luz no PSII. Além disso, o aumento de PSII em L263 e L61 sob 40/28 °C sugere ajuste fotoquímico nessas linhagens, compatível com redistribuição de energia e alterações

dinâmicas na utilização da luz em resposta ao estresse (Perez et al., 2022). Contudo, esse comportamento deve ser interpretado juntamente com os indicadores de eficiência máxima, pois incrementos em PSII podem ocorrer mesmo quando há limitações detectáveis em F_v/F_m . Ainda assim, o padrão de L61 e L263, que mantiveram F_v/F_m estável e elevaram PSII, é coerente com maior capacidade de ajuste funcional do PSII sob calor (Yang et al., 2022).

O parâmetro NPQ apresentou forte dependência genotípica, indicando que a capacidade de dissipar energia excedente como calor variou entre as linhagens. Em termos fisiológicos, NPQ mais elevado reflete maior ativação de mecanismos fotoprotetores associados à dissipação não fotoquímica, o que pode ser favorável para reduzir risco de fotoinibição quando há excesso de energia luminosa; ao mesmo tempo, NPQ alto também pode sinalizar maior pressão de estresse, pois parte da energia absorvida precisa ser dissipada em vez de direcionada à fotossíntese (Ruban, 2016; Zivcak et al., 2016). Nesse contexto, o aumento de NPQ apenas em L76 sob 40/28 °C sugere intensificação da fotoproteção na condição supra-ótima, apontando para uma resposta dinâmica ao calor. Em contraste, L61 manteve valores mais baixos de NPQ em 40/28 °C, o que pode indicar menor necessidade de dissipação, desde que acompanhado por estabilidade em indicadores de eficiência do PSII, condição coerente com a manutenção de F_v/F_m e q_L discutida anteriormente.

Os coeficientes q_P e q_L também evidenciaram diferenças relevantes entre linhagens, com efeito de genótipo e temperatura para ambos e influência adicional da interação para q_L , mostrando que o estado funcional dos centros de reação do PSII sob calor dependeu do material genético. De modo geral, q_P elevado é compatível com maior proporção de centros de reação abertos e maior fração da energia absorvida sendo utilizada em processos fotoquímicos; nesse sentido, L76 manteve q_P superior em ambas as temperaturas, sugerindo maior capacidade de sustentar atividade fotoquímica mesmo sob condição supra-ótima (Murchie & Lawson, 2017; Yang et al., 2022). Contudo, q_L foi particularmente informativo para diferenciar estabilidade versus sensibilidade ao calor: a estabilidade de q_L em L61 sob 40/28 °C constitui um sinal favorável de manutenção do equilíbrio funcional/redox do PSII, enquanto a redução de q_L em L76 e L594 indica maior perturbação do estado funcional dos centros de reação sob estresse térmico.

Por outro lado, o aumento de q_L em L263 sob 40/28 °C sugere ajuste funcional na abertura efetiva dos centros de reação, ainda que sua interpretação deva ser integrada aos demais parâmetros do PSII para caracterizar o comportamento global da linhagem. Em conjunto, esses resultados mostram que o calor supra-ótimo reorganizou simultaneamente componentes de fotoproteção (NPQ) e de funcionamento fotoquímico (q_P e q_L), com padrões distintos entre linhagens. O principal achado deste bloco é que as linhagens parecem adotar estratégias diferentes sob 40/28 °C: L61 exibiu o perfil mais consistente com estabilidade do PSII, mantendo q_L e baixa demanda por dissipação, L76 sustentou elevada atividade fotoquímica, porém acompanhada de maior acionamento fotoprotetor e queda de q_L , sugerindo maior necessidade de ajuste sob estresse; L594 apresentou sinais menos favoráveis pela redução de F_v/F_m e q_L em condição supra-ótima; e L263 demonstrou ajuste em q_L e PSII, sugerindo capacidade de reorganização funcional do PSII sob calor. Esses padrões reforçam que a tolerância térmica, no contexto da fluorescência, pode ser discutida como o equilíbrio entre manter a atividade fotoquímica e minimizar a necessidade de dissipação excessiva, permitindo interpretar os genótipos não apenas pelos valores médios, mas pelo tipo de resposta fisiológica acionada sob temperatura elevada.

10.4. Defesa redox sob temperatura supra-ótima: CAT, SOD e POD

A atividade da catalase (CAT) foi a enzima que respondeu de forma mais clara ao estresse térmico, uma vez que apresentou efeito significativo de genótipo e de temperatura, indicando que há diferenças intrínsecas entre linhagens e que o aquecimento supra-ótimo afetou globalmente a capacidade de remoção de H_2O_2 . Do ponto de vista fisiológico, a redução de CAT observada sob 40/28 °C em L76, L263 e L61 representa um sinal desfavorável para a manutenção do equilíbrio redox, porque sugere menor capacidade de detoxificação de peróxido de hidrogênio justamente em uma condição que tende a aumentar a pressão oxidativa; esse comportamento é compatível com relatos de perda de atividade por alterações conformacionais e maior desequilíbrio redox em temperaturas acima do ótimo (Hussain et al., 2016).

Em contrapartida, a estabilidade de CAT em L594 entre temperaturas é um achado relevante e pode ser interpretada como maior capacidade de manutenção do componente enzimático frente ao calor, aproximando-se de um padrão de aclimação

ou tolerância relativa, coerente com a ideia de que mecanismos de priming/aclimatação térmica podem atenuar perdas de atividade antioxidante sob estresse (Hasanuzzaman et al., 2022). Assim, neste conjunto de dados, a distinção central não é “quem tem a maior CAT”, mas sim quem preserva CAT sob calor: L594 manteve o parâmetro, enquanto L76, L263 e L61 reduziram, o que sugere maior vulnerabilidade do sistema de remoção de H_2O_2 nessas linhagens na condição supra-ótima.

Para a peroxidase (POD), a interpretação deve ser mais conservadora, porque o conjunto de resultados indica baixa sensibilidade da enzima na faixa térmica avaliada. Mesmo havendo um decréscimo entre temperaturas em L263, esse comportamento não se traduz em um padrão generalizado, e, portanto, a POD não se caracteriza como um marcador robusto de resposta ao calor neste experimento. Isso é coerente com observações de que a ativação de peroxidases em milho pode ser mais evidente apenas sob estresses mais intensos ou prolongados (Jagtap et al., 2023). Além disso, a estabilidade predominante pode refletir compensação funcional por outras rotas antioxidantes que assumem maior protagonismo na remoção de peróxidos, como catalase e outras peroxidases específicas (por exemplo, APX), reduzindo a necessidade de alteração detectável em POD no intervalo térmico estudado (Li et al., 2020). Portanto, o principal achado para POD não é a diferença entre linhagens, mas sim a resposta limitada do parâmetro ao estresse térmico aplicado.

A superóxido dismutase (SOD), por sua vez, apresentou efeito significativo apenas de genótipo, sem efeito de temperatura ou interação, indicando que as diferenças observadas refletem sobretudo características intrínsecas de cada linhagem, e não um ajuste induzido pelo aquecimento. Como a SOD catalisa a conversão de radicais superóxido em H_2O_2 e constitui a primeira linha de defesa contra EROs, a presença de variação genotípica sugere diferentes “níveis basais” de prontidão antioxidante entre materiais (Singh et al., 2020).

No entanto, o fato de SOD não se alterar de modo significativo com a temperatura implica que, neste ensaio, o estresse supra-ótimo não exigiu (ou não desencadeou) uma modulação detectável desse componente, ou que a resposta ao calor tenha sido direcionada para outros pontos do sistema antioxidante. Mesmo que haja tendência numérica de aumento sob 40/28 °C, a ausência de significância

recomenda cautela para não interpretar como ativação efetiva, ainda que a literatura associe maior SOD a respostas adaptativas ao calor em alguns contextos (Hussain et al., 2016). Mecanismos regulatórios mais amplos, incluindo controle epigenético e hormonal, podem modular essa enzima e se relacionar à termotolerância, mas, no seu conjunto de dados, a evidência mais sólida permanece sendo a diferença basal entre genótipos e a estabilidade frente ao aquecimento (Wang et al., 2023).

Em síntese, o resultado mais informativo do bloco enzimático é que CAT foi o componente mais responsivo ao estresse térmico, com redução sob 40/28 °C em três linhagens e manutenção em L594, o que sugere diferença prática na capacidade de sustentar a detoxificação de H_2O_2 sob calor. A SOD expressou principalmente variação intrínseca entre linhagens, sem ajuste detectável ao aquecimento, enquanto a POD apresentou resposta limitada e não se configurou como um indicador consistente de estresse térmico nas condições avaliadas. Esses achados indicam que, dentro da faixa térmica estudada, a caracterização de tolerância térmica por enzimas antioxidantes deve priorizar a capacidade de preservação de CAT sob calor, enquanto SOD e POD fornecem informação mais complementar e dependente do contexto experimental.

11. CONCLUSÃO

A temperatura de 40/28 °C afetou o desempenho inicial das linhagens de milho-pipoca de forma genótipo-dependente, confirmando que o estresse térmico influencia a germinação e o desenvolvimento inicial dessa cultura. A germinação final manteve-se elevada nas duas condições térmicas, indicando que o calor atuou principalmente sobre o vigor e a dinâmica germinativa, e não sobre a viabilidade das sementes. Em contrapartida, o desenvolvimento inicial foi mais sensível ao estresse, com alterações em parâmetros morfológicos, fisiológicos e bioquímicos.

Entre os atributos avaliados, destacaram-se como mais sensíveis ao calor as trocas gasosas, os parâmetros de fluorescência da clorofila, os índices espectrais e a atividade da catalase. Esses resultados demonstram que a resposta ao estresse térmico envolve alterações integradas no funcionamento fotossintético, no estado fisiológico foliar e no sistema antioxidante.

A integração dos parâmetros germinativos, morfológicos, fisiológicos e bioquímicos permitiu distinguir as linhagens quanto ao nível de tolerância térmica. As linhagens L61, L76 e L594 apresentaram respostas mais favoráveis sob 40/28 °C, ainda que por mecanismos distintos, enquanto L263 mostrou maior sensibilidade ao calor. De modo geral, L61 destacou-se pela maior estabilidade fotoquímica, L76 pelo desempenho fisiológico mais ativo sob estresse, e L594 pela manutenção mais consistente da atividade antioxidante.

Assim, os objetivos do trabalho foram atendidos, uma vez que foi possível avaliar o desempenho germinativo e o crescimento inicial sob duas condições térmicas, caracterizar alterações morfológicas, fisiológicas e bioquímicas induzidas pelo calor e identificar diferenças entre linhagens quanto à tolerância ao estresse térmico. Esses resultados fornecem base para a seleção de materiais promissores e para o aprofundamento de estudos sobre tolerância térmica em milho-pipoca.

12. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Ali, Q.; Ali, A.; Waseem, M.; Muzaffar, A.; Ahmad, S.; Ali, S.; Khan, M. T.; Samiullah, T. R.; Nasir, I. A.; Husnain, T. (2013). Studies of genetic variability and correlation among morphological traits of maize (*Zea mays* L.) at seedling stage. *Albanian Journal of Agricultural Sciences*, 12: pp. 405–410.

Amaral Júnior, A. T. do; Ribeiro, R. M.; Santos, A. dos; Souza, Y. P. de; Kamphorst, S. H.; Lima, V. J. de; et al. (2023). UENF N01, UENF N02 and UENF N03: popcorn cultivars with elevated nitrogen-use effectiveness. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 23.

Amzeri; Ulum, R. (2023). Genetic improvement through mass selection in Madura local maize (*Zea mays* L.), Indonesia. *Journal of Global Innovations in Agricultural Sciences*. <https://doi.org/10.22194/JGIAS/23.1108>.

Anwar, T.; Qureshi, H.; Akhtar, M. S.; Siddiqi, E. H.; Fatimah, H.; Zaman, W.; Alhammad, B. A.; Seleiman, M. (2024). Enhancing maize growth and resilience to environmental stress with biochar, gibberellic acid and rhizobacteria. *Frontiers in Plant Science*, 15: 1396594. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1396594>

Brasil. (1997). Lei nº 9.456, de 25 de abril de 1997: Institui a Lei de Proteção de Cultivares e dá outras providências. Presidência da República. https://www.planalto.gov.br/ccivil_03/leis/l9456.htm.

Brasil. (2003). Lei nº 10.711, de 5 de agosto de 2003: Dispõe sobre o Sistema Nacional de Sementes e Mudanças e dá outras providências. Presidência da República. https://www.planalto.gov.br/ccivil_03/leis/2003/l10.711.htm

Bebber, D. P.; Ramotowski, M. A. T.; Gurr, S. J. (2020). Crop pests and pathogens move polewards in a warming world. *Nature Climate Change*.

Benech-Arnold, R. L.; Sánchez, R. A. (2020). Physiological and environmental regulation of seed germination in crops under heat stress. *Seed Science Research*, 30(3): pp. 145–158. <https://doi.org/10.1017/S0960258520000050>

Biswas, T.; Islam, M.; Methela, N. (2021). Heritability and genetic advance estimates from the parental lines of hybrid maize (*Zea mays* L.). *Journal of Environmental*

Science and Natural Resources, 12: pp. 33–36. <https://doi.org/10.3329/jesnr.v12i1-2.51982>

Blancon, J.; et al. (2024). Maize green leaf area index dynamics: genetic basis of a new secondary trait for grain yield in optimal and drought conditions. *Theoretical and Applied Genetics*. <https://doi.org/10.1007/s00122-024-04572-6>

Bongaarts, J. (2024). IPCC, 2023: Climate Change 2023: Synthesis Report. IPCC, 184 p. *Population and Development Review*. <https://doi.org/10.1111/padr.12632>

Brestic, M.; Zivcak, M.; Kalaji, H. M.; Carpentier, R.; Allakhverdiev, S. I. (2018). Photosystem II thermostability in situ: environmentally induced acclimation and genotypic differences in chlorophyll fluorescence kinetics in *Triticum aestivum* L. *Plant Physiology and Biochemistry*, 130: pp. 572–584. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.07.032>

Cai, F.; Mi, N.; Ming, H.; Zhang, H.; Zhao, X.; Zhang, B. (2023). Responses of dry matter accumulation and partitioning to drought and subsequent rewatering at different growth stages of maize in Northeast China. *Frontiers in Plant Science*, 14: 1110727. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1110727>

Cai, Q.; Zhang, Y.; Sun, Z.; Zheng, J.; Bai, W.; Liu, Y.; Feng, L.; Zhang, L. (2017). Morphological plasticity of root growth under mild water stress increases water use efficiency without reducing yield in maize. *Biogeosciences*, 14(14): pp. 3851–3858. <https://doi.org/10.5194/bg-14-3851-2017>

Camejo, D.; Jiménez, A.; Alarcón, J. J.; Sevilla, F. (2021). High temperature stress and its effects on photosynthetic efficiency in crops: physiological and biochemical mechanisms. *Agricultural and Forest Meteorology*, 308: 108550. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108550>

Cao, L.; Fahim, A.; Liang, X.; Fan, S.; Song, Y.; Liu, H.; Ye, F.; Zhang, D.; Lu, X. (2024). Melatonin enhances heat tolerance by increasing antioxidant enzyme activities and osmotic regulatory substances, positively regulating *ZmENO1* expression in maize (*Zea mays* L.). *Antioxidants*, 13. <https://doi.org/10.3390/antiox13091144>

Carvalho, C. M. (2025). *Tolerância ao estresse supra-ótimo de temperatura em milho-pipoca: uma análise em fase inicial de desenvolvimento* (Dissertação de

Mestrado). Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes, RJ.

Chai, R.; et al. (2024). Differences in dry matter production and grain yield of maize (*Zea mays* L.) cultivars with contrasting nitrogen efficiency. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*. <https://doi.org/10.1080/01140671.2024.2324829>

Chen, H.; Li, Z. (2024). Functional crosstalk of sucrose and G protein signaling in maize thermotolerance by modulating osmoregulation system. *Protoplasma*. <https://doi.org/10.1007/s00709-024-02020-2>

Cheng, F.; Zhu, L.; Zhang, H. (2023). Effects of high temperature on seed germination and seedling establishment in crops. *Seed Science Research*, 33(1): pp. 45–58. <https://doi.org/10.1017/S0960258523000018>

Chukwudi, O.; Kutu, F. R. (2021). Influence of heat stress, variations in soil type and soil moisture on early growth and stem characteristics of maize. *South African Journal of Plant and Soil*, 38(2): pp. 148–156. <https://doi.org/10.1080/02571862.2020.1829320>

Cui, T.; et al. (2017). QTL mapping for leaf area in maize (*Zea mays* L.) under multi-environments. *Journal of Integrative Agriculture*, 16: pp. 800–808. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(16\)61524-1](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(16)61524-1)

Dada, O., Mavengahama, S., & Kutu, F. (2023). Nutritional quality and popability of popcorn (*Zea mays* L. var. *everta*) in response to compost and NPK 20-7-3 application under dryland condition of South Africa. *International Journal of Food Science*, 2023. <https://doi.org/10.1155/2023/6115098>

Deryng, D.; Conway, D.; Ramankutty, N.; Price, J.; Warren, R. (2020). Global crop yield response to extreme heat stress under multiple climate change futures. *Environmental Research Letters*.

Dong, Q.; Xu, T.; Wu, Y.; Guo, J. (2022). Differential regulation of stomatal behavior and photosynthesis in maize genotypes under combined high temperature and vapor pressure deficit stress. *Physiologia Plantarum*, 174(2): e13682. <https://doi.org/10.1111/ppl.13682>

Duarte, A. F.; Silva, F. A.; Moura, T. R.; Oliveira, C. B.; Rezende, D. F. (2023). Índices de refletância de carotenoides e clorofila em resposta ao estresse térmico em milho.

Journal of Agronomy and Crop Science, 209(3): pp. 741–752.
<https://doi.org/10.1111/jac.12618>

El-Sappah, A. H.; Rather, S.; Wani, S. H.; et al. (2022). Heat stress-mediated constraints in maize (*Zea mays*) production: challenges and solutions. *Frontiers in Plant Science*, 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.879366>

Fan, X.; Hu, X.; Ma, Y.; Pang, Y.; Sun, J.; Hou, P. (2024). Influence of high temperature and drought stress at jointing stage on crop physiological responses and growth in summer maize plants (*Zea mays* L.). *Frontiers in Physiology*, 15. <https://doi.org/10.3389/fphys.2024.1331421>

FAO (2023). *The state of the global climate and implications for food and agriculture*. Recuperado em de FAO.

Farooq, M.; Wahid, A.; Basra, S. M. A. (2023). Heat stress in seeds: molecular basis and management strategies. *Plant Science*, 295: 110394. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2023.110394>

Feng, Z.; Zhang, L.; Li, X. (2023). Temperature impacts on all biochemical reactions involved in photosynthesis and increases respiration rates, directly affecting plant metabolic efficiency. *Journal of Experimental Botany*, 74(1): pp. 123–134. <https://doi.org/10.1093/jxb/erac082>

Fritsche-Neto, R.; Borém, A. (2022). *Milho: do plantio à colheita*. 3.ed. Viçosa: UFV Press.

Gao, Z.; Liang, L.; Wang, X.; Zhen, W.; Ding, Z.; Li, C.; Liu, Z.; Zhao, M.; Wang, Z.; Zhou, B. (2025). Soil compaction reduces the yield potential of densely planted maize (*Zea mays* L.) by disrupting root and shoot growth coordination. *Plant and Soil*. <https://doi.org/10.1007/s11104-025-07272-2>

Giannopolitis, C. N.; Reis, S. K. (1977). Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants. *Plant Physiology*, 59: pp. 309–314.

Grossiord, C.; Buckley, T. N.; Cernusak, L. A.; Novick, K. A.; Poulter, B.; Siegwolf, R. T. W.; Sperry, J. S.; McDowell, N. G. (2020). Plant responses to rising vapor pressure deficit. *New Phytologist*, 226(6): pp. 1550–1566. <https://doi.org/10.1111/nph.16485>

- Gonzalez, A. C.; Martinez, P. R.; Becerra, J. G. (2024). Comparative analysis of heat stress responses in popcorn and dent corn. *Field Crops Research*, 294: 108545. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2023.108545>
- González, C.; Ortega, L.; Ríos, D. (2023). Heat stress and resource allocation in plants: morphological and physiological responses. *Plant Growth Regulation*, 110: pp. 159–174.
- Gonzalez, R. D.; Matus, I. A.; Vera, J. (2022). Impacts of temperature increase on maize yield in Brazil: a quantitative assessment. *Agricultural and Forest Meteorology*, 319: 108794. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2022.108794>
- Gupta, D.; Sharma, P.; Singh, A. (2023). Osmoregulation and stress tolerance mechanisms in plants under high-temperature stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 195: pp. 181–190. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2023.03.011>
- Havir, E. A.; McHale, N. A. (1987). Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalase in tobacco leaves. *Plant Physiology*, 84: pp. 450–455.
- Hasanuzzaman, M.; Nahar, K.; Fujita, M. (2022). Role of antioxidant defense in heat stress tolerance in plants: current insights and future perspectives. *Physiologia Plantarum*, 174(2): e13648. <https://doi.org/10.1111/ppl.13648>
- Hébert, Y.; et al. (2001). The response of root/shoot partitioning and root morphology to light reduction in maize genotypes. *Crop Science*, 41: pp. 363–371. <https://doi.org/10.2135/cropsci2001.412363x>
- Huang, M.; Zhou, L.; Wang, J.; Wu, X.; Yang, W. (2023). Avaliação baseada em NDVI da fotoinibição e resiliência em milho sob estresse térmico. *Remote Sensing of Environment*, 292: 113352.
- Huang, M.; Zhang, L.; Wang, J.; Wu, X.; Yang, W. (2020). Evaluation of maize germination and seedling emergence under variable thermal conditions. *Field Crops Research*, 248: 107718. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107718>
- Hussain, I.; et al. (2016). Heat shock increases oxidative stress to modulate growth and physico-chemical attributes in diverse maize cultivars. *International Agrophysics*, 30: pp. 519–531. <https://doi.org/10.1515/intag-2016-0023>

IPCC (2023). *Climate change 2023: Synthesis report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Geneva: IPCC.

Jagtap, A.; Yadav, I.; Vikal, Y.; Praba, U.; Kaur, N.; Gill, A.; Johal, G. (2023). Transcriptional dynamics of maize leaves, pollens and ovules to gain insights into heat stress-related responses. *Frontiers in Plant Science*, 14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1117136>

Jan, M. F.; Li, M.; Liu, C.; Liaqat, W.; Altaf, M. T.; et al. (2025). Multivariate analysis of root architecture, morpho-physiological, and biochemical traits reveals higher nitrogen use efficiency heterosis in maize hybrids during early vegetative growth. *Plants*, 14(3): 399. <https://doi.org/10.3390/plants14030399>

Jiang, Y.; Liu, J.; Zeng, X. (2023). Heat stress-induced changes in plant water relations and their implications for crop productivity. *Agricultural Water Management*, 275: 107932. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2023.107932>

Johnson, L. T.; Walker, D. P.; Thompson, E. (2023). Economic significance and challenges of popcorn production in tropical regions. *Agricultural Economics*, 54(2): pp. 234–245. <https://doi.org/10.1111/agec.13045>

Jones, R.; Thomas, A.; Patel, P. (2021). Effect of soil temperature on maize germination and seedling emergence. *Agronomy Journal*, 113(2): pp. 1024–1036. <https://doi.org/10.1002/agj2.20757>

Kamphorst, S. H.; Amaral Júnior, A. T. do; Lima, V. J. de; Santos, P. H. A. dos; Rodrigues, W. P.; Vivas, J. M. S.; et al. (2020). Comparison of selection traits for effective popcorn (*Zea mays* L. var. *everta*) breeding under water limiting conditions. *Frontiers in Plant Science*, 11.

Kamphorst, S. H.; Amaral Júnior, A. T. do; Vergara-Díaz, O.; Gracia-Romero, A.; Fernandez-Gallego, J. A.; Chang-Espino, M. C.; et al. (2022). Heterosis and reciprocal effects for physiological and morphological traits of popcorn plants under different water conditions. *Agricultural Water Management*, 261.

Kamphorst, S. H., do Amaral Júnior, A. T., de Lima, V. J., Carena, M. J., Azeredo, V. C., Mafra, G. S., Santos, P. H., Leite, J. T., Schmitt, K., Santos Júnior, D. R., Bispo,

R., Santos, T. D. O., Oliveira, U. A., Pereira, J. L., Lamêgo, D. L., Carvalho, C., Gomes, L. P., Silva, J. G. S., & Campostrini, E. (2021). Driving sustainable popcorn breeding for drought tolerance in Brazil. *Frontiers in Plant Science*, 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.732285>.

Kamphorst, S. H.; do Amaral, A. T.; de Lima, V. J.; Moreira Guimarães, L. J.; Medeiros Schmitt, K. F.; Leite, J. T.; et al. (2019). Can genetic progress for drought tolerance in popcorn be achieved by indirect selection? *Agronomy*, 9: 792.

Kamphorst, S. H.; Gonçalves, G. M. B.; Amaral Júnior, A. T. do; Lima, V. J. de; Leite, J. T.; Schmitt, K. F. M.; et al. (2020). Screening of popcorn genotypes for drought tolerance using canonical correlations. *Agronomy*, 10: 1519.

Kar, M.; Mishra, D. (1976). Catalase, peroxidase, and polyphenoloxidase activities during rice leaf senescence. *Plant Physiology*, 57: pp. 315–319.

Kaur, M.; Ghai, M.; Singh, N. (2023). Characterization of maize inbred lines using principal component analysis under high temperature stress conditions. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*, 83(2): pp. 309–316. <https://doi.org/10.5958/0975-6906.2023.00039.0>

Khanna, P.; Kaur, K.; Gupta, A. (2017). Root biomass partitioning, differential antioxidant system and thiourea spray are responsible for heat tolerance in spring maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences*, 87: pp. 351–359. <https://doi.org/10.1007/s40011-015-0575-0>

Kim, J.; Lee, H.; Park, S. (2023). Regulation of stomatal dynamics and heat tolerance in C4 plants under thermal stress. *Journal of Experimental Botany*, 74(4): pp. 1105–1118. <https://doi.org/10.1093/jxb/erad056>

Koehler, T.; et al. (2023). Transpiration response to soil drying versus increasing vapor pressure deficit. *Journal of Experimental Botany*, 74(9): pp. 2871–2885. <https://doi.org/10.1093/jxb/erad116>

Kumar, G. P.; et al. (2024). Assessment of genetic variability, heritability and genetic advance in maize genotypes (*Zea mays* L.). *Journal of Experimental Agriculture International*. <https://doi.org/10.9734/jeai/2024/v46i32333>

- Kumar, H.; et al. (2021). Impact of climate change on biodiversity and shift in major biomes. In *Global climate change* (pp. 33–44). Elsevier.
- Kumar, P.; Kumar, A.; Rathi, Y. (2022). Chlorophyll fluorescence imaging as a tool for assessing heat stress effects on photosynthetic machinery. *Plant Physiology and Biochemistry*, 167: pp. 115–126. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.10.013>
- Lee, C.; Kim, H. (2022). Optimal temperature ranges for maize germination and early growth. *Journal of Agricultural Science*, 160(4): pp. 555–567. <https://doi.org/10.1017/S0021859621000706>
- Leite, J. T.; Amaral Júnior, A. T. do; Kamphorst, S. H.; Lima, V. J. de; Santos Júnior, D. R. dos; Alves, U. O.; et al. (2022). All are in a drought, but some stand out: multivariate analysis in the selection of agronomic efficient popcorn genotypes. *Plants*, 11: 2275.
- Li, P.; et al. (2016). Use of genotype-environment interactions to elucidate the pattern of maize root plasticity to nitrogen deficiency. *Journal of Integrative Plant Biology*, 58(3): pp. 242–253. <https://doi.org/10.1111/jipb.12384>
- Li, X.; Howell, S. H. (2021). Physiological and molecular responses of maize to thermal stress. *Annual Review of Plant Biology*, 73: pp. 45–6.
- Li, X.; Wang, Y.; Liu, B.; Zhao, W.; Zhang, D.; et al. (2023). Effects of vapor pressure deficit on photosynthetic performance and water use efficiency in maize under high temperature stress. *Environmental and Experimental Botany*, 208: 105244. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2023.105244>
- Li, Y.; Wang, X.; Li, Y.; Zhang, Y.; Gou, Z.; Qi, X.; Zhang, J. (2020). Transcriptomic analysis revealed the common and divergent responses of maize seedling leaves to cold and heat stresses. *Genes*, 11(8). <https://doi.org/10.3390/genes11080881>
- Li, Z.; Tang, J.; Srivastava, R.; Bassham, D.; Howell, S. (2020). The transcription factor bZIP60 links the unfolded protein response to the heat stress response in maize. *The Plant Cell*, 32(11): pp. 3559–3575. <https://doi.org/10.1105/tpc.20.00260>
- Lipper, L.; Thornton, P.; Campbell, B. M.; Baedeker, T.; Braimoh, A.; Bwalya, M.; Caron, P.; Cattaneo, A.; Garrity, D.; Henry, K.; et al. (2021). *Climate-smart agriculture: building resilience to climate change*. Springer.

- Liu, H.; Zeng, X.; Guo, F.; Li, S.; Wang, Y. (2023). Vias de degradação da clorofila ativadas pelo estresse térmico em folhas de milho. *Environmental and Experimental Botany*, 203: 105014. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2023.105014>
- Liu, J.; Zhang, L.; Huang, L.; Yang, T.; Ma, J.; Yu, T.; Zhang, Z.; Tang, J. (2022). Uncovering the gene regulatory network of maize hybrid ZD309 under heat stress by transcriptomic and metabolomic analysis. *Plants*, 11(5). <https://doi.org/10.3390/plants11050677>
- Mahan, J. R.; Wanjura, D. F.; Upchurch, D. R. (2022). Thermal stress and its effects on crop development and yield. *Agronomy Journal*, 114(4): pp. 1237–1251. <https://doi.org/10.1002/agj2.21060>
- Malavasi, U. C.; Malavasi, M. M. (2013). *Quantifying abiotic stress of plants: advantages and disadvantages of chlorophyll fluorescence*.
- Maulana, H.; et al. (2023). Heritability and selection using GGE biplots and sustainability index of maize mutants. *Sustainability*. <https://doi.org/10.3390/su15086824>
- Mathur, S.; Agrawal, D.; Jajoo, A. (2021). Photosynthesis under high temperature stress: beyond damage and protection. *Plant Science*, 308: 110924. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2021.110924>
- Ma, Y.; Zhang, H.; Luo, Q.; Tian, Z.; Chen, Y. (2022). Índices espectrais de refletância como ferramentas para triagem de genótipos sob estresse térmico. *Photosynthetica*, 60(2): pp. 211–219. <https://doi.org/10.32615/ps.2022.019>
- Middleby, K. B.; Cheesman, A. W.; Cernusak, L. A. (2024). Impacts of elevated temperature and vapour pressure deficit on leaf gas exchange and plant growth across six tropical rainforest tree species. *New Phytologist*, 242(2): pp. 748–762. <https://doi.org/10.1111/nph.19822>
- Ministério da Agricultura e Pecuária. (n.d.). Proteção de cultivares. Governo Federal. <https://www.gov.br/agricultura/pt-br/assuntos/insumos-agropecuarios/insumos-agricolas/protecao-de-cultivar>
- Ming, H.; et al. (2022). Allometric relationships between dry matter weights of maize organs and their responses to drought. *Water*. <https://doi.org/10.3390/w15010099>

- Moussa, A. (2021). Mapping QTLs using high-density SNPs genotyped by sequencing reveals novel potential regions underlying maize root morphological traits. *International Journal of Agriculture and Biology*, 25: pp. 904–914. <https://doi.org/10.17957/ijab/15.1745>
- Murchie, E. H.; Lawson, T. (2017). Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of Experimental Botany*, 68(4): pp. 829–846. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw336>
- Nassir, A.; Mishall, A.; Mohammed, A. (2024). Soil compaction induced by different tillage systems and its impact on growth and yield of maize (*Zea mays* L.). *University of Thi-Qar Journal of Agricultural Research*. <https://doi.org/10.54174/utjagr.v13i1.302>
- Notununu, I.; Moleleki, L.; Roopnarain, A.; Adeleke, R. (2024). Enhancing maize drought and heat tolerance: single vs combined plant growth promoting rhizobacterial inoculation. *Frontiers in Plant Science*, 15: 1480718. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1480718>
- Oehme, L. H.; et al. (2022). Remote sensing of maize plant height at different growth stages using UAV-based digital surface models (DSM). *Agronomy*. <https://doi.org/10.3390/agronomy12040958>
- Pereira, F. M.; Rocha, J. V.; Queiroz, J. C. (2023). Physiological responses of maize to supra-optimal temperature stress. *Journal of Agricultural Science*.
- Perez, E.; Zhao, Y.; Sharkey, T. D. (2022). Dynamic regulation of photosynthetic energy distribution under heat and light stress in maize. *Frontiers in Plant Science*, 13: 1014591. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1014591>
- Priyanandhini, L.; Kalarani, M.; Senthil, A.; et al. (2021). Assessing antioxidant system and yield of maize (*Zea mays* L.) inbreds under elevated temperature condition. *Journal of Phytology*, 13. <https://doi.org/10.25081/jp.2021.v13.7324>
- Qiu, Y.; Miao, G. (2018). Modeling biomass of maize based on height and stem diameter. *2018 ASABE Annual International Meeting*. <https://doi.org/10.13031/aim.201801028>
- Qiu, X.; Sun, Y.; Wang, J.; Xiang, R.; Li, Z. (2022). Involvement of osmoregulation, glyoxalase, and non-glyoxalase systems in signaling molecule glutamic acid-boosted

thermotolerance in maize seedlings. *Protoplasma*, 259: pp. 1507–1520. <https://doi.org/10.1007/s00709-022-01753-2>

Qu, L.; et al. (2023). Leaf photosynthetic characteristics of waxy maize in response to heat stress. *Journal of Integrative Agriculture*, 22(3): pp. 742–752. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(22\)63678-7](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(22)63678-7)

Reid, M. E.; Brooks, H.; Huber, C. (2021). Physiological characteristics of popcorn (*Zea mays* var. *everta*) and its response to environmental stress. *Plant Physiology*, 186(1): pp. 120–132. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiab112>

Ruban, A. V. (2016). Nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching: mechanism and effectiveness in protecting plants from photodamage. *Plant Physiology*, 170(4): pp. 1903–1916. <https://doi.org/10.1104/pp.15.01935>

Ru, C.; et al. (2023). Droughts and thermo-priming enhance acclimation to later drought and heat stress in maize seedlings by improving leaf physiological activity. *Agronomy*. <https://doi.org/10.3390/agronomy13041124>

Sage, R. F.; Zhu, X. G. (2023). C4 plant strategies for heat adaptation and future implications under climate change. *Annual Review of Plant Biology*, 74: pp. 223–249. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-073022-040517>

Saito, M. A.; Alves, A. V.; Kuritza, D. P.; de Souza, Y. P.; Maioli, M. F. S. D.; Amaral Júnior, A. T. do; et al. (2021). Influence of agronomic and kernel-related properties on popping expansion in popcorn. *Agronomy Journal*, 113: pp. 2260–2272.

Santos, T. O. de; Amaral Júnior, A. T. do; Bispo, R. B.; Lima, V. J. de; Kamphorst, S. H.; Leite, J. T.; et al. (2021). Phenotyping Latin American open-pollinated varieties of popcorn for environments with low water availability. *Plants*, 10: 1211.

Schuler, J. D.; Upton, L. J.; Bassi, R. (2022). Photosynthetic adaptations of C4 plants to heat stress: mechanisms of high-temperature tolerance. *Plant Physiology*, 188(3): pp. 1224–1237. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiac075>

Shao, H.; Liang, Z.; Chen, R. (2023). Oxidative stress and antioxidant defenses in seeds under high-temperature stress. *Environmental and Experimental Botany*, 210: 104438. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2023.104438>

- Sharkey, T. D.; Zhang, X.; Farquhar, G. D. (2023). Heat stress effects on photosynthesis and productivity: revisiting the impacts on PSII. *Plant Science*, 301: 111538. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2023.111538>
- Shi, J.; Yan, B.; Lou, X.; Ma, H.; Ruan, S. (2017). Comparative transcriptome analysis reveals the transcriptional alterations in heat-resistant and heat-sensitive sweet maize varieties under heat stress. *BMC Plant Biology*, 17: 97. <https://doi.org/10.1186/s12870-017-0973-y>
- Silva, A. C.; Oliveira, R. F.; Ferreira, A. S. (2020). Características agronômicas e desafios na produção de milho-pipoca. *Revista Brasileira de Milho e Sorgo*, 19(3): pp. 415–429. <https://doi.org/10.18512/1980-6477/rbms.v19n3p415-429>
- Silva, A. C.; Oliveira, R. F.; Souza, J. M. (2021). Sensitivity of popcorn maize to temperature fluctuations during early development stages. *Field Crops Research*, 264: 108016. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2021.108016>
- Singh, A.; Kamboj, M. (2025). Analysis of genetic variability for grain yield and its attributing traits of maize (*Zea mays* L.) inbred lines. *Journal of Advances in Biology & Biotechnology*. <https://doi.org/10.9734/jabb/2025/v28i42181>
- Singh, I.; Debnath, S.; Gautam, A.; Yadava, P. (2020). Characterization of contrasting genotypes reveals general physiological and molecular mechanisms of heat-stress adaptation in maize (*Zea mays* L.). *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 26: pp. 921–929. <https://doi.org/10.1007/s12298-020-00801-6>
- Slot, M.; Rifai, S. W.; Eze, C. E.; Winter, K. (2024). The stomatal response to vapor pressure deficit drives the apparent temperature response of photosynthesis in tropical forests. *New Phytologist*, 243(1): pp. 48–61. <https://doi.org/10.1111/nph.19806>
- Soomro, A.; Akhtar, M. (2025). Physiological and morphological adaptations of maize (*Zea mays* L.) under varying environmental conditions: implications for growth and yield. *Insights - Journal of Life and Social Sciences*. <https://doi.org/10.71000/64ye9g54>
- Sukert, L.; Spolaor, M. (2025). Germinating maize seeds with acetylcholine improves seedling heat tolerance. *Seed Science and Technology*, 53(1): 11. <https://doi.org/10.15258/sst.2025.53.1.11>

- Shu, G.; et al. (2023). Identification of QTNs, QTN-by-environment interactions for plant height and ear height in maize multi-environment GWAS. *Frontiers in Plant Science*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1284403>
- Smith, R. W.; Green, M. S.; Taylor, R. J. (2022). Temperature effects on growth and yield of popcorn: a review. *Crop Science*, 62(6): pp. 2154–2168. <https://doi.org/10.1002/csc2.20816>
- Song, Y.; Yu, W. (2023). An empirical study on the impact of patent policy on enterprise technological innovation. In: *Proceedings of the 4th Management Science Informatization and Economic Innovation Development Conference (MSIEID 2022)*, Chongqing, China, 9–11 Dez. 2022. <https://doi.org/10.4108/eai.9-12-2022.2327697>
- Sun, X.; et al. (2025). Genotypic differences in maize root morphology in response to low-nitrogen stress. *Agronomy*. <https://doi.org/10.3390/agronomy15020332>
- Taiz, L.; Zeiger, E. (2021). *Fisiologia vegetal*. 6.ed. Porto Alegre: Artmed.
- Taş, T. (2022). Physiological and biochemical responses of hybrid maize (*Zea mays* L.) varieties grown under heat stress conditions. *PeerJ*, 10: e14141. <https://doi.org/10.7717/peerj.14141>
- Tian, B.; et al. (2020). Interacting leaf dynamics and environment to optimize maize sowing date in North China Plain. *Journal of Integrative Agriculture*, 19: pp. 1227–1240. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(19\)62831-5](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(19)62831-5)
- Tong, M., Dai, E., & Wu, C. (2022). Hotspots of yield loss for four crops of the Belt and Road terrestrial countries under 1.5 °C global warming. *Land*, 11(2), 163. <https://doi.org/10.3390/land11020163>
- Urban, J.; Ingwers, M. W.; McGuire, M. A.; Teskey, R. O. (2017). Stomatal conductance increases with rising temperature. *Plant, Cell & Environment*, 40(10): pp. 2269–2280. <https://doi.org/10.1111/pce.13000>
- Wang, J.; Xiang, R.-H.; Li, Z.-G. (2023). The essential role of H₂S-ABA crosstalk in maize thermotolerance through the ROS-scavenging system. *International Journal of Molecular Sciences*, 24. <https://doi.org/10.3390/ijms241512264>

- Wang, L.; Zhang, Z.; Yin, Y. (2022). The role of antioxidants in C4 plants under heat stress: balancing metabolic processes and protecting cellular structures. *Plant Science*, 318: 111215. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2022.111215>
- Wang, Y.; Zhang, X.; Liu, Y. (2023). Molecular mechanisms and physiological responses of plants to heat stress. *Journal of Experimental Botany*, 74(11): pp. 3361–3374. <https://doi.org/10.1093/jxb/erac070>
- Wang, H.; Li, C.; Zhang, L.; Xu, F.; Zhao, Y. (2024). Thermal damage to photosystem II and recovery potential of maize leaves under high temperature stress. *Frontiers in Plant Science*, 15: 1456721. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1456721>
- Wang, T.; Wang, F.; Deng, S.; Wang, K.; Feng, D.; Xu, F.; Guo, W.; Yu, J.; Wu, Y.; Wuriyanghai, H.; Li, S.; Gu, X.; Pu, L. (2025). Single-cell transcriptomes reveal spatiotemporal heat stress response in maize roots. *Nature Communications*, 16: 1421. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-55485-3>
- Williams, C. J.; Lang, S. E. (2023). Adaptation and resilience of popcorn to heat stress: insights from recent studies. *Journal of Agricultural Science*, 161(5): pp. 788–799. <https://doi.org/10.1017/S002185962300012X>
- World Bank (2023). *Agriculture and climate change*. Recuperado em de World Bank.
- Yadesa, L.; Abebe, B.; Tafa, Z. (2022). Genetic variability, heritability, correlation analysis, genetic advance, and PCA of grain yield traits of quality protein maize. *EAS Journal of Nutrition and Food Sciences*. <https://doi.org/10.36349/easjnfs.2022.v04i01.002>
- Yuan, Z.; Liu, X.; Peng, J.; Li, R.; Cheng, Z. (2022). Capacidade de retenção de água e variação do índice WBI em milho sob condições de calor e seca. *Agricultural Water Management*, 269: 107690. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2022.107690>
- Xia, J.; Yang, J.; Hong, Y. (2021). Measuring root length, root density, and root morphology under supra-optimal temperature conditions provides insights into genotype adaptation to thermal stress in the root system. *Field Crops Research*, 259: 107981. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107981>

- Xue, M.; Han, X.; Zhang, L.; Chen, S. (2024). Heat-resistant inbred lines coordinate the heat response gene expression remarkably in maize (*Zea mays* L.). *Genes*, 15(3): 289. <https://doi.org/10.3390/genes15030289>
- Xu, Z.; Wang, X.; Zhang, X. (2023). Heat shock proteins and thermotolerance in seed germination: roles and regulation. *Molecular Plant*, 16(2): pp. 325–339. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2023.01.008>
- Yang, X.; Guo, J.; Xu, T.; Dong, Q. (2022). Heat stress affects the regulation of photosystem II efficiency and photochemical quenching in maize genotypes. *Plant Physiology and Biochemistry*, 187: pp. 108–117. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2022.07.016>
- Zandalinas, S. I.; Mittler, R.; Balfagón, D.; Arbona, V.; Gómez-Cadenas, A. (2021). Plant adaptations to the combination of drought and high temperatures. *Physiologia Plantarum*, 171(1): pp. 6–26. <https://doi.org/10.1111/ppl.13277>
- Zendrato, Y. M.; Suwarno, W. B.; Marwiyah, S. (2024). Simultaneous selection of several tropical maize hybrids under acidic soil conditions. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/1377/1/012096>
- Zivcak, M.; Brestic, M.; Olsovska, K.; Kalaji, H. M. (2016). Photosynthetic responses of sun- and shade-grown barley leaves to high temperature stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 97: pp. 20–28. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2015.09.006>
- Zhang, H.; Yue, M.; Zheng, X.; Gautam, M.; He, S.; Li, L. (2018). The role of promoter-associated histone acetylation of haem oxygenase-1 (*HO-1*) and gibberellic acid-stimulated like-1 (*GSL-1*) genes in heat-induced lateral root primordium inhibition in maize. *Frontiers in Plant Science*, 9: 1520. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01520>
- Zhang, L.; Cao, Y.; Wang, L.; Li, Y.; He, X. (2023). High temperature affects photosystem II efficiency and reactive oxygen metabolism in maize seedlings. *Photosynthetica*, 61(1): pp. 45–56. <https://doi.org/10.32615/ps.2023.007>
- Zhang, H.; Meng, X.; Liu, R.; Li, R.; Wang, Y.; Liu, Z.; Duan, S.; Li, G.; Guo, X. (2024). Heat shock factor *ZmHSF17* positively regulates phosphatidic acid phosphohydrolase *ZmPAH1* and enhances maize thermotolerance. *Journal of Experimental Botany*, 76: pp. 493–512. <https://doi.org/10.1093/jxb/erae406>

- Zhang, L.; Liu, Q.; Zhou, M. (2024). Thermal stress impacts on seed germination: mechanisms and management strategies. *Crop Science*, 64(2): pp. 155–168. <https://doi.org/10.1002/csc2.20832>
- Zhang, L.; Yang, Q.; Liu, X. (2024). Impact of heat stress on plant photosynthesis and metabolic processes. *Plant Physiology and Biochemistry*, 186: pp. 10–20. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2023.12.002>
- Zhang, R.; et al. (2022). Coupling of environmental factors and growth stages in simulation of maize biomass allocation. *Plant and Soil*. <https://doi.org/10.1007/s11104-022-05794-7>
- Zhang, L.; Wu, X.; Fang, W.; Yu, M.; Li, J. (2024). Mudanças induzidas pelo calor na refletância foliar e nas características estruturais em genótipos de milho. *Plant Physiology and Biochemistry*, 203: 107178. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2023.107178>
- Zhu, C.; He, M.; Qian, Y.; Wang, R.; Dong, S. (2023). PSRI como marcador preditivo de senescência foliar sob temperatura supra-ótima em milho. *Plant Stress*, 4: 100135. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2023.100135>
- Zia, A.; et al. (2022). Morpho-physiological attributes of different maize (*Zea mays* L.) genotypes under varying salt stress conditions. *Gesunde Pflanzen*, 74: pp. 661–673. <https://doi.org/10.1007/s10343-022-00641-2>