



C A P Í T U L O 3

Efeito do estresse hídrico na heterose de diferentes genótipos de milho-pipoca inoculado com *Bacillus cereus*

 <https://doi.org/10.22533/at.ed.946112621013>

Monique de Souza Santos

Laboratório de Melhoramento de Plantas, Centro de Ciências e Tecnologias Agrárias (CCTA), Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro – UENF, Campos dos Goytacazes RJ, Brasil

Antônio Teixeira do Amaral Junior

Laboratório de Melhoramento de Plantas, Centro de Ciências e Tecnologias Agrárias (CCTA), Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro – UENF, Campos dos Goytacazes RJ, Brasil Gabriella Rodrigues Gonçalves¹

Uéliton Alves de Oliveira

Laboratório de Melhoramento de Plantas, Centro de Ciências e Tecnologias Agrárias (CCTA), Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro – UENF, Campos dos Goytacazes RJ, Brasil

Samuel Henrique Kamphorst

Laboratório de Melhoramento de Plantas, Centro de Ciências e Tecnologias Agrárias (CCTA), Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro – UENF, Campos dos Goytacazes RJ, Brasil

Valter Jário de Lima

Centro de Ciências Agrárias e Biológicas, Universidade Estadual Vale do Acaraú – Campus Ibiapaba, São Benedito, CE, Brazil

Talles de Oliveira Santos

Laboratório de Melhoramento de Plantas, Centro de Ciências e Tecnologias Agrárias (CCTA), Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro – UENF, Campos dos Goytacazes RJ, Brasil

Flávia Nicácio Viana

Laboratório de Melhoramento de Plantas, Centro de Ciências e Tecnologias Agrárias (CCTA), Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro – UENF, Campos dos Goytacazes RJ, Brasil

Danielle Leal Lamêgo

Laboratório de Melhoramento de Plantas, Centro de Ciências e
Tecnologias Agrárias (CCTA), Universidade Estadual do Norte Fluminense
Darcy Ribeiro – UENF, Campos dos Goytacazes RJ, Brasil

Samuel Pereira da Silva

Laboratório de Melhoramento de Plantas, Centro de Ciências e
Tecnologias Agrárias (CCTA), Universidade Estadual do Norte Fluminense
Darcy Ribeiro – UENF, Campos dos Goytacazes RJ, Brasil

Jardel da Silva Figueiredo

Laboratório de Melhoramento de Plantas, Centro de Ciências e
Tecnologias Agrárias (CCTA), Universidade Estadual do Norte Fluminense
Darcy Ribeiro – UENF, Campos dos Goytacazes RJ, Brasil

RESUMO: O milho-pipoca é altamente sensível à seca, sendo o melhoramento genético vegetal aliado à inoculação de bactérias promotoras do crescimento vegetal, uma estratégia viável para mitigar os efeitos da limitação hídrica no solo. Neste contexto, o objetivo deste estudo foi avaliar a heterose de características morfofisiológicas em diferentes genótipos de milho-pipoca cultivados em casa de vegetação e inoculados com a rizobactéria *Bacillus cereus* sob déficit hídrico (WS). A imposição do estresse ocorreu 24 dias após a emergência até que as plantas atingissem 40% da capacidade de campo (CC). Foram analisadas duas linhagens de milho-pipoca (L61 e L76) e seu híbrido (UENF WS01). O experimento seguiu um delineamento de blocos completos casualizados, arranjado em fatorial triplo, combinando condições hídricas, genótipos e tipo de inoculação (controle e inoculado), com três repetições. Os tratamentos foram conduzidos em tubos de PVC contendo 70% de basaplant e 30% de perlita como substrato, e os tratamentos inoculados receberam 1 mL de *Bacillus cereus*. A heterose foi calculada utilizando a média dos parenteais e a heterobeltiose foi estimada utilizando o melhor parental. Os resultados mostraram que no ambiente controle todas as características morfológicas e de pigmentos foliares apresentaram maior expressão da heterose exceto altura da planta, massa seca da raiz, clorofila, flavonoides, e *quenching* não-fotoquímico que apresentaram maior expressão da heterobeltiose. As trocas gasosas apresentaram maior expressão da heterose exceto rendimento quântico do PSII que apresentou maior expressão da heterobeltiose. O ambiente inoculado provocou maior expressão da heterose na maioria das características, exceto para balanço de nitrogênio e rendimento quântico do fotossistema II que apresentaram maior expressão da heterobeltiose nas características avaliadas. A conclusão foi que o híbrido se mostrou superior aos seus genitores, e que associado com a inoculação com *Bacillus cereus* tem potencial para mitigar os efeitos de estresse hídrico por seca.

PALAVRAS-CHAVE: déficit hídrico, heterose, rizobactérias, *Zea mays* L. var. *everta*

Effect of water stress on heterosis of different popcorn genotypes inoculated with *Bacillus cereus*

ABSTRACT: Popcorn maize is highly sensitive to drought, and plant breeding combined with the inoculation of plant growth-promoting bacteria represents a viable strategy to mitigate the effects of soil water limitation. In this context, the objective of this study was to evaluate heterosis for morphophysiological traits in different popcorn maize genotypes grown under greenhouse conditions and inoculated with the rhizobacterium *Bacillus cereus* under water deficit (WS). Water stress was imposed 24 days after emergence until plants reached 40% of field capacity (FC). Two popcorn maize inbred lines (L61 and L76) and their hybrid (UENF WS01) were evaluated. The experiment was conducted in a randomized complete block design arranged in a triple factorial scheme, combining water conditions, genotypes, and inoculation type (control and inoculated), with three replications. Treatments were carried out in PVC tubes containing a substrate composed of 70% Basaplant and 30% perlite, and inoculated treatments received 1 mL of *Bacillus cereus*. Heterosis was calculated based on the mid-parent mean, and heterobeltiosis was estimated relative to the best parent. The results showed that under control conditions, most morphological traits and leaf pigment parameters exhibited greater expression of heterosis, except for plant height, root dry mass, chlorophyll, flavonoids, and non-photochemical quenching, which showed greater heterobeltiosis. Gas exchange traits showed higher heterosis expression, except for the quantum yield of PSII, which exhibited greater heterobeltiosis. Under inoculated conditions, greater heterosis expression was observed for most traits, except for nitrogen balance and the quantum yield of photosystem II, which showed higher heterobeltiosis. In conclusion, the hybrid was superior to its parental lines, and when associated with *Bacillus cereus* inoculation, it showed potential to mitigate the effects of drought-induced water stress.

KEYWORDS: water deficit, heterosis, rhizobacteria, *Zea mays* L. var. *everta*

INTRODUÇÃO

Os efeitos das mudanças climáticas são uma preocupação mundial, pois impactam a segurança alimentar e a agricultura, bem como a capacidade de vida no planeta (OMM, 2022). Por alterar o ciclo da água, podem trazer prejuízos às áreas agrícolas, como secas e alagamentos, o que deve limitar a capacidade de produção de alimentos nestes locais (MALHI *et al.*, 2021). A ocorrência de secas nas áreas, tem sido responsável

pela maioria das perdas na agricultura nas últimas décadas (LUNDUKA *et al.*, 2019) e têm se tornando cada vez mais frequentes (KUMAR *et al.*, 2020).

Quando a planta é submetida ao estresse hídrico ocorrem alterações no metabolismo, na fotossíntese e na nutrição (CAMPOS, SANTOS e NACARATH, 2021) que modificam sua capacidade produtiva (OLIVEIRA *et al.*, 2024). O potencial produtivo do milho-pipoca não tolerante à seca torna-se diminuído, pois a espécie *Zea mays* é altamente vulnerável a condições de deficiência hídrica (WALNE *et al.*, 2024), podendo ocorrer malformações das espigas e dos grãos, atingindo até o nível de incapacidade produtiva (SILVA *et al.*, 2021).

Devido ao efeito severo causado pelo déficit hídrico no crescimento e no desenvolvimento vegetal, o melhoramento genético apresenta-se como uma ferramenta eficaz para reduzir a vulnerabilidade das culturas agrícolas (CHALLINOR *et al.*, 2016). Melhoristas têm desenvolvido pesquisas para compreender as respostas morfológicas, fisiológicas e agrônômicas das plantas sob deficiência hídrica, e assim, desenvolver genótipos mais adaptados a esse estresse ambiental (LIMA *et al.*, 2021). No entanto, esta não é uma tarefa fácil, uma vez que tolerância ou eficiência no uso da água são características de herança complexas que interagem fortemente com o ambiente (DIAS *et al.*, 2018).

A Heterose é um fenômeno genético/natural altamente explorados nos programas de melhoramento de milho (ZHANG *et al.*, 2016). Esse fenômeno é a vantagem adaptativa do híbrido em relação aos seus pais, que pode ser quantificada por maior produtividade, biomassa, velocidade de desenvolvimento e maior fertilidade (ARAUS, SÁNCHEZ e CABRERA-BOSQUET, 2010). Explorar a heterose também é uma solução genética promissora para mitigar os efeitos dos estresses ambientais nas plantas (ARAUS, SÁNCHEZ e CABRERA-BOSQUET *et al.*, 2010; CHAIRI *et al.*, 2016).

Essa vantagem adaptativa tem sido observada para o milho em condições de seca (ARAUS, SÁNCHEZ e CABRERA-BOSQUET, 2010), bem como para tipos especiais como o milho-pipoca (LEITE *et al.*, 2021). O híbrido se destaca por apresentar melhor capacidade de crescimento e desenvolvimento em condições limitadas de água (LEITE *et al.*, 2021)

A heterose é visualizada desde o crescimento inicial de plantas de milho (ROCKENBACH *et al.*, 2018) e seus benefícios são notados durante todos os estádios de desenvolvimento da planta (ROCKENBACH *et al.*, 2018). Sendo a superioridade metabólica do híbrido sugerido com hipótese fisiológicas para explicar a vantagem no crescimento e no desenvolvimento vegetal (TOLLENAAR e LEE, 2006). Sendo assim, avaliar a heterose de características morfofisiológicas em diferentes genótipos de milho-pipoca é importante para desvendar os efeitos do déficit hídrico, assim

como, a interação com *B. cereus*, contribuindo para o melhoramento genético e estratégias de manejo voltadas para tolerância a seca.

MATERIAL E MÉTODOS

Material vegetal

Duas linhagens (S₇) de milho-pipoca L61 e L76 e seu híbrido simples UENF WS01 foram cultivados em casa de vegetação. As linhagens foram avaliadas anteriormente por KAMPHORST *et al.* (2018) e cada uma foi classificada como susceptível ou tolerante ao déficit hídrico. Já o híbrido simples foi obtido através do estudo de LIMA *et al.* (2019) e é classificado como tolerante ao déficit hídrico, tendo sido registrado no Ministério de Agricultura Pecuária e Abastecimento (MAPA), nº de registro 46965, com denominação de “UENF WS01” (LIMA *et al.*, 2021).

Seleção da bactéria e preparação do inóculo

A cepa bacteriana UENF LMS 71 é proveniente do Laboratório de Biologia Celular e Tecidual da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Para a obtenção do inóculo da bactéria *B. cereus*, a cepa bacteriana foi inoculada através de plaqueamento, em placas de Petri, com meio sólido DYGS (Dextrose Yeast Glucose Sucrose), utilizando uma alça de platina calibrada. Após o plaqueamento, as placas foram incubadas por três dias na estufa a uma temperatura de 30°C, conforme a metodologia de DOBEREINER *et al.* (1995) e AMARAL *et al.* (2022).

O pré-inóculo foi obtido em meio líquido DYGS, com o auxílio de uma alça bacteriológica foi transferido uma colônia de bactéria da Placa de Petri para um tubo de ensaio. A bactéria foi agitada por 24 horas a 30°C em 180 rpm em um agitador orbital. O inóculo foi preparado com 150 µL do pré-inóculo em 100 mL de DYGS, mantido nas mesmas condições. Após 24 horas, a leitura de densidade óptica foi realizada a 600 nm, em espectrofotômetro, para alcançar uma concentração de $1,8 \times 10^9$ unidades formadoras de colônia (UFC mL⁻¹).

Preparo das sementes

As sementes das linhagens L76, L61 e seu híbrido UENF WS01 foram desinfestadas com hipoclorito de sódio (NaOCl) a 3% durante 3 minutos, depois foram imersas em álcool 70% durante 2 minutos. Após serem lavadas com água destilada e desinfestadas, as sementes foram embebidas em água destilada por 5 horas. Na pré-germinação, as sementes foram colocadas sobre papéis germitest (CIENLAB, Campinas, São Paulo, Brasil) umedecidos e levadas à câmara de germinação BOD

a 30°C por 24 horas. Após a germinadas, as sementes foram semeadas, e 1 mL da bactéria UENF LMS 71 foi aplicado em cada semente que seria inoculada.

Condições de crescimento e experimentais

O experimento foi realizado em casa de vegetação na UENF, situada na Unidade de Apoio Experimental, em Campos dos Goytacazes – RJ (Latitude: 21° 45' 16" S, Longitude: 41° 19' 28" O, 17 m acima do nível do mar). O delineamento experimental foi em blocos completos casualizados em fatorial simples, combinando genótipos (L61, L76 e UENF WS01) e tipo de inoculação (com e sem), com três repetições. Foram utilizados tubos de PVC com 10 cm de diâmetro e 1,50 m com substrato, no qual foram 70% de substrato comercial Basaplant e 30% de perlita. Foi aplicado 1 mL do inóculo com a bactéria LMS 71 sobre as sementes dos tubos com bactéria (tratamento), enquanto os tubos sem bactérias (controle) receberam 1 mL do meio branco (não inoculado).

Foi utilizada solução nutritiva de HOAGLAND e ARNON (1950), meia força, via irrigação, todos os dias até o final do experimento (69 dias após o plantio), de acordo com a demanda da planta e a capacidade de água no substrato do tubo. Os genótipos inoculados e não inoculados foram expostos a condição de déficit hídrico do solo (WS) que foi imposto por meio da suspensão da irrigação, aos 24 dias após o plantio (DAP). Após 15 dias da suspensão da irrigação, os tubos foram baixando o potencial hídrico aos poucos e chegaram a 40% da sua capacidade de retenção de água no substrato, e permaneceram nessa condição por mais 29 dias.

Para estimar a capacidade de campo, o substrato de cada tubo foi regado com água em abundância e deixado por 72 horas sob percolação para que fosse drenado o excesso. No mesmo tempo, amostras do substrato foram secas em estufa a 70°C por 72 horas. A capacidade de cada tubo foi estimada pela diferença entre o peso molhado (após drenagem do excesso) e o substrato seco (antes da saturação). Os tubos foram pesados e irrigados em intervalos de 2 dias para manter a respectiva capacidade. O peso das plantas foi desconsiderado do cálculo da capacidade de água dos tubos.

Ao longo do experimento, foram medidos à temperatura, a umidade relativa do ambiente e a radiação fotossintética ativa, com o auxílio da miniestação experimental WatchDog (A-Series Loggers, Spectrum Technologies Inc., Aurora, EUA).

Durante o experimento, a temperatura (°C) média por dia variou de 23,76 a 31,97 e a umidade relativa do ar (%) de 46,60 a 93,80 e radiação fotossintética ativa (PAR, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) teve uma máxima de 423,08 e mínima de 71 (Figura 1).

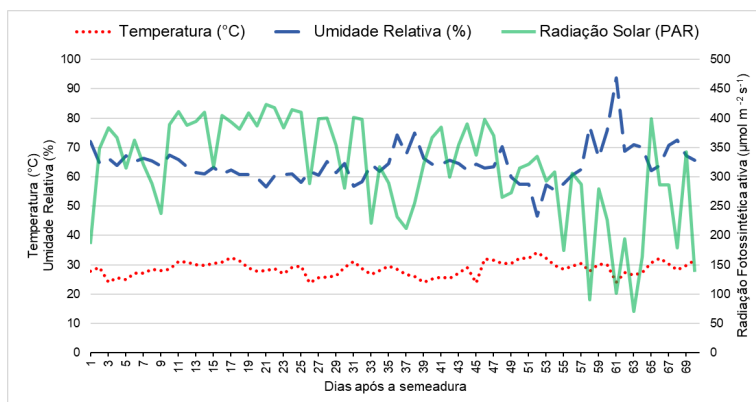


Figura 1. Gráfico de temperatura, umidade relativa do ar e radiação solar. Condições experimentais entre 1 e 69 dias após a semeadura de três genótipos de milho-pipoca contrastantes para tolerância à seca (L61 e L76), e seu híbrido (UENF WS01) submetidos à duas condições de inoculação da bactéria *B. cereus* (controle e inoculado). No gráfico médias de temperaturas (°C), umidade relativa (%) e radiação fotossintética ativa (PAR, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) são mostradas ao longo dos dias após semeadura.

Durante as avaliações, a radiação fotossinteticamente ativa foi fixada em $1.500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, a umidade relativa esteve entre 55% e 60% e a temperatura foi de 25°C , a concentração de CO_2 foi de $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$

CARACTERÍSTICAS AVALIADAS

Avaliações de crescimento e massa seca dos órgãos vegetais

Com o auxílio de uma régua foi medida a altura da planta (AP – cm) da superfície do substrato no tubo até a base da última folha completamente expandida. O diâmetro do colmo (DP – cm), foi medido com auxílio de um paquímetro digital. Após obtidos a largura (LW – cm) e o comprimento da folha (LL – cm), foi obtida a área foliar (AF – cm^2) de acordo com o proposto por Ferreira, Melo e Junior (2021).

Ao final do experimento, para calcular a massa seca da folha (MSF – g) e a massa seca do colmo (MSC – g) foi feito o desbaste da folha e do colmo, para o estudo da biomassa de cada parte. As folhas e os colmos frescos foram pesados, envelopados e colocados em estufa de circulação forçada de ar a 70°C , até atingirem o peso constante. Em seguida, à pesagem foi feita em balança semianalítica de precisão (modelo BK600 Gehaka, São Paulo, Brasil).

Características radiculares

O material radicular foi separado desde a superfície, na inserção do colmo, até a base dos tubos. Após a remoção dos substratos de seus respectivos tubos, as raízes foram lavadas com água, levemente secas e armazenadas em geladeira (4°C) para posterior processamento.

As secções radiculares foram armazenadas em envelopes de papel e levadas à estufa de circulação (modelo MA037, Marconi, Piracicaba, São Paulo, Brasil) a 70°C até atingirem o peso constante. A massa seca radicular (MSR – g) foi quantificada somando todas as cinco secções da raíz.

Avaliações de pigmentos foliares e densidade estomática

Os pigmentos foliares foram medidos no terço médio da última folha desenvolvida por completo, uma vez por semana durante todo o experimento. Em se tratando dos pigmentos foliares, o teor relativo de clorofila (Chl – $\mu\text{g cm}^{-2}$), antocianinas (Anth – $\mu\text{g cm}^{-2}$), e de flavonoides (Flv – $\mu\text{g cm}^{-2}$) bem como o índice do balanço de nitrogênio (NBI – $\mu\text{g cm}^{-2}$) foram obtidos por meio do medidor portátil Dualex® (modelo FORCE-A, Orsay, France).

Em se tratando da contagem dos estômatos, cerca de 1 cm^2 da face epidérmica adaxial e abaxial do terço-médio da última folha desenvolvida, especificamente entre a nervura central e a extremidade, foi coberta com esmalte de unha transparente e, após secagem por 10 min, a camada de esmalte seca foi removida com fita adesiva e transferida para uma lâmina de vidro. A contagem do número de estômatos (e) foi realizada em câmera microscópica digital (Moticam A5, 5MP Live Resolution, Motic, Barcelona, Catalunha, Espanha), com lente objetiva de 40 x. Cada réplica foliar (adaxial e abaxial) foi contada em três campos do microscópio. A metodologia foi de acordo com RADAGLOU e JARVIS (1990). As densidades dos estômatos abaxial e adaxial (DSAB e DSAD, estômatos em mm^{-2}) foram calculadas pela equação: $DS = e/0,63$, de modo que, e é o número de estômatos, 0,63 mm^{-2} é a área de superfície do microscópio, e o raio é 0,22 mm.

Trocas gasosas foliares, *quenching* não-fotoquímico e rendimento quântico do PSII

Aos 69 dias após a emergência, antes da colheita do experimento foram realizadas as medidas das trocas gasosas foliares, da transpiração cumulativa bem como a densidade estomática das plantas. A taxa fotossintética líquida (A – $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), taxa de transpiração (E – $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), a condutância estomática (g_s – $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e a concentração interna de CO_2 (C_i – $\mu\text{mol mol}^{-1}$) foram obtidas utilizando

um analisador de gás infravermelho de sistema aberto (IRGA, Infrared Gas Analyser, LI-6400, LI-COR, Lincoln, NE, USA), equipado com uma fonte de luz (6400-40 LCF, LI-COR) entre as 10h00min e 14h00min, no terço médio da última folha completamente desenvolvida. O *quenching* não-fotoquímico (NPQt (-) foi medido com auxílio do MultispeQ v1.0 (Fotosynq Inc., East Lansing, Michigan, EUA) não adaptado e o rendimento quântico do PSII (Fv/Fm (-) foi medido com o auxílio do FluorPen FP 110 (FluorPen, Drasóv, República Theca) adaptado à noite 4 horas após o pôr do sol.

CÁLCULO DA HETEROSE

A heterose de todas as características foi realizada com a seguinte formula: $H \% = (F1 - MP / MP) * 100$, sendo, $H\%$ = heterose; $F1$ = media do híbrido $F1$; MP : Média dos pais ($P1 + P2 / 2$).

A heterobeltiose de todas as características foi calculada pela formula: $Htb \% = (F1 - PM / PM) * 100$ sendo, $Hbt\%$ = Heterobeltiose; $F1$ = Média de produção do híbrido $F1$; PM = Média de produção do melhor parental.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Impacto de *B. cereus* sobre a morfologia vegetal

Na condição controle a Heterobeltiose foi mais expressa em todas as características exceto para altura da planta e massa seca da raiz que apresentou maior expressão da heterose, já na condição inoculada a heterose foi mais expressa em todas as características exceto para área foliar (Tabela 1).

Características	Het%	Het%	Hetb%	Hetb%
	WSC			
		WSI	WSC	WSI
Características morfológicas				
AP (cm)	68,7	77,4	63,4	63,3
DC (cm)	17,9	22,8	19,0	19,9
MSF (g)	85,5	115	115	91,4
MSC (g)	86,5	50,1	118	20,0
AF (cm2)	110	77,7	145	80,1
MSR (g)	16,5	52,7	-18,5	-20,1
Características fisiológicas				

Chl (ug cm⁻²)	40,8	45,6	35,6	40,8
Flav (ug cm⁻²)	-28,9	-7,62	-33,3	-11,4
Anth (ug cm⁻²)	-60,1	-17,1	-55,6	-21,1
NBI (ug cm⁻²)	96,3	57,1	101	57,8
NPQt (-)	103	25,9	63,3	5,32
Fv/Fm (-)	3,63	12,5	4,72	13,9
A (emol m⁻²s⁻¹)	14,1	20,4	4,32	12,4
gs (mol m⁻²s⁻¹)	44,3	80,5	19,5	59,3
Ci (μmmol mol⁻¹)	73,6	88,7	53,4	68,8
E (mmol m⁻²s⁻¹)	19,2	31,5	5,34	18,4
DSAB (mm⁻²)	-28,5	-23,6	-28,8	-26,4
DSAD (mm⁻²)	-12,0	-14,0	-13,3	-23,7

Het%: heterose, Hetb%: heterobeltiose, WSC: estresse hídrico controle, WSI: estresse hídrico inoculado, AP: altura da planta (cm), DP: diâmetro do colmo (cm), MSF: massa seca da folha (g), MSC: massa seca do colmo (g), AF: área foliar (cm²), NPQt: *quenching*-não fotoquímico (-), MSR: massa seca da raiz (g), Chl: clorofila (ug cm⁻²), Flav: flavonoides (ug cm⁻²), Anth: antocianinas (ug cm⁻²), NBI: balanço de nitrogênio (ug cm⁻²), Fv/Fm: rendimento quântico do fotossistema II (-), A: taxa fotossintética líquida (mol m⁻² s⁻¹), gs: condutância estomática (mol m⁻² s⁻¹), Ci: concentração interna de CO₂ (μmmol mol⁻¹), E: taxa de transpiração (mmol m⁻²s⁻¹), DSAB: densidade estomática abaxial (mm⁻²), DSAD: densidade adaxial (mm⁻²).

Tabela 1. Estimativas de heterose e heterobeltiose dos genótipos de milho-pipoca. Linhagens L61, L76 e seu híbrido UENF WS01 em estresse hídrico na condição controle, sem *Bacillus cereus* e na condição inoculada, com *Bacillus cereus* medida aos 69 dias após o plantio.

Na condição controle, a heterobeltiose predominou em praticamente todas as características morfológicas, indicando que os híbridos superaram os progenitores superiores em área foliar, diâmetro do colmo, massa seca da folha e massa seca do colmo. Essa superioridade pode ser atribuída à expressão de genes complementares ou à redução de efeitos deletérios presentes nos genitores. A exceção foi a altura da planta e a massa seca da raiz, onde a heterose teve maior expressão, sugerindo que essa característica é menos influenciada por combinações gênicas superiores e mais sensível à complementaridade genética entre os genótipos. Esses resultados corroboram com LAMÉGO *et al.* (2024) e KAMPHORST *et al.* (2022), que relataram que o híbrido apresenta heterose para características relacionadas a biomassa, especificamente profundidade e densidade do peso radicular sob estresse hídrico.

Na condição inoculada, a heterose foi mais expressa em todas as características exceto área foliar, sugerindo que a inoculação pode modular o balanço hormonal ou melhorar a eficiência na absorção de água e nutrientes, aspectos que favorecem a expressão da heterose em características relacionadas ao crescimento radicular e vegetativo.

Impactos da inoculação sobre o conteúdo de pigmentos foliares e densidade estomática

No ambiente controle todas as características tiveram maior expressão da heterose exceto antocianinas e balanço de nitrogênio que tiveram maior expressão da heterobeltiose. Assim como no ambiente controle, no inoculado todas as características também tiveram maior expressão da heterose, exceto balanço de nitrogênio que apresentou maior expressão da heterobeltiose (Tabela 1).

Dentre todas as características fisiológicas citadas no estudo, podemos perceber que o híbrido foi superior as linhagens independentes do ambiente. Houve maior expressão da heterose em clorofila no ambiente controle e sugere que essas características bioquímicas estão mais associadas à complementação genética entre os genótipos (VIANA *et al.*, 2022). Em contraste, características como antocianinas e balanço de nitrogênio apresentaram maior expressão de heterobeltiose, indicando que essas variáveis dependem mais da superioridade genética individual dos genitores. No ambiente inoculado, a heterose permaneceu mais expressa em todas as características exceto balanço de nitrogênio, evidenciando o papel do ambiente na regulação dessas características. Esse resultado sugere que a inoculação bacteriana contribuiu para aumentar a eficiência do aparato fotossintético das plantas, possivelmente por meio da modulação de processos fisiológicos ligados à fotossíntese. Corroborando esses achados, OLIVEIRA *et al.* (2024) observaram aumento significativo nos níveis de clorofila em híbrido inoculado sob condições de estresse hídrico.

Modificações causadas por *B. cereus* sobre as trocas gasosas foliares, *quenching* não-fotoquímico e no rendimento quântico do PSII

Na condição controle e inoculada houve maior expressão da heterose em todas as características, exceto para Fv/Fm que apresentou maior expressão da heterobeltiose (Tabela 1).

Sobre os parâmetros de heterose e heterobeltiose, apenas a relação Fv/Fm, que reflete a eficiência máxima do fotossistema II, apresentou maior expressão da heterobeltiose tanto na condição controle quanto na inoculada. Esse resultado destaca que a superioridade dos híbridos sobre os genitores em termos de eficiência fotossintética é consistente e não dependente do ambiente. Esses resultados estão em consonância com KULMUNI *et al.* (2024) que demonstraram a capacidade dos híbridos de se adaptarem a diferentes condições ambientais. A estabilidade desse indicador em diferentes condições pode indicar uma adaptação fotossintética intrínseca nos híbridos, promovendo maior resiliência ao estresse ambiental.

CONCLUSÃO

Conclui-se que a utilização de híbridos em consonância com a bactéria *Bacillus cereus* é uma estratégia relevante para adaptação dos genótipos de milho-pipoca ao estresse hídrico, devido a superioridade do híbrido e resultados promissores com a utilização da bactéria *Bacillus cereus*. Além disso, a combinação de heterose e heterobeltiose em diferentes características reforça o potencial dos híbridos para atender às demandas de produção em ambientes contrastantes, com ou sem a presença de microrganismos benéficos. Esses achados podem contribuir para o desenvolvimento de estratégias agrícolas mais sustentáveis e resilientes ao estresse hídrico.

REFERÊNCIAS

- AMARAL, M. B.; RIBEIRO, T. G.; ALVES, G. C.; COELHO, M. R. R.; MATTA, F. de P.; BALDANI, J. I.; BALDANI, V. L. D. The occurrence of rhizobacteria from Paspalum genotypes and their effects on plant growth. **Scientia Agricola**, 79. Piracicaba, Braz.v.79, n.2, 2022.
- ARAUS, J. L.; SÁNCHEZ, C.; CABRERA-BOSQUET, L. Is heterosis in maize mediated through better water use? **New Phytologist**, v. 187, n. 2, p. 392–406, jul. 2010.
- CAMPOS, M.J.A.; SANTOS, M.S.; NACARATH, F.F.R.I. Water stress in plants: a review. **Research, Society and Development**, v.10, n.15, 2021.
- CHAIRI, F.; ELAZAB, A.; SANCHEZ-BRAGADO, R.; ARAUS, L.J.; SERRET, D.M. Heterosis for water status in maize seedlings. **Agricultural water management**, v.164, p. 100 - 109, 2016.
- CHALLINOR, A.J.; KOEHLER, K.A.; VILLEGAS, R.J.; WHITFIELD, S.; DAS, B. Current warming will reduce yields unless maize breeding and seed systems adapt immediately. **Nature Climate Change**, v.6, n.10, p.954-958, 2016.
- DIAS, K.O.D.G.; GEZAN, S.A.; GUIMARÃES, C.T.; PARENTONI, S.N.; GUIMARÃES, P.E. O.; CARNEIRO, N.P.; PORTUGAL, A.F.; BASTOS, E.A.; CARDOSO, M.J.; ANONI, C.O.; MAGALHÃES, J.V.; SOUZA, J.C.; GUIMARÃES, L.J.M.; PASTINA, M.M. Estimating Genotype x Environment Interaction for and Genetic Correlations among Drought Tolerance Traits in Maize via Factor Analytic Multiplicative Mixed Models. **Crop Science**, v.58, n.1, p.72, 2018.
- DOBEREINER, J.; BALDANI, V.L.D.; BALDANI, J.I. **Como isolar e identificar bactérias diazotróficas de plantas não-leguminosas**. Brasília, DF: EMBRAPA-SPI; Itaguaí: EMBRAPA-CNPAB, p.60, 1995.
- HOAGLAND, D.R.; ARNON, D.L. **The water culture method for growing plants without soils**, 1950.

KAMPHORST, H. S., JÚNIOR, A. T. A., VERGARA-DIAZ, O., GRACIA-ROMERO, A., FERNANDEZ-GALLEGO, A. J., CHANG-ESPINO, C. M., BUCHAILOT, L. M., REZZOUK, Z. F., LIMA, J. V., SERRET, D. M., ORTEGA, A. L. J. Heterosis and reciprocal effects for physiological traits of popcorn plants under different water conditions. **Agricultural Water Management**, v.261, 107259, 2022.

KAMPHORST, S. H., LIMA, V. J., LEITE, J. T., CARVALHO, C. M., XAVIER, K. B., CAMPOSTRINI, E. Popcorn breeding for water-stress tolerance or for agronomic water-use efficiency? **Genetics and Molecular Research**, v.17, n.4, p. 1–18, 2018.

KULMUNI, J., WILEY, B., OTTO, P. S. On the fast track: hybrids adapt more rapidly than parental populations in a novel environment. **Evolution Letters**, v.8, n. 1, p. 128-136, 2024.

KUMAR, K. GAMBHIR, G., DASS, A., TRIPHATI, K. A., SINGH, A., JHA, K. A., YADAVA, P., CHOUDHARY, M., RAKSHIT, S. Genetically modified crops: current status and future prospects. **Plants**, v.251, n.91, p. 20, 2020.

LAMEGO, L. D., JUNIOR, A. T. A., KAMPHORST, H. S., LIMA, J. V., SILVA, P. S., FIGUEIREDO, S. J., OLIVEIRA, A. U., VIANA, N. F., SANTOS, O. T., GONÇALVES, R. G., SOUZA, R. A. G., CAMPOSTRINI, E., VIANA, P. A., FREITAS, M. S. M., RAMOS, C. C. H., FILHO, S. A. G., REZENDE, E. C. Gene Effect of Morphophysiological Traits in Popcorn (*Zea mays* L. var. *everta*) Grown Under Contrasting Water Regimes. **Agriculture**, v.14, n.12, p. 2157, 2024

LEITE, J.T.; JUNIOR, A.T.A.; KAMPHORST, S.H.; LIMA, V.J de.; SANTOS, JÚNIOR, D.R.; SCHMITT, K.F.M.; SOUZA, Y.P.; SANTOS, T. O.; BISPO, R.B.; MAFRA, G.S.; CAMPOSTRINI, E.; RODRIGUES, W.P, Water Use Efficiency in Popcorn (*Zea mays* L. var. *everta*): Which Physiological Characteristics Would Be Useful for Breeding? **Plants**, 10,7, 1450, 2021.

LIMA, V. J, JÚNIOR, A. T. A., KAMPHORST, H. S., SANTOS, A., SCHMIDT, M. F. K., AZEREDO, C. V., LEITE, T. J., JUNIOR, S. R. D., SANTOS, O. T., BISPO, B. R., CARVALHO, M. C., SOUZA, P. Y., OLIVEIRA, T. F., CHAVES, M. M., OLIVEIRA, A. U., MAFRA, S. G., SANTOS, D. A. H. P. UENF WS01: popcorn hybrid with water use efficiency for the State of Rio de Janeiro. **Crop breeding and applied biotechnology**, v.21, n.04, e375821411, 2021.

LIMA, V.J.D.; AMARAL JÚNIOR, A.T.D.; KAMPHORST, S.H.; BISPO, R.B.; LEITE, J. T.; SANTOS, T.D.O.; GONÇALVES, G.M.B. Combined Dominance and Additive Gene Effects in Trait Inheritance of Drought Stressed and Full Irrigated Popcorn. **Agronomy**, v. 9, n. 12, p. 782, 2019.

LUNDUKA, R. W.; MATEVA, K. I.; MAGOROKOSHO, C.; MANJERU, P. Impact of adoption of drought-tolerant maize varieties on total maize production in south Eastern Zimbabwe. **Climate and development**, v. 11, n. 1, p. 35-46, 2019.

MALHI, G.S.; KAUR, M.; KAUSKI, P. Impact of climate change on agriculture and its mitigation strategies: A review. **Sustainability**, v.13, n.3, p.1318, 2021.

OLIVEIRA, A. U., JUNIOR, A. T. A., LEITE, T. J., KAMPHORST, H. S., LIMA, J. V., BISPO, B. R., RIBEIRO, M. R., VIANA, N. F., LAMEGO, L. D., CARVALHO, M. C., SIMÃO, R. B., SANTOS, O. T., GONÇALVES, R. G., CAMPOSTRINI, E. Unveiling Drought-Resilient Latin American Popcorn Lines through Agronomic and Physiological Evaluation. **Life**, v.14, n.6, p. 743, 2024.

OMM. Organización Meteorológica Mundial. Estado del clima en América

Latina y el Caribe 2021. Ginebra, 2022. 44p. (OMM-Nº1295). Disponível em: <<https://library.wmo.int/idurl/4/28347>>;

RADAGLOU, K.M., JARVIS, P.G. Efeitos do enriquecimento de CO₂ em quatro clones de álamo. I. Crescimento e anatomia foliar. **Annals of Botany**, v.65, p.617–626, 1990.

ROCKENBACH, M. F.; CORREA, G.C.C.; HERINGER, S.A.; FREITAS, J.L.I.; SANTA-CATARINA, C.; JÚNIOR, A.T.A.; SILVEIRA, V. Differentially abundant proteins associated with heterosis in the primary roots of popcorn. **PLOS ONE**, v. 13, n. 5, p. e0197114, maio 2018.

SILVA, S.; SOUSA, P.C.A.; ARAÚJO, R.E.; SOARES, S.A.M.; TEODORO, I. **Parâmetros produtivos do milho sob déficit hídrico em diferentes fases fenológicas no semiárido brasileiro**. Irriga, Bocatú, Edição Especial – Nordeste, v.1, n.1, p.30-41, maio, 2021.

TOLLENAAR, M.; LEE, E. A. Physiological dissection of grain yield in maize by examining genetic improvement and heterosis IN MAIZE BY EXAMINING GENETIC IMPROVEMENT AND HETEROSIS. *Maydica*, v. 51, n. Jan., p. 399–408, 2006.

VIANA, N. F., CHAVES, M. M., KAMPHORST, H. S., JUNIOR, A. T. A., LIMA, J. V., LEITE, T. J., SCHMIDT, M. F. K., OLIVEIRA, A. U., LAMEGO, L. D., PEREIRA, L. J., PENA, F. G., VIEIRA, D. H., OLIVEIRA, G. J., DAHER, F. R., CAMPOSTRINI, E., BRESSAN-SMITH. Heritability of Morphophysiological Traits in Popcorn for Drought Tolerance and Their Use as Breeding Indicators of Superior Genotypes. **Agronomy**, v.12, n.7, p. 1517, 2022.

WALNE, H. C., THENVEETIL, N., RAMAMOORTHY, P., BHEEMANAHALLI R., Reddy, N. K., REDDY, R. K. Unveiling drought-tolerant corn hybrids for early-season drought resilience using morpho-physiological traits. **Agriculture**, v.14, n.3, p. 425, 2024.

ZHANG, Y. D.; XINGMING, V.; YAO, W.; PIEPHO, P.H.; KANG, S.M. Diallel analysis of four maize traits and a modified Heterosis hypothesis. **Crop Science**, v. 56, n. 3, p. 1115–1126, 2016.