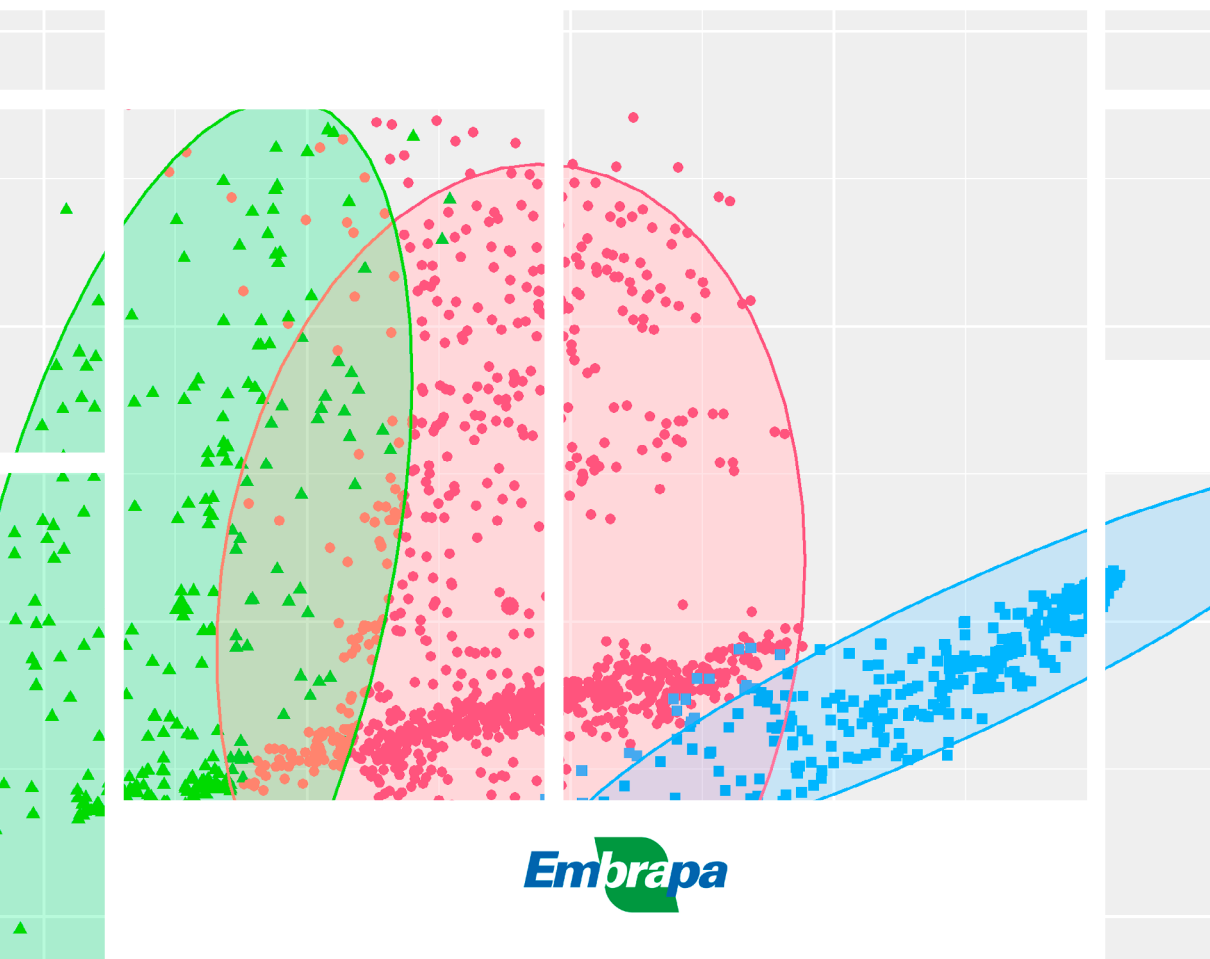


# Uso de Informações Ambientais na Modelagem e Interpretação da Interação Genótipo x Ambiente

Revisão Bibliográfica



***Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária  
Embrapa Arroz e Feijão  
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento***

**BOLETIM DE PESQUISA  
E DESENVOLVIMENTO  
56**

**Uso de Informações Ambientais  
na Modelagem e Interpretação da  
Interação Genótipo x Ambiente**

**Revisão Bibliográfica**

*Germano Martins Ferreira Costa Neto  
João Batista Duarte  
Adriano Pereira de Castro  
Alexandre Bryan Heinemann*

***Embrapa Arroz e Feijão  
Santo Antônio de Goiás, GO  
2020***

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

**Embrapa Arroz e Feijão**  
Rod. GO 462, Km 12, Zona Rural  
Caixa Postal 179  
75375-000 Santo Antônio de Goiás, GO  
Fone: (62) 3533-2105  
Fax: (62) 3533-2100  
www.embrapa.br  
www.embrapa.br/fale-conosco/sac

Comitê de Publicações da  
Embrapa Arroz e Feijão

Presidente  
*Roselene de Queiroz Chaves*

Secretário-Executivo  
*Luiz Roberto Rocha da Silva*

Membros  
*Ana Lúcia Delalibera de Faria, Luís Fernando Stone, Newton Cavalcanti de Noronha Júnior, Tereza Cristina de Oliveira Borba*

Supervisão editorial  
*Luiz Roberto Rocha da Silva*

Revisão de texto  
*Luiz Roberto Rocha da Silva*

Normalização bibliográfica  
*Ana Lúcia Delalibera de Faria*

Projeto gráfico da coleção  
*Fabiano Severino*

Editoração eletrônica  
*Luiz Roberto Rocha da Silva*

**1ª edição**  
On-line (2020)

**Todos os direitos reservados.**

A reprodução não autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei nº 9.610).

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)**

Embrapa Arroz e Feijão

---

Uso de informações ambientais na modelagem e interpretação da interação genótipo x ambiente : revisão bibliográfica / Germano Martins Ferreira Costa Neto ... [et al.]. - Santo Antônio de Goiás : Embrapa Arroz e Feijão, 2020.  
46 p. - (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento / Embrapa Arroz e Feijão, ISSN 1678-9601 ; 56)

1. Sistema de informação geográfica. 2. Regressão analítica. 3. Fatores ambientais. I. Costa Neto, Germano Martins Ferreira. II. Duarte, João Batista. III. Castro, Adriano Pereira de. IV. Heinemann, Alexandre Bryan. V. Embrapa Arroz e Feijão. VI. Série.

CDD 526.64

Ana Lúcia D. de Faria (CRB 1/324)

© Embrapa, 2020

## Sumário

---

Resumo .....	5
Abstract .....	7
Introdução .....	8
Interação genótipo x ambiente.....	10
Importância nos programas de melhoramento genético .....	10
Oportunidades e desafios para o melhoramento do arroz de terras altas ...	13
Fatores determinantes da adaptação fenotípica.....	16
Descrição ecofisiológica do conceito de ambiente .....	16
Conceito de norma de reação e a relação com o valor adaptativo .....	17
Ambiente em genética e melhoramento de plantas .....	19
Avaliação genotípica e diagnóstico da interação GE.....	21
Modelagem estatística em ensaios multiambientais para teste de cultivares	21
Modelos empíricos baseados na média fenotípica.....	22
Modelos analíticos baseados em informações ambientais .....	27
Entendimento dos fatores genéticos e ambientais da adaptação fenotípica	31
Integração de sistemas de informação geográfica em modelos analíticos	33
Conclusões.....	35
Referências .....	36



# Uso de Informações Ambientais na Modelagem e Interpretação da Interação Genótipo x Ambiente

## Revisão Bibliográfica

Germano Martins Ferreira Costa Neto<sup>1</sup>

João Batista Duarte<sup>2</sup>

Adriano Pereira de Castro<sup>3</sup>

Alexandre Bryan Heinemann<sup>4</sup>

**Resumo** - A identificação dos fatores causais da interação genótipo x ambiente (GE) e a quantificação destes sobre a variação residual, não explicada pelos efeitos principais, são elementos-chave para o entendimento da adaptação fenotípica. Nos programas de melhoramento há a necessidade da tomada de decisões, como selecionar as linhagens nos ensaios multiambientais (MET). Métodos analíticos vinculados a protocolos de ambientipagem (caracterização ambiental) possibilitam inferências úteis à tomada de decisão, como a identificação de fatores ambientais e genotípicos determinantes da interação GE, a adaptabilidade e a estabilidade contempladas em função de fatores climáticos, edáficos e bióticos, a localização geográfica e o manejo cultural, a perspectiva de avaliação genotípica integrada a sistemas de informação geográfica (SIG), otimizando o processo de recomendação por meio de interface simplificada e dinâmica, baseada em mapas e identificação indireta de cultivares passíveis de utilização como genitores em programas de melhoramento para estresses bióticos e abióticos. O uso de regressões analíticas na avaliação genotípica, dentre elas a regressão fatorial e a regressão por quadrados mínimos parciais, tem contribuído para o avanço na seleção de genótipos. Também o uso de informações ambientais pode ser útil para o

---

<sup>1</sup> Engenheiro-agrônomo, mestre em Genética e Melhoramento de Plantas, doutorando da Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP.

<sup>2</sup> Engenheiro-agrônomo, doutor em Genética e Melhoramento de Plantas, professor da Universidade Federal de Goiás, Goiânia, GO.

<sup>3</sup> Engenheiro-agrônomo, doutor em Genética e Melhoramento de Plantas, pesquisador da Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, GO.

<sup>4</sup> Engenheiro-agrônomo, doutor em Irrigação e Drenagem, pesquisador da Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, GO.

aumento da acurácia preditiva em plataformas de seleção genômica voltadas para MET. Este estudo aborda o uso de informações ambientais para o entendimento dos fatores causais da interação GE e de um método que otimize a avaliação de genótipos e facilite a recomendação de cultivares.

**Termos para indexação:** Interação genótipo x ambiente, regressões analíticas, sistema de informação geográfica.

# Environmental Information in Modeling and Interpretation of Genotype x Environment Interaction

## Bibliographic Review

**Abstract** - The identification of causal factors in genotype x environment (GE) interaction and the quantification of these on the residual variation, not explained by the main effects, are key elements for understanding the phenotypic adaptation. In breeding programs there is a need for decision making, such as selecting strains in multi-environmental tests (MET). Analytical methods linked to environmental characterization allow useful inferences to decision making, such as the identification of environmental and genotypic factors for determining the GE interaction, the adaptability and stability contemplated due to climatic, edaphic and biotic factors, the location geography and crop management, the perspective of genotypic assessment integrated with geographic information systems (GIS), optimizing the recommendation process through a simplified and dynamic interface, based on maps and indirect identification of cultivars that can be used as parents in breeding programs for biotic and abiotic stresses. The use of analytical regressions in genotypic evaluation, including factor regression and regression by partial least squares, has contributed to the advancement in the selection of genotypes. Also, the use of environmental information can be useful for increasing the predictive accuracy in genomic selection platforms focused on MET. This study addresses the use of environmental information to understand the causal factors of GE interaction and a method that optimizes the evaluation of genotypes and facilitates the recommendation of cultivars.

**Index terms:** Genotype x environment interaction, analytical regressions, geographic information system.



## Introdução

---

Ensaio multiambientais (MET) são úteis para a avaliação de genótipos ou de práticas culturais, visando orientar esforços para a difusão de tecnologia agropecuária (Vargas et al., 1999; Ortiz et al., 2007). Quando dois ou mais fatores estão envolvidos nessas avaliações, as respostas diferenciais de cada genótipo frente às variações ambientais podem ser compreendidas como um efeito não aditivo, denominado interação genótipo x ambiente (GE) (Lynch; Walsh, 1998). Esse efeito gera implicações logísticas sobre a avaliação de genótipos, podendo inflacionar estimativas de valor fenotípico, limitar ganhos de seleção e dificultar a recomendação de cultivares (Annicchiarico, 2002). Contudo, também denota a oportunidade de selecionar genótipos adaptados e produtivos para condições ambientais específicas. Diante dessas incertezas, estatísticas são utilizadas para diagnosticar a interação GE, visando identificar padrões agronômicos úteis para capitalizar esforços e orientar a tomada de decisões (Malosetti et al., 2013).

A identificação dos fatores causais da interação GE e a quantificação sobre a variação residual não explicada pelos efeitos principais, são elementos-chave para o entendimento da adaptação fenotípica (Charmet et al., 1993; Costa Neto et al., 2020). A interpretação desse fenômeno pode ser realizada sob as perspectivas empírica, a partir do valor fenotípico observado *in situ*, e/ou analítica, fundamentada em informações adicionais, tais como variáveis ambientais ou efeitos de caracteres secundários (Richards, 1982). Historicamente, a perspectiva empírica tem sido priorizada pelos pesquisadores devido a limitações como o processamento computacional, dificuldades de obtenção de informações ambientais e paradigmas relacionados à compreensão do que seja ambiente (Xu, 2016). Contudo, essas dificuldades não mais justificam o desuso de métodos analíticos. Ademais, há outro paradigma na busca de um método único, simples e que use poucas informações para a tomada de decisões.

Métodos analíticos possibilitam ampla gama de inferências úteis à tomada de decisões em programas de melhoramento, tais como: 1) identificação de fatores ambientais e genotípicos determinantes da interação GE (Vargas et al., 1999, 2006; Nunes et al., 2011; Oliveira, 2013; Carvalho, 2015; Heinemann et al., 2019; Porker et al., 2020); 2) aumento da acurácia na pre-

dição dos valores genéticos ou genômicos sob múltiplos ambientes (Heslot et al., 2014; Jarquín et al., 2014; Ly et al., 2018; Messina et al., 2018; Morais Júnior et al., 2018; MilleT et al., 2019); 3) adaptabilidade e estabilidade contempladas em função de fatores climáticos, edáficos, bióticos, localização geográfica e manejo cultural (Epinat-Le Signor et al., 2001; Joshi et al., 2010; Ramburan et al., 2011, 2012; Verhulst et al., 2011; Li et al., 2013); 4) perspectiva de avaliação genotípica integrada a sistemas de informação geográfica (SIG), otimizando o processo de recomendação por meio de interface simplificada e dinâmica, baseada em mapas (Martins, 2004; Annicchiarico et al., 2006; Cardoso Júnior, 2013; Costa Neto, 2017; Costa Neto et al., 2020); 5) identificação indireta de cultivares passíveis de utilização como genitores em programas de melhoramento para estresses bióticos e abióticos (Voltas et al., 1999; Malosetti et al., 2004; Reynolds et al., 2004; Ortiz et al., 2007), entre outras aplicações, como o estudo da interação entre Loci de Características Quantitativas (QTLs) (do inglês, Quantitative Trait Loci) e ambientes (Van Eeuwijk et al., 2007; Crossa, 2012).

O início do uso de regressões analíticas (RA) para avaliação genotípica pode ser atribuído aos trabalhos de Freeman e Perkins (1971), Hardwick e Wood (1972), Perkins (1972) e Freeman e Crisp (1979). Esses autores fundamentam suas propostas em discussões anteriores (Finlay; Wilkinson, 1963; Eberhart; Russell, 1966; Perkins; Jinks, 1968) visando elaborar índices ambientais independentes da média fenotípica e biologicamente informativos. Contudo, avanços consideráveis no desenvolvimento desses métodos foram dados por Aastveit e Martens (1986) e Denis (1988), com a consolidação da regressão fatorial e da regressão por quadrados mínimos parciais, respectivamente. Deste então, é notória a contribuição da abordagem RA em diversas culturas agrícolas, a exemplo: milho (Magari et al., 1997; Crossa et al., 1999; Epinat-Le Signor et al., 2001; Romay et al., 2010); soja (Martins, 2004; Oliveira et al., 2006; Cardoso Júnior, 2013); trigo (Voltas et al., 1999; Malosetti et al., 2004; Joshi et al., 2010; Verhulst et al., 2011; Bashir et al., 2014; Heslot et al., 2014); azevém (Balfourier et al., 1997); cana-de-açúcar (Ramburan et al., 2011, 2012; Oliveira, 2013); e espécies olerícolas (Baril, 1992; Baril et al., 1995; Ortiz et al., 2007; Nunes et al., 2011). Tais abordagens ainda são pouco utilizadas no Brasil, sobretudo em cultivos cuja região alvo é tão extensa e heterogênea quanto a do arroz de terras altas (*Oryza sativa* L.). Há enorme potencial para o uso de RA em arroz de terras altas, pois, em média,

a relação entre efeitos genéticos (G), ambientais (E) e de interação GE, é aproximadamente 1:4:2 (Figura 1). Colombari Filho et al. (2013) observaram relação próxima a 1:10:6, em trinta anos de ensaios multilocais na região Centro-Norte do Brasil. Entre os componentes da interação GE, apenas a interação tripla entre genótipo x local x ano (GLA) é quase 4,5 vezes superior aos efeitos genéticos (G), o que acentua as incertezas na recomendação de cultivares, quando apenas médias fenotípicas são utilizadas. Na expectativa de selecionar indivíduos com alto rendimento e adaptação, isto é, capazes de capitalizar efeitos genéticos (G) sob diversas situações de interação GE  $[(G + GE) > G]$ , são necessários métodos capazes de lidar com a alta instabilidade ambiental, discriminando possíveis respostas genético adaptativas. Nesse sentido, duas frentes de trabalho devem ser abertas: 1) uso de RA para entendimento dos fatores causais da interação GE; e 2) busca por um método que otimize a avaliação de genótipos e facilite a recomendação de cultivares.

## Interação genótipo x ambiente

---

### Importância nos programas de melhoramento genético

A interação GE é um fenômeno universal entre os seres vivos. É decorrente da interação multifatorial e não aditiva entre genótipos (conjunto de genes) e o meio no qual se encontra (conjunto de fatores ambientais) (Lynch; Walsh, 1998). Assim, pode ser interpretada biometricamente como a diferença entre os valores fenotípicos (conjunto de respostas observadas), ambientais e genotípicos. Por esse motivo, constitui um fenômeno estatístico e biológico de grande importância no processo de melhoramento genético de plantas, pois desde a seleção de linhagens até a estimação do valor de cultivo e uso (VCU), para fins de recomendação de cultivares, a interação GE dificulta a interpretação do fenótipo observado e subseqüentes inferências sobre o valor genético (Duarte; Vencovsky, 1999).

O primeiro relato dos problemas da interação GE é atribuído a Fisher e Mackenzie (1923) ao identificarem a interação entre níveis de adubação (ambientes) e clones de batata (*Solanum tuberosum* L.), como uma fonte de variação não aditiva. Até aquele momento, os biometricistas acreditavam que os efeitos ambientais e genotípicos atuavam de modo independente e linear

na expressão do fenótipo, conforme proposto pelo geneticista e botânico experimental Wilhelm L. Johannsen (★1857-†1927), em 1909. Desse modo, o valor fenotípico (P) era explicado pela adição dos efeitos genético (G) e ambiental (E), ou seja,  $P = G + E$ . Esse é considerado o primeiro princípio da genética biométrica (Mather; Jinks, 1971). Entretanto, essa função linear geralmente explica até 80% da variação de P, dos quais, em média, 70% estão associados a E e 10% a G. Logo, pelo menos 20% dessa variação são devidos ao efeito da interação (GE) (Gauch, 2006).

Desde então, diferentes abordagens estatísticas da interação GE foram propostas. A terminologia interação GE foi utilizada pela primeira vez por Lancelot Hogben (★1895-†1975), em 1932 (Rauw; Gomez-Raya, 2015). Seis anos depois, Yates e Cochran (1938) avaliaram o desdobramento da soma de quadrados dos efeitos do ambiente e da interação GE, introduzindo o emprego da análise de covariância entre interação e ambiente. Williams (1952) introduziu o uso da análise de componentes principais (ACP), proposta por Karl Pearson (★1857-†1936) no início do século XX, em experimentos fatoriais. Cochran e Cox (1957) fundamentaram as bases da análise conjunta de variância, em ensaios multiambientais (MET), como estratégia para quantificar a magnitude da não aditividade sobre a expressão fenotípica, por muito tempo interpretada como a magnitude da interação GE.

Os estudos em MET permitem identificar os padrões de interação dentro da população do ambiente-alvo do programa de melhoramento genético (target population of environments - TPE) (Comstock, 1977). Para isso, o arranjo mínimo dos fatores de tratamento (genótipo x ambiente) é de  $2 \times 2$ , entretanto, sua atuação é melhor modelada usando o arranjo de  $2 \times 5$  e, pelo menos, seis repetições por ensaio (Allard; Bradshaw, 1964; Talbot, 1997; Resende; Duarte, 2007). Devido aos altos custos relacionados ao processo de avaliação em MET, os programas de melhoramento utilizam, em média, quatro repetições por ensaio, os quais são conduzidos em multilocalis. Essa estratégia visa captar o máximo da variabilidade espacial de TPE usando o mínimo de repetições necessárias para a estimativa do erro experimental. Desse modo, após a avaliação das linhagens elite e das cultivares, o processo de recomendação de genótipos para TPE pode ser garantido com elevada margem de segurança, o que é fundamental para a aceitação das cultivares pelos produtores agrícolas.

A avaliação genotípica em ensaios multiambientais revelou outra dificuldade logística relacionada a diferentes tipos de interação GE. Robertson (1960) identificou dois tipos de interação GE, denominados interação simples (non-crossover ou quantitativa) e interação complexa (crossover ou qualitativa). A interação simples consiste na variação quantitativa das respostas fenotípicas entre os genótipos dentro de ambientes. Portanto, a interpretação das respostas fenotípicas em qualquer ambiente acarretará a mesma classificação dos genótipos. Já a interação complexa refere-se à variação qualitativa entre as respostas fenotípicas dos diferentes genótipos através dos ambientes. Nesse sentido, é um problema para o melhoramento de plantas, embora seja também uma oportunidade de evidenciar a plasticidade fenotípica de certos materiais, bem como seus ambientes de adaptação (Baker, 1990).

Há três modos de lidar com a interação GE em um programa de melhoramento genético: 1) ignorar os efeitos, considerando as médias fenotípicas como o valor genético do material ( $P \rightarrow G$ ); 2) evitar os efeitos ( $GE \rightarrow 0$ ), utilizando medidas de estratificação de mega-ambientes, zoneamento agroecológico, caracterização dos padrões ambientais e seleção direcionada para ambientes específicos (Horner; Frey, 1957; Lacaze; Roumet, 2004; Löffler et al., 2005; Heinemann et al., 2008, 2015; Chenu, 2014; Zheng et al., 2015); e 3) explorar os efeitos ( $G + GE > G$ ) diferenciando, por exemplo, os genótipos de adaptação ampla e os de adaptação específica, via estudos de adaptabilidade e estabilidade (p.ex: Finlay; Wilkinson, 1963; Eberhart; Russell, 1966; Wricke; Weber, 1986; Yan, 2001). Ademais, é possível explorar os efeitos  $G + GE$  com base em fatores ambientais ou caracteres secundários (p.ex: Vargas et al., 1999; Ortiz et al., 2007; Verhulst et al., 2011; Ly et al., 2018; Millet et al., 2019; Costa Neto et al., 2020; Porker et al., 2020). A estratégia 1 não é muito vantajosa, pois atrasa o progresso genético em decorrência da interferência errática do componente de variação GE sobre a média fenotípica em caracteres quantitativos, implicando em redução da correlação genotípica entre os ambientes. Assim, ganhos genéticos seriam ambiente específico (Tardieu; Hammer, 2012). Além disso, ignorar a interação GE dificulta a seleção e a recomendação de cultivares com desempenho estável (Duarte; Vencovsky, 1999). Genótipos cujo desempenho é satisfatório em determinado ambiente poderão exibir comportamento inferior em outras condições ambientais, isto é, a interação poderá inflacionar as estimativas do valor genético. Cabe então ao melhorista conduzir experimentos em MET, visando quantificar a

magnitude da interação e identificar padrões predominantes na região alvo do trabalho.

As estratégias 2 e 3 têm sido as mais utilizadas pelos melhoristas genéticos, por inúmeros motivos, entre os quais: busca de cultivares com elevada produtividade potencial e ampla adaptação a variados ambientes; redução de tempo e recursos no processo de melhoramento genético; e vantagem mercadológica, pela instalação e condução de ensaios em propriedades situadas na região alvo (TPE), para fins de demonstração da superioridade agrônômica da nova cultivar. Entretanto, é economicamente vantajosa para o melhorista, para o produtor de sementes e para o produtor rural.

## **Oportunidades e desafios para o melhoramento do arroz de terras altas**

Entre os sistemas de produção do arroz no Brasil destacam-se, em quantidade de área cultivada, os sistemas irrigado e de terras altas. O primeiro refere-se ao cultivo em ambiente irrigado por inundação controlada. Esse sistema é responsável pela maior parcela da produção da cultura em decorrência, principalmente, da ótima suplementação hídrica. Entretanto, o sistema de terras altas, que representa 11,8% do arroz produzido no Brasil (Heinemann et al., 2019), apesar da menor produtividade média, é viável, com custos menores do que o sistema irrigado (mais detalhes em: <http://www.cnpaf.embrapa.br/socioeconomia/index.htm>). Outrossim, o arroz é considerado uma cultura com alta capacidade de adaptação, possibilitando o cultivo em ambientes marginais ou limitantes (Pinheiro et al., 2006), ou ainda, integrado a sistemas de rotação de culturas de verão, sob condições de plantio convencional ou direto (Nascente et al., 2011).

No Brasil, o principal programa de melhoramento de arroz de terras altas é conduzido pela Embrapa, com a principal população de TPE concentrada na região Centro-Norte, com ênfase nos estados do Tocantins, de Mato Grosso, de Rondônia, do Maranhão, do Pará e do Piauí. O ganho genético médio para a produção de grãos, na redução do tempo de florescimento e na altura de plantas, num período de 26 anos (1984-2011), correspondeu, respectivamente, a 19,1 kg ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup> (cerca de 500 kg ha<sup>-1</sup> no total); 0,25 dias/ano<sup>-1</sup> (6,35 dias); e 0,52 cm/ano<sup>-1</sup> (13 cm) (Bresghehlo et al., 2011). O

atual germoplasma elite é constituído por materiais com alta qualidade de grãos, bom desempenho agrônômico em termos de adaptação e estabilidade do rendimento, assim como para caracteres relacionados à resiliência (robustez a condições desfavoráveis) como o stay green (Colombari Filho et al., 2013).

Apesar desse desenvolvimento, ainda há dificuldade para se recomendar genótipos para uma extensa e heterogênea TPE, agregando os diversos padrões climáticos e biomas (p. ex. Cerrado, Amazônia), latitudes (5°N-20°S) e altitudes (0 m-1300 m). Em extensas regiões sob condições tropicais já foram observadas dificuldades em lidar com as interações genótipos x locais (GL) e GLA, para fins de seleção de materiais com adaptação ampla (Atroch et al., 2000; Balestre et al., 2010; Bueno et al., 2012; Colombari Filho et al., 2013; Sangodele et al., 2013; Moraes Júnior et al., 2018; Costa Neto et al., 2020), e também para condições marginais ou propensas à seca (Heinemann et al., 2011, 2015, 2019). O impacto desse efeito na seleção e na recomendação de cultivares tem sido relacionado como uma das causas da redução na área plantada de arroz de terras altas, nos últimos 15 anos (Ferreira, 2010).

Para lidar com o desafio de selecionar genótipos adaptados e produtivos, sob condições ambientais tão heterogêneas, o uso de avaliações genotípicas em vários ambientes é uma prática adotada no Programa de Melhoramento da Embrapa. Inicialmente, há o processo de seleção das melhores famílias (em geração F2:4) oriundas de cruzamento biparental entre materiais do germoplasma elite; a saber, do programa de seleção recorrente, usando também materiais elites de outras instituições ou linhagens elites selecionadas como genitores. Esse material constitui os tratamentos experimentais da primeira avaliação em multiambientes (quatro a seis locais), denominada ensaio de rendimento de famílias (ERF). Dentro das melhores famílias, selecionam-se as melhores plantas, as quais dão origem a linhagens, avaliadas no ensaio de observação de linhagens (EOL), em Santo Antônio de Goiás, GO. As linhagens com melhor desempenho são colhidas para compor o ensaio preliminar de rendimento (EP), conduzido também em quatro a seis ambientes. Os melhores genótipos em EP são selecionados para compor os ensaios regionais de rendimento (ERs) em multiambientes (pelo menos seis locais ou épocas de plantio, nos estados

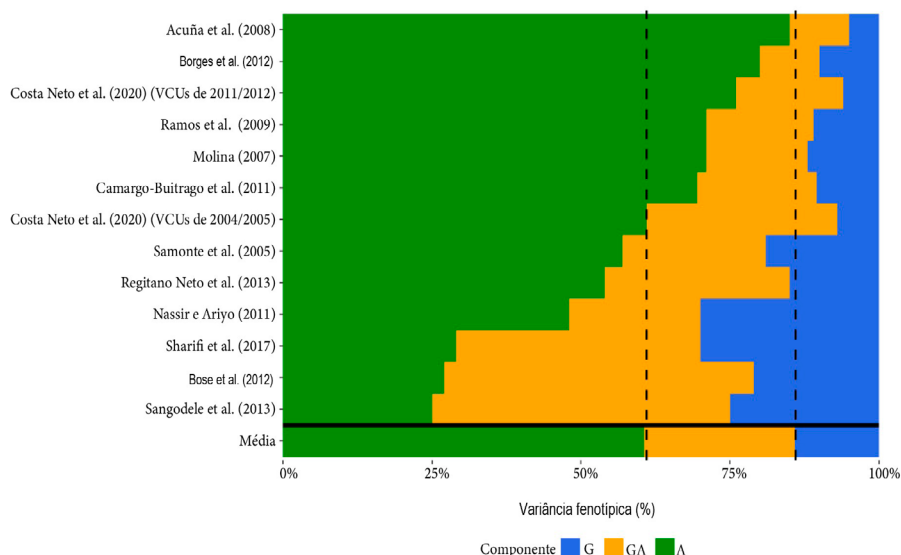
de Goiás e Mato Grosso). Por fim, os materiais que conseguem manter comportamento desejável em todos esses ensaios, são direcionados para o primeiro ano de ensaios finais destinados à avaliação do valor de cultivo e uso (VCU), em cerca de 20 ambientes.

Os ensaios de VCU são conduzidos em, pelo menos, dois locais de cada estado da região Centro-Norte do Brasil (Goiás, Mato Grosso, Tocantins, Rondônia, Pará, Piauí, Maranhão e Amazonas), principal TPE do arroz de terras altas. Esses ensaios são compostos, em média, por quatro cultivares testemunhas e 20 linhagens elites, das quais 50% são oriundas de ER e 50% estão no segundo ano de VCU. Assim, totalizam 24 tratamentos genéticos, os quais, geralmente, apresentam elevado desempenho para a maioria dos caracteres de interesse agrônomo.

O ensaio de VCU representa uma oportunidade de identificar materiais adaptados e produtivos com elevado potencial agrônomo. Em geral, os materiais que compõem esses ensaios têm três destinos: 1) descarte, por instabilidade ou alguma característica indesejável (p. ex. acamamento); 2) seleção como linhagem elite, com potencial para se tornar uma nova cultivar; e 3) seleção como genitor, para compor o germoplasma elite utilizado nos programas de desenvolvimento de cultivares.

No contexto de ensaios finais dos programas de melhoramento de plantas autógamas, como o arroz de terras altas, e como os tratamentos genéticos desses ensaios são linhagens elites em estágio avançado (elevada homozigose), os efeitos de dominância determinantes da adaptação genotípica possuem baixa contribuição sobre a variância fenotípica (Annicchiarico, 2002; Chenu, 2014). Ao contrário, os efeitos ambientais são os principais determinantes da expressão fenotípica e da adaptação dos genótipos. Para a cultura do arroz de terras altas, em média, foi observado que a relação de contribuição dos efeitos G:E:GE é próxima a 1:4:2 (Figura 1). Embora consista em valores médios, isso é indício da necessidade de compreender melhor as causas ambientais determinantes da expressão fenotípica na cultura, haja vista que a variação fenotípica não é explicada apenas por efeitos genéticos. Nesse sentido, estratégias focadas na compreensão das causas ambientais, junto à avaliação genotípica, podem oferecer novas oportunidades de seleção de genótipos mais adaptados e produtivos.





**Figura 1.** Contribuição percentual dos efeitos genotípicos (%G), ambientais (%E) e da interação GE (%GE) sobre a soma de quadrados total (SQT) obtida de ensaios multiambientais em arroz de terras altas na Índia (Acuña et al., 2008; Sangodele et al., 2013), Nigéria (Nassir; Ariyo, 2011), Irã (Sharifi et al., 2017), Estados Unidos (Samonte et al., 2005), Panamá (Camargo-Buitrago et al., 2011), Colômbia (Molina, 2007; Ramos et al., 2009) e Brasil (Borges et al., 2012; Bose et al., 2012; Regitano Neto et al., 2013; Costa Neto et al., 2020).

## Fatores determinantes da adaptação fenotípica

### Descrição ecofisiológica do conceito de ambiente

Os processos de crescimento, desenvolvimento e reprodução vegetal são direcionados pelo ambiente (Billings, 1952). Nesse contexto, é possível definir o termo ambiente como o conjunto de todos os fatores intracelulares e extracelulares que condicionam a expressão gênica. Essa atuação é desuniforme e inconsistente, e varia conforme o estágio de desenvolvimento do organismo (Shelford, 1931; Taylor, 1934; Allee; Park, 1939).

As relações ambiente x fenótipo são mais bem compreendidas quando o ambiente é detalhado em fatores ambientais. Tisdale et al. (1993) descrevem o ambiente sob a ótica do sistema solo-planta-atmosfera, considerando a

capacidade fisiológica, particular de cada genótipo, em responder a atuação dos fatores do meio. Para esses autores, três grupos principais de fatores podem ser elucidados: climáticos (p. ex. precipitação, temperatura, umidade relativa do ar e ventos); edáficos (p. ex. material de origem, estrutura, textura, profundidade, temperatura e potencial hidrogeniônico); e biológicos (p. ex. constituição gênica dos materiais, eficiência no uso de recursos ambientais e a competição da cultura com pragas, patógenos e plantas invasoras).

Para o melhoramento genético de plantas, os fatores ambientais podem ser classificados conforme sua previsibilidade de ocorrência no meio. Os fatores ambientais previsíveis (fixos ou repetíveis) são os determinísticos, tais como o tipo de solo e a posição geográfica. Por outro lado, os imprevisíveis (aleatórios ou não-repetíveis) constituem as variações sazonais, em intensidade e frequência, dos fatores de propriedade estocástica (Allard; Bradshaw, 1964; Mirzawan et al., 1994). Tais definições são fundamentais para desenvolver um diagnóstico mais acurado sobre a adaptação fenotípica de genótipos avaliados em uma ampla gama de ambientes, indicando possíveis causas ambientais relacionadas à sua instabilidade (Heinemann et al., 2019).

A definição do conceito fixo/aleatório depende da forma como a variável é amostrada dentro do ambiente. Como exemplo, a variável temperatura do ar é um fator climático, cujo efeito é aleatório quando amostrada *in situ*, em escala diária dentro da safra; mas é de efeito fixo quando contemplada em termos de normais climatológicas (série climática de, pelo menos, 30 anos). Outro exemplo, no processo de recomendação genotípica, variações entre locais podem ser assumidas como fixas quando contempladas em termos de normais climatológicas regionais. Já as variações aleatórias entre locais podem ser úteis para amostrar a população de TPE do programa de melhoramento. Ambos os conceitos são úteis para desenvolver a ambientipagem (do inglês, *envirotyping*) (Xu, 2016) de determinado fator ambiental, ou o ambiótipo (do inglês, *envirotypes*) dentro da TPE (Cooper et al., 2014).

## **Conceito de norma de reação e a relação com o valor adaptativo**

A influência do ambiente sobre o fenótipo foi amplamente reconhecida a partir do trabalho de Jean-Baptiste Lamarck (★1744-†1829), no campo da Zoologia. Segundo ele, as variações ambientais forçariam os organismos

a expressarem características de adaptação e sobrevivência. Anos depois, Charles Darwin (★1809-†1882) demonstrou que tais modificações fenotípicas são consequências do processo de evolução e adaptação no plano populacional. Portanto, compreende-se que a relevância dos fatores ambientais sobre o desempenho individual reside em como, quando e quanto esses fatores limitam a expressão do potencial genotípico. Para populações, os fenótipos superiores decorrentes desse processo são considerados adaptados e deixam descendentes.

No âmbito individual, a relevância de um único fator para restringir a expressão fenotípica pode ser contemplada pela Lei do Mínimo, de Justus Von Liebig (★1803-†1873), em que, sob multiplicidade de fatores, aquele mais próximo do limite da tolerância será o limitante (Taylor, 1934). Shelford (1931) relaciona esse conceito à capacidade adaptativa das espécies vegetais. Desse ponto de vista, a adaptação fenotípica é o limite genético de tolerância ambiental.

Dentro dos limites da tolerância, o genótipo possui determinada flexibilidade fenotípica (Nicolglou, 2015). Essa flexibilidade permite a sobrevivência do indivíduo quando os fatores do ambiente forem limitantes. A relação entre fatores ambientais e limites genéticos das espécies vegetais integram os preceitos da Lei da Tolerância. Em determinado nível de variação ambiental os indivíduos são capazes de ajustar ou aclimatizar suas respostas fenotípicas. Tal comportamento foi denominado por Nils Hermann Nilsson-Ehle (★1873-†1949), em 1914, como plasticidade (Rauw; Gomez-Raya, 2015). Os determinantes genéticos desse fenômeno são associados a efeitos de pleiotropia, dada a sensibilidade diferencial entre as interações de alelos e fatores ambientais limitantes (Dewitt; Scheiner, 2004). Assim, essas respostas diferenciais entre propriedades hereditárias, sob certas condições ambientais, condicionam a expressão de ampla gama de fenótipos, constituindo o fenômeno biológico denominado por Richard Woltereck (★1877-†1944), em 1909, como norma de reação (do alemão, *reaktionsnorm*), cuja variação é descrita pelo componente de interação GE, resultando na plasticidade fenotípica (Bradshaw, 1965).

A plasticidade fenotípica é determinada pela expressão de estruturas morfológicas (p. ex. mudanças permanentes nos órgãos vegetativos) e fisiológicas (p. ex. alterações metabólicas reversíveis) (Bradshaw, 1965; Sánchez

Alvarado; Yamanaka, 2014). Assim, surgem também interações epistáticas (p. ex. alocação de biomassa entre órgãos de armazenamento e componentes de rendimento). Relativamente à adaptação fenotípica, contempla o fenômeno denominado plasticidade de desenvolvimento (Forsman, 2015; Nicoglou, 2015) ou canalização (Waddington, 1942).

Clausen e Hiesey (1958) avaliaram a importância das propriedades genético adaptativas na diferenciação fenotípica cultivando clones de uma planta da espécie *Achillea*, em três ambientes distintos, na Califórnia (EUA). Entre outros fatores ambientais ocorrentes nos ambientes, o maior diferencial foi a altitude. O primeiro ambiente estava localizado ao nível do mar, o segundo a 1.400 m, e o terceiro a 3.000 m. Em cada local, diferentes fenótipos foram expressos, demonstrando que o mesmo genótipo reage de formas diferentes, conforme a mudança ambiental.

## **Ambiente em genética e melhoramento de plantas**

Dentro da logística dos programas de melhoramento, a avaliação das respostas fenotípicas tem maior complexidade. Os ensaios multiambientais contemplam ampla gama de altitudes, temperaturas médias do ar, distribuições de radiação solar, efeitos bióticos locais específicos (p. ex. raças locais de determinado patógeno) e condições edáficas, entre outros. Essa complexidade é refletida e assimilada estatisticamente pelos componentes do G e da interação GE, ou seja, como cada genótipo responde ao gradiente ambiental. Os efeitos deste gradiente são captados pelo componente de variância associado ao E. Com relação aos experimentos, corresponde às variações microambientais associadas ao resíduo ou erro experimental.

Sob o ponto de vista biológico, a contribuição do ambiente na variação fenotípica (P) é expressa pela relação:  $P = G + E + GE + T$ , em que E + T compreende o ambiótipo, isto é, a atuação ambiental holocênica (E) e particular sobre cada genótipo, em determinado intervalo de tempo (T) (Xu, 2016). Portanto, fenótipos amostrados em ensaios de melhoramento constituem amostras da população de possíveis fenótipos resultantes das variações espaço-temporais do ambiente, que atuam sobre determinado genótipo. Nesse sentido, o resultado entre o sinergismo e o efeito compensatório das relações ambiótipo/fenótipo reflete a norma de reação genotípica por diferentes condições ambientais. Observa-se que o fenótipo será resultante de respostas

dinâmicas, como a plasticidade ou a adaptabilidade, e estáticas, como a canalização ou a estabilidade (Dobzhansky; Levene, 1955; Mariotti et al., 1976). Em modelos biométricos esses componentes são captados pelos efeitos  $G + GE$ , ou seja, os determinantes genéticos da adaptação fenotípica, em que  $G$  corresponde ao efeito genético livre de atuação ambiental e  $GE$  às respostas genéticas diferenciais para cada ambiente.

A decomposição observacional da variância fenotípica em ensaios multiambientais é aplicada para avaliar as propriedades genético adaptativas e selecionar genótipos adaptados e produtivos. Contudo, em geral, o ambiente passou a ser tratado apenas como local ( $L$ ), época de plantio ( $S$ ) e ano ( $A$ ), e suas combinações ( $L \times S$ ,  $L \times A$ ,  $L \times S \times A$ ) ou efeitos fixos dentro de estratos ou regiões (Smith et al., 2014), ou seja, como um resíduo experimental ( $P - G = E$ ) que não convém ao pesquisador.

De modo análogo, a interação  $GE$  é o resíduo não-aditivo da análise conjunta da variância ( $P - G - E = GE$ ). Assim, temos um processo unidirecional que denota a ordem de importância da atuação do melhorista em:  $G > GE > E$ , ou seja, na procura por genótipos com elevada média e alta estabilidade (Costa Neto et al., 2020). Contudo, autores defendem que essa atuação deveria considerar diretamente outra ordem:  $E > GE > G$  (Chenu, 2014), primeiramente entendendo a população de ambientes-alvos do programa de melhoramento (p. ex. conjunto específico de locais, compreendendo o nível tecnológico de cultivo, práticas de manejo cultural, condições edafoclimáticas e atuação de agentes bióticos) para, então direcionar esforços na seleção dos genótipos capazes de capitalizar os efeitos da interação  $GE$ .

A compreensão dos padrões ambientais é determinante para entender a previsibilidade dos padrões estático e não-estático da interação  $GE$ . Estático é quando condicionado por fatores ambientais previsíveis (p. ex. tipo de solo), e não-estático quando condicionado por fatores ambientais imprevisíveis (p. ex. distribuição pluviométrica). Desse modo, é possível estratificar a população de ambientes-alvos em grupos de ambientes parcialmente homogêneos ou dissecar a interação  $GE$  em respostas genotípicas aplicáveis ao entendimento da adaptação fenotípica (Denis, 1988; Porker et al., 2020).

## Avaliação genotípica e diagnóstico da interação GE

### Modelagem estatística em ensaios multiambientais para teste de cultivares

Ensaio multiambientais são úteis para a avaliação de genótipos ou práticas culturais, visando obter informações para orientar esforços para a difusão de tecnologia agropecuária. Em melhoramento de plantas, esses ensaios são, geralmente, analisados em duas etapas. A primeira consiste em análises individuais, para averiguar a possibilidade de seleção de tipos divergentes superiores, ou seja, se há variância genética entre os tratamentos avaliados. Na análise também é possível verificar a qualidade experimental. Os ensaios que reunirem tais requisitos integrarão a segunda etapa, correspondente à avaliação conjunta da variância (*joint analysis*). A equação geral da análise normalmente é descrita como se segue (Equação 1).

$$Y_{ij} = \mu + g_i + e_j + ge_{ij} + \varepsilon_{ij} \quad (1)$$

em que  $Y_{ij}$  é a média fenotípica do  $i$ -ésimo genótipo ( $i = 1, 2, \dots, p$ ) no  $j$ -ésimo ambiente ( $j = 1, 2, \dots, q$ );  $\mu$  é a média geral dos ensaios;  $g_i$  é o efeito genotípico  $i$ ;  $e_j$  é o efeito ambiental  $j$ ;  $ge_{ij}$  é a interação do genótipo  $i$  com o ambiente  $j$ ; e  $\varepsilon_{ij}$  é o erro experimental médio associado à resposta do  $i$ -ésimo genótipo no  $j$ -ésimo ambiente, assumido independente, homocedástico e normalmente distribuído - i.d.d.  $\cap N(0, \sigma^2)$ . É possível conceber  $Y$  como uma matriz ou tabela de dupla entrada (Equação 2), contendo estimativas de médias fenotípicas ( $\hat{Y}_{ij}$ ) para o genótipo  $i$  ( $i = 1, 2, \dots, p$ ) no ambiente  $j$  ( $j = 1, 2, \dots, q$ ).

$$Y_{pq} = \begin{bmatrix} \hat{Y}_{11} & \dots & \hat{Y}_{1q} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \hat{Y}_{p1} & \dots & \hat{Y}_{pq} \end{bmatrix} = (\mathbf{1}_{pq} \otimes \mu) + (\mathbf{1}_p \otimes E'_q) + (\mathbf{1}'_q \otimes G_p) + GE_{pq} \quad (2)$$

em que  $M = (\mathbf{1}_{pq} \otimes \mu)$  é a média geral dos ensaios;  $E = (\mathbf{1}_p \otimes E'_q)$  é a matriz de efeitos ambientais;  $G = (\mathbf{1}'_q \otimes G_p)$  é a matriz de efeitos genotípicos; e  $GE = GE_{pq}$  é a matriz de efeitos de interação GE (todas as matrizes de dimensão  $p \times q$ ).

O modelo é baseado na equação geral da genética quantitativa  $P = G + E + GE$ , a qual, no contexto da análise de ensaios multiambientais, pode ser reescrita matricialmente como  $Y = M + E + G + GE$ . Assim, pode-se afirmar que avaliações genotípicas em ensaios multiambientais possibilitam: 1) analisar o desempenho dos materiais por meio da média estimada para o caráter avaliado; 2) avaliar padrões de interação GE e como implicam no diagnóstico de recomendação de cultivares; e 3) modelar efeitos ambientais, discriminando ambientes ótimos dos inferiores.

As médias em cada linha da matriz Y representam uma amostra da população de valores fenotípicos expressos por cada genótipo, ou seja, sua norma de reação. A partir dessa matriz é possível interpretar padrões estatísticos e biológicos úteis à recomendação de cultivares. Esses padrões consistem na análise da natureza da interação GE (simples/complexa) e nas estatísticas de adaptabilidade e estabilidade para seleção de genótipos. Os padrões de interação podem ser quantificados por correlações genéticas entre ambientes (Robertson, 1960; Cockerham, 1963) ou analisados graficamente (Yan, 2001; Yan; Tinker, 2006). No que se refere às estatísticas de adaptabilidade e estabilidade, são construídas sob diferentes conceitos genéticos e ferramentas estatísticas, as quais, de modo geral, são empregadas para compreender a magnitude dos efeitos presentes em GE, que estão sob controle de G, na expressão fenotípica de Y.

## **Modelos empíricos baseados na média fenotípica**

As primeiras abordagens para a avaliação da adaptabilidade e da estabilidade buscaram particionar a matriz GE em componentes univariados (p. ex. Plaisted; Peterson, 1959; Wricke, 1962; Wricke; Weber, 1986) ou modelar a plasticidade fenotípica usando índices ambientais (p. ex. Yates; Cochran, 1938; Finlay; Wilkinson, 1963; Denis, 1988). O preceito desses métodos é que Y decorra de respostas lineares genotípicas e os efeitos ambientais de causas controláveis e/ou não-controláveis. Assim, assume-se que é possível modelar uma relação de causalidade entre respostas genotípicas ( $M + G + GE$ ) e a variação ambiental (E). Desse modo, utiliza-se como gradiente ou índice de qualidade do ambiente o efeito ambiental (E) associado ao caráter avaliado. A relação de causalidade pode, então, ser reescrita colocando o efeito ambiental em evidência e transformando o componente de interação GE em responsividade ambiental (Equações 3.1 e 3.2).

$$Y_{ij} = \mu + g_i + e_j (1 + g_i) + \varepsilon_{ij} \quad (3.1)$$

$$Y_{ij} = \mu + g_i + b_i I_j + \bar{\delta}_{ij} \quad (3.2)$$

em que  $\mu + g_i = \bar{Y}_i$  é a média genotípica ou intercepto de um modelo de regressão linear simples;  $b_i I_j$  é o produto entre o coeficiente de adaptação do genótipo  $i$  e o índice ambiental para o ambiente  $j$ ; e  $\bar{\delta}_{ij}$  é o desvio em relação ao ajuste da reta de regressão acrescido do erro experimental  $\varepsilon_{ij}$  (Finlay; Wilkinson, 1963; Perkins; Jinks, 1968).

O desvio da reta de regressão pode ser descrito como a soma dos efeitos não-lineares vinculados à interação GE, isto é, todo componente linear é captado pela responsividade ambiental ( $b_i$ ), enquanto todo não-linear é atribuído a um desvio do comportamento linear ( $\bar{\delta}_{ij}$ ). O índice é obtido pela diferença entre a média ambiental e a geral dos ambientes,  $I_j = \bar{Y}_j - \bar{Y}_m$ , ou conforme a notação exposta na equação 2,  $E = Y - (M + G + GE)$ . Os autores citados interpretaram o coeficiente de regressão  $b_i$  como a capacidade genotípica em responder às mudanças no ambiente, isto é, um coeficiente de adaptação. A resposta esperada pelo genótipo ideal é representada pelo alto rendimento associado à norma de reação estreita, denotada matematicamente por ( $b_i = 0$ ). Contudo, genótipos de baixa e média normas de reação estreita seriam facilmente descartados nos ensaios de rendimento, pois os materiais apresentariam baixo desempenho. Portanto, um segundo ideótipo pode ser gerado, no qual genótipos com elevada média e perfeita linearidade entre o desempenho e a variação na média ambiental ( $b_i = 1$ ) seriam mais desejáveis por representar alta responsividade à variação ambiental. O raciocínio ecofisiológico que justifica o uso do índice é oriundo do trabalho de Finlay e Wilkinson (1963), que avaliou a expressão fenotípica de 277 variedades de cevada (*Hordeum vulgare* L.), cultivadas em quatro localidades do sul da Austrália, entre os anos de 1958 e 1960. Essa região, denominada Cinturão de Cereais, possui como característica ambiental a alta heterogeneidade edafoclimática. De modo intuitivo, evidenciava-se que esses efeitos ambientais, principalmente a distribuição das chuvas e a retenção de água no solo, acentuavam a contribuição da interação GE na expressão fenotípica da cevada. Como os padrões de atuação ambiental são captados pelos efeitos E, a proposta os eximiria de amostrar e incorporar fatores ambientais ao modelo. Assim, a partir de uma regressão linear simples, seria possível desdobrar E e GE em respostas lineares (interação GE simples) e desvios (interação GE complexa), intermediados pela resposta genotípica particular em adaptação ( $b_i$ ) (Equação 4).



$$Y = X\beta + \varepsilon, \quad \text{logo} \quad X = Y - (M + G + GE) \quad (4)$$

em que  $Y$  é o vetor de valores fenotípicos esperados e  $\beta$  é o de coeficientes de regressão linear ( $b_0$  e  $b_1$ );  $X$  é a matriz de variáveis preditoras (índice ambiental); e  $\varepsilon$  é o vetor de desvios da regressão.

A Equação 4 demonstra que a resposta fenotípica é modelada pela própria resposta. Nesse sentido, o coeficiente de regressão representa uma proporção da superioridade ou inferioridade fenotípica do genótipo em relação à média de todos os genótipos. Genótipos com média elevada nos melhores ambientes terão  $b_1 > 1$ , e aqueles com média inferior nessas condições assumirão  $b_1 < 1$ . Essa propriedade adaptativa, por ser baseada na estatística média, é fortemente influenciada por medidas extremas. Conceito similar ao coeficiente de adaptação ( $b_1$ ) foi adotado mais tarde em métodos como os de Lin e Binns (1989) e da média harmônica dos valores genotípicos (MHVG), por meio de modelos mistos (Resende; Thompson, 2004) ambos para designar adaptabilidade relativa.

Eberhart e Russell (1966) discutiram o mesmo problema para o estudo da adaptação de híbridos de milho na região do Corn-Belt (Cinturão do Milho), nos EUA. Em síntese, os autores, embora admitindo as mesmas limitações, adotaram um índice ambiental construído a partir de fatores ambientais independentes da média dos ambientes, e os problemas relatados anteriormente seriam resolvidos e os coeficientes de regressão representariam a capacidade de os genótipos responderem ao efeito dos fatores ambientais. No entanto, cientes das limitações tecnológicas de sua época, sobretudo quanto às ferramentas de informática e do conhecimento da atuação climática sobre os cultivos, eles admitiram as limitações e propuseram um índice provisório, similar ao de Finlay e Wilkinson (1963), o qual seria independente dos genótipos experimentais, obtido a partir de fatores ambientais como precipitação, temperatura e fertilidade do solo. A recomendação abriu nova perspectiva para a interpretação da adaptabilidade e da estabilidade em ensaios multiambiais. Então, Richards (1982) dividiu os procedimentos estatísticos das análises em dois grupos: 1) empírico, cuja interpretação genética é baseada apenas na variação fenotípica entre ensaios; e 2) analítico, o qual incorpora informações adicionais, tais como variáveis ambientais ou efeitos de caracteres secundários no processo de avaliação fenotípica. Apesar da recomendação de Eberhart e Russell (1966), apenas o índice provisório empírico,

baseado na própria média fenotípica (Equação 4), foi difundido, expandido e aplicado.

As limitações do uso de índices empíricos são: 1) autocorrelação entre o índice ambiental e a média fenotípica; 2) correlação positiva entre a média fenotípica e o coeficiente de regressão; 3) pressuposição de linearidade entre os ambientes; 4) alta sensibilidade da análise em relação ao número de genótipos e de ambientes estudados; 5) estabilidade fenotípica, interpretada como falta de ajuste do modelo linear à variação ambiental, embora assuma o comportamento genotípico sempre linear; 6) atribuição que  $I_j > 0$  denota ambientes favoráveis e  $I_j < 0$  desfavoráveis; 7) a proporção da matriz GE, captada pelo modelo linear, normalmente é pequena; 8) incongruência entre a seleção para rendimento e estabilidade; entre outras citadas na literatura (Crossa, 1988, 1990; Duarte; Zimmermann, 1995; Burgueño et al., 2008). Entretanto, é inquestionável a eficiência e a simplicidade dessa abordagem na avaliação de genótipos em ensaios multiambientais, o que justifica o uso na contemporaneidade. Desde então, vários métodos foram propostos para solucionar algumas das limitações, principalmente com procedimentos empíricos utilizando diferentes modelos de regressão, como: regressão segmentada para ambientes favoráveis e desfavoráveis (Verma et al., 1978); regressão bissegmentada (Silva; Barreto, 1985); regressão não-linear (Chaves et al., 1989; Toler; Burrows, 1998); regressão linear para locais dentro de anos (Lin; Binns, 1988); e regressão aleatória (Gogel et al., 1995; Nabugoomu et al., 1999).

O uso de modelos mistos baseados no procedimento da máxima verossimilhança restrita (REML), para obtenção de preditores lineares não-enviesados (BLUP) também foi um grande avanço para a modelagem da interação GE (Piepho, 1996; Denis et al., 1997; Piepho et al., 2008; Smith et al., 2014). Esses estimadores possibilitam melhor predição das médias genotípicas, lidam com heterogeneidade de variância e podem incorporar diferentes delineamentos experimentais em única análise. Contudo, o uso desses modelos não resolve o problema da interpretação dos padrões agromômicos em uma tabela de médias genotípicas em diferentes ambientes, logo para o completo diagnóstico de recomendação é necessário a etapa de sumarização dessas médias em uma única estimativa. A solução foi o uso da média harmônica aplicada à matriz de valores genotípicos (Resende et al., 2014).

Outra proposta promissora foi o aprofundamento teórico nos modelos aditivos e multiplicativos, também denominados de lineares e bilineares (Zobel et al., 1988; Kang; Gauch, 1996; Crossa; Cornelius, 2002; Gauch et al., 2008). A equação geral dos modelos lineares e bilineares (GLBM) (do inglês, general linear-bilinear model) é representada por:  $Y = A + M$ , em que A e M são as matrizes de efeitos aditivos e multiplicativos, respectivamente (Cornelius et al., 1996). A matriz M é obtida pelo desdobramento multiplicativo do componente residual entre médias observadas e os efeitos aditivos do modelo  $M = Y - A$ . Portanto, M pode ser qualquer componente do modelo linear (de efeitos fixos ou aleatórios) decomposto por qualquer procedimento multiplicativo. Esses procedimentos são capazes de identificar padrões agronômicos e estatísticos úteis para orientar a recomendação genotípica e a estratificação ambiental (Yan et al., 2007; Gauch et al., 2008).

Diferentes métodos podem ser enquadrados na equação geral. Se M é desdobrada usando a análise de componentes principais (ACP) ou a decomposição por valores singulares (DVS), os procedimentos resultam em autovalores ( $\lambda_k$ ) ou valores singulares para genótipo ( $\alpha_{ik}$ ) e ambiente ( $\gamma_{jk}$ ), ou seja,  $M = \{\sum \lambda_k \alpha_{ik} \gamma_{jk}\}$ . Entre os principais modelos baseados nesse processo estão AMMI (do inglês, additive main effects and multiplicative interactions) e SREG (do inglês, sites regression) (Crossa; Cornelius, 2002), cuja diferença entre os dois está no componente adotado como matriz multiplicativa M:

1) Modelo AMMI - a matriz de interação GE é assumida como multiplicativa, em que M é matricialmente obtida por:  $M = GE = Y - (M + E + G)$ , resultando no modelo linear:  $Y_{ij} = \mu + g_i + e_j + \sum \lambda_k \alpha_{ik} \gamma_{jk} + \varepsilon_{ij}$ . A principal vantagem desse método é o foco direto na matriz de interação GE, para identificar genótipos estáveis ou com adaptação específica, modelando, por exemplo, padrões de interação úteis no dimensionamento logístico da rede de avaliação experimental;

2) Modelo SREG - busca identificar o efeito capitalizado do genótipo e a interação GE, dissecando a denominada matriz G + GE:  $M = G + GE = Y - (M + E)$ , resultando no modelo linear:  $Y_{ij} = \mu + e_j + \sum \lambda_k \alpha_{ik} \gamma_{jk} + \varepsilon_{ij}$ , em que a soma  $\mu + e_j$  corresponde à j-ésima média ambiental. A principal vantagem é o foco na busca por genótipos que capitalizem os efeitos da interação GE em sua média genotípica, possibilitando direcionar esforços na seleção de tipos com elevado desempenho e diferentes normas de reação (p. ex. adaptação ampla ou específica).

Os métodos descritos não são concorrentes, mas sim complementares, pois revelam diferentes perspectivas da adaptação fenotípica. Seguindo o raciocínio dos métodos AMMI e SREG, alguns autores preferem adotar o uso da análise de fatores como procedimento multivariado de decomposição da matriz  $M$ . Esse procedimento resultou no desenvolvimento dos métodos FGA (Murakami et al., 2004) e FGGE (Garbuglio; Ferreira, 2015) quando a análise de fatores, substituindo ACP ou DVS, é aplicada nas matrizes  $GE$  e  $G + GE$ , respectivamente. Outra perspectiva é o uso da regressão analítica, descrita neste trabalho no próximo tópico.

Nessa abordagem, os efeitos multiplicativos que integram a matriz  $M$  possibilitam a representação gráfica em formato biplot (Gabriel, 1971), que facilita a identificação de grupos de genótipos ou ambientes cujo desempenho fenotípico seja similar. Outrossim, possibilita discriminar ambientes, genótipos e identificar padrões de interação  $GE$ . Vários softwares e rotinas computacionais foram difundidos para a elaboração de biplots, entre os quais o de maior notoriedade é o proposto por Yan (2001), denominado GGE biplot, que integra os modelos AMMI, SREG e outros de menor utilização (GREG - genotypes regression; COMM - completely multiplicative model). Detalhes adicionais estão disponíveis na literatura correlata (Duarte; Vencovsky, 1999; Crossa; Cornelius, 2002; Gauch, 2006).

## **Modelos analíticos baseados em informações ambientais**

A interpretação analítica é baseada em qualquer análise quantitativa, em ensaios multiambientais, que integre variáveis auxiliares como informação adicional à análise dos valores fenotípicos. Essa interpretação pode ser agrupada em duas classes: 1) métodos de ambientipagem, cujo foco é a caracterização dos fatores ambientais-chave dentro da população de ambientes-alvos de programas de melhoramento; e 2) métodos exploratórios preditivos, baseados em regressões fatorial e por quadrados mínimos parciais (PLS) (do inglês, projection on latent structures). A classe 1 inclui o uso de modelos de simulação ecofisiológica (Löffler et al., 2005; Zheng et al., 2015; Heinemann et al., 2019) ou regressão multivariada Tree (Gapare et al., 2015), usando covariáveis ambientais e, muitas vezes, integram o SIG, para a obtenção de variáveis ambientais ou para a inferência espacial de padrões repetíveis de interação  $GE$  (Hartkamp et al., 2000). A classe 2 integra métodos para análise e interpretação ecofisiológica da adaptação fenotípica, baseando-se em covariáveis genotípicas ou ambientais. A classe 2 é o foco deste item de revisão.

Cochran (1957) explorou no trabalho *Analysis of covariance: It's nature and uses* as diversas aplicações do uso de variáveis assistentes, concomitantes ou covariáveis. Segundo Fisher (1934), citado por Cochran (1957, p. 261, tradução nossa), “[...] é o método que combina as vantagens da análise de variância, no que tange à identificação de fontes de variação e à propriedade preditiva dos modelos de regressão”. Esse raciocínio é a base dos métodos de regressão fatorial analítica (RA), os quais buscam incorporar covariáveis para explicar a variação fenotípica em ensaios multiambientais (Denis, 1988). Tal como a abordagem empírica (Equações 3.1 e 3.2), esses modelos assumem que é possível obter a covariância entre ambientes e respostas genotípicas sobre a expressão fenotípica.

Nesse sentido, é possível conceituar a regressão analítica (fatorial ou PLS) como todo modelo de regressão utilizado para analisar a adaptação fenotípica usando covariáveis ambientais ou genotípicas. Historicamente, esse procedimento é voltado para decompor a matriz de interação GE. Conforme explicado anteriormente, esse componente de variação fenotípica é um resíduo da análise conjunta que integra a variação ocasionada por fenômenos genético adaptativos. Por meio de covariáveis ambientais, é possível identificar fatores ambientais determinantes da interação GE, possibilitando orientar estratégias como a estratificação ambiental, a recomendação de cultivares (Crossa et al., 1999; Vargas et al., 1999; Ramburan et al., 2012; Costa Neto et al., 2020), a seleção indireta para adaptação fenotípica (Ortiz et al., 2007; Joshi et al., 2010; Verhulst et al., 2011; Porker et al., 2020) e o aumento da acurácia preditiva na seleção genômica sob múltiplos ambientes (Jarquín et al., 2014; Ly et al., 2018; Morais Júnior et al., 2018; Millet et al., 2019).

Por outro lado, a origem da abordagem RA surgiu da busca de índices ambientais passíveis de interpretação biológica e independentes do valor fenotípico, como mostram os trabalhos de Freeman e Perkins (1971), Fripp (1972), Hardwick e Wood (1972), Perkins (1972) e Wood (1976). Em geral, os índices independentes são obtidos por valor centrado na média geral de determinada covariável de distribuição quantitativa (p. ex. precipitação, fertilidade do solo, temperatura do ar e valor fenotípico de cultivares-testemunhas), e a interpretação biológica é função do coeficiente de regressão associado ao efeito da covariável, denominado coeficiente de sensibilidade genotípica (Crossa et al., 1999; Costa Neto et al., 2020). Os primeiros trabalhos nessa linha são atribuídos a Freeman e Perkins (1971), Hardwick e Wood (1972) e Perkins

(1972). Os modelos podem ser descritos na notação do GLBM, usando, contudo, a regressão linear sobre os elementos da matriz GE como ferramenta de decomposição multiplicativa da matriz M:

$$M = GE = \{ge_{(ij)}\} = \{\rho_i z_j + ge'_{(ij)}\}$$

em que  $\rho_i$  é o coeficiente de sensibilidade genotípica ao efeito da covariável ambiental  $z_j$  no  $j$ -ésimo ambiente, dado por  $\frac{\sum_j ge_{(ij)} z_j}{\sum_j z_j^2}$ ;  $ge'_{(ij)}$ , são os elementos de interação da matriz residual R após a remoção do efeito da covariável, ou seja,  $R = \{ge'_{(ij)}\} = \{ge_{(ij)} - \rho_i z_j\}$ . Esse modelo pode ser denominado como covariável ambiental única (SEC) (do inglês, single environmental covariate), similar à regressão linear empírica (Finlay; Wilkinson, 1963).

Hardwick e Wood (1972) expandiram o modelo SEC para múltiplas covariáveis (MEC) (do inglês, multiple environmental covariates), em que o efeito da interação adquire a conformação:

$$M = GE = \{ge_{(ij)}\} = \{\sum_h^H \rho_{hi} z_{hj} + ge'_{(ij)}\}$$

em que  $z_{hj}$  é o valor da  $h$ -ésima covariável no  $j$ -ésimo ambiente e  $\rho_{hi}$  é o coeficiente de sensibilidade genotípica do  $i$ -ésimo genótipo para o efeito da  $h$ -ésima covariável ambiental. Além disso, esses autores atribuíram aos coeficientes uma interpretação biológica do efeito linear de cada covariável ambiental ( $z_{hj}$ ) sobre a adaptação fenotípica das cultivares, até então tratados apenas do ponto de vista estatístico.

Além dos modelos citados, também é possível a incorporação de covariáveis genotípicas únicas (SGC) e múltiplas (MGC) (Kesavan et al., 1976; Freeman; Crisp, 1979). Denis (1988) e posteriormente Van Eeuwijk et al. (1996) descreveram o modelo geral RA para diagnóstico da interação GE, podendo este ser constituído por MGC e MEC ou pela associação de ambos. Assim, a conformação geral do modelo RA considera a matriz M, dada por:

$$M = GE = \{ge_{(ij)}\} = \{\sum_h^H \rho_{hi} z_{hj} + \sum_{k=1}^K \tau_{ki} x_{ki} + \sum_{k=1}^K \sum_{h=1}^H \phi_{ikh} z_{hj} x_{ki} + ge'_{(ij)}\}$$

em que, além dos termos já definidos,  $\rho_{hi}$ ,  $\tau_{ki}$  e  $\phi_{ikh}$  são os coeficientes de sensibilidade genotípica do  $i$ -ésimo genótipo para o efeito da  $h$ -ésima covariável ambiental ( $z_{hj}$ ),  $k$ -ésima covariável genotípica ( $x_{ki}$ ) e interação entre covariáveis ambientais e genotípicas ( $z_{hj} x_{ki}$ ). Mais detalhes podem ser obtidos no trabalho de Van Eeuwijk et al. (1996).

Na literatura não há consenso sobre o procedimento RA mais adequado para a interpretação biológica da interação GE. Embora similares, as propostas representam diferentes estruturas e interpretações, e as abordagens são: 1) RA utilizando variáveis ambientais e/ou genotípicas centradas na média; 2) RA baseada em ACP para a interpretação multidimensional da matriz de covariáveis, antes da decomposição multiplicativa; 3) RA utilizando regressão stepwise para remover a heterogeneidade da matriz M e identificar as variáveis ambientais ou genotípicas mais significativas, sob determinado nível; e 4) RA a partir da matriz padrão já decomposta pelo procedimento AMMI.

A abordagem 2 surgiu da discussão sobre como a 1 era pouco parcimoniosa quando o número de covariáveis era elevado para análise via regressão fatorial. Perkins (1972) sugere a utilização de ACP da matriz de correlações dos efeitos ambientais (covariáveis), a qual é transformada em uma matriz de fatores ortogonais não correlacionados e, em seguida, realiza-se a regressão fatorial usando-se os componentes principais com maior variância acumulada. Contudo, essa abordagem é pouco prática, pois é realizada em duas etapas quando, ainda, não é possível utilizar as propriedades preditoras do modelo de regressão, uma vez que as covariáveis são sintéticas, isto é, combinações lineares de outras variáveis (Wood, 1976). As limitações são superadas pelo uso do modelo PLS (Aastveit; Martens, 1986). PLS é uma abordagem que combina as propriedades preditoras da regressão linear múltipla, associadas a procedimentos multivariados de redução dimensional. Por isso o acrônimo PLS também é denominado projeção em estruturas latentes (Abdi, 2010). Essas estruturas consistem em fatores ortogonais que, além de independentes, são capazes de captar padrões em uma matriz de covariáveis (C) e projetá-los para explicar a variância presente na matriz M. Empregando componentes multivariados, a abordagem possibilita a construção de análises biplots de associação entre genótipos x covariáveis, covariáveis x covariáveis e fatores ortogonais x grupos de covariáveis x genótipos (Costa Neto, 2017).

A abordagem 3 é a mais comumente utilizada, sobretudo como ferramenta de redução dimensional da matriz M, integrando apenas variáveis significativas, sendo as demais descartadas com o resíduo. As limitações são: a) não elimina efeitos de colinearidades, como o da temperatura do ar em função da radiação solar e da elevação, e do fotoperíodo em função da latitude; b) o critério para escolha da variável é a sua significância estatística; c) para um elevado número de variáveis, os efeitos descritos em a e b acabam descartando muitas variáveis com significância biológica.

Por fim, a abordagem 4 foi demonstrada promissora porque integra abordagens empíricas e analíticas (Vargas et al., 1999; Oliveira et al., 2006; Joshi et al., 2010; Ramburan et al., 2012; Oliveira, 2013), a qual foi denominada de analítica a posteriori (Ramburan, 2014).

## Entendimento dos fatores genéticos e ambientais da adaptação fenotípica

Devido às propriedades úteis na modelagem das causas da adaptação fenotípica, os métodos analíticos vêm sendo integrados a ferramentas moleculares em estudos de associação genômica (Li et al., 2018) e à detecção dos efeitos oriundos da interação QTL x ambiente (Reynolds et al., 2004; Vargas et al., 2006; Van Eeuwijk et al., 2007; Bustos-Korts et al., 2019; Lowry et al., 2019). O conceito recente de paisagem de adaptação pode ser uma extensão do uso de informações ambientais com modelos de crescimento de cultivos e predição genômica (Messina et al., 2018; Bustos-Korts et al., 2019). Em síntese, o entendimento dos mecanismos de adaptação e fatores ambientais determinantes da interação GE para diversas espécies agrícolas tem avançado, aplicando-se a abordagem analítica (Tabela 1).

**Tabela 1.** Síntese de estudos empregando métodos analíticos para a identificação de covariáveis ambientais e genotípicas determinantes da interação genótipo x ambiente (GE) para caracteres de importância socioeconômica de espécies agrícolas. Principais covariáveis utilizadas e sua participação na soma de quadrados dos efeitos de interação GE (%SQge).

Espécie	%SQge	Covariáveis <sup>1</sup>	Referência	País
Batata	44,40	DFLo, Tmax, Tmed	Baril et al. (1995)	Alemanha
Azevém	72,80	Tmin	Balfourier et al. (1997)	França
Milho	45,80	GDv, GDf, Pracm	Magari et al. (1997)	EUA
Milho	60,00	Tmax, Tmed, GDv, GDf	Epinat-Le Signor et al. (2001)	França
Trigo (inverno)	71,10	EHv, GDv, Tmaxf	Voltas et al. (2005)	Espanha
Trigo (verão)	58,70	GDv, Tminv	Voltas et al. (2005)	Espanha
Tomate	91,16	Prac, DFLo, Tmed, pH	Ortiz et al. (2007)	Caribe
Trigo	60,26	Urf, Tmaxv, Tminv, Ur, Soil Char	Joshi et al. (2010)	Índia
Trigo	90,20	Tminf, Racf	Verhulst et al. (2011)	México
Melão	79,89	Tmin, Tmax, Prac	Nunes et al. (2011)	Brasil
Cana-de-açúcar	55,56	TAR, Pracm	Oliveira (2013)	Brasil
Soja	41,00	Pracf, Etac, LAT	Cardoso Júnior (2013)	Brasil
Arroz de sequeiro	59,00	LAT, LON, ALT	Costa Neto et al. (2020)	Brasil

<sup>1</sup>DFLo - dias para o florescimento; Tmax - temperatura máxima do ar; Tmed - temperatura média do ar; Tmin - temperatura mínima do ar; Prac - precipitação acumulada; Rac - radiação solar acumulada; Ur - umidade relativa do ar; EH - estresse hídrico médio; TAR - teor de areia no solo; Soil Char - generalizações características do solo, como teores de micronutrientes ou classes texturais; pH - potencial hidrogeniônico do solo; Etac - evapotranspiração acumulada; RAC - radiação acumulada; GD - graus-dia acumulados; LAT - latitude; LON - longitude; ALT - altitude. Sufixos referentes aos estádios de desenvolvimento: v - vegetativo; f - florescimento; m - maturação fisiológica.



As variáveis ambientais, em muitos casos, captaram elevada variação do componente de interação GE (41% a 90%). O componente multiplicativo M, nesse sentido, adquire propriedade biológica, permitindo capturar as sensibilidades genotípicas frente às variações ambientais. Os padrões agromômicos obtidos por esses componentes, biologicamente interpretáveis e estatisticamente significativos, são utilizados para a avaliação, a seleção e a recomendação de genótipos. A matriz residual R é descartada e considerada ruído experimental. Em alguns casos, quando a variação associada a ruídos é superior à variação associada aos padrões captados pelas covariáveis ambientais, é possível concluir que as covariáveis utilizadas possuem pouco ou nenhum efeito sobre a adaptação dos genótipos e, nesse cenário, a análise dos fatores determinantes da adaptação fenotípica é dificultada. No entanto, quando grande parte da variação presente na matriz M se associa aos efeitos das covariáveis ambientais e/ou genotípicas, é possível utilizar as propriedades preditoras do modelo de regressão para inferir o desempenho dos genótipos em condições diversas das quais foram amostradas.

Essas abordagens vêm sendo empregadas por grandes empresas de melhoramento com atuação global, a exemplo do Programa de Melhoramento de Trigo do Centro Internacional de Melhoramento de Milho e Trigo (Cimmyt), no México e na Índia. Voltas et al. (2005) utilizaram os coeficientes de sensibilidade genotípica como critério para seleção de materiais de trigo de inverno e da primavera. Para sensibilidade à deficiência hídrica, por exemplo, o coeficiente de sensibilidade genotípica ao efeito da covariável estresse hídrico, dado em kg/unidade de estresse (0-1), variou entre -1371,74 (cv. Maltus) e 1624,32 (cv. Pantanegra). A metodologia foi eficiente na identificação de materiais, sendo aplicável em programas de seleção indireta ou na identificação de genitores para futuros programas de melhoramento em condições ambientais específicas.

Joshi et al. (2010) constataram que as covariáveis determinantes, assim como os coeficientes de sensibilidade, são particulares de cada caráter em trigo. Nesse estudo, buscaram avaliar os efeitos de características edafoclimáticas sobre a interação GE para a produção de grãos e teores de zinco e ferro nos grãos relacionados a projetos de biofortificação. Para o caráter produção de grãos, as covariáveis climáticas umidade relativa do ar e temperaturas máxima e mínima no estágio vegetativo, captaram juntas mais de 46% de  $SQ_{(gxe)}$  observada nos ensaios do Cimmyt, no Sudoeste da Ásia. Com

outras três variáveis o percentual atingiu 60%. Para caracteres vinculados à biofortificação, as mesmas covariáveis climáticas explicaram 49% e 55% da interação GE para os teores de zinco e ferro nos grãos, respectivamente. Somando a covariáveis edáficas como os teores de zinco e ferro na zona radicular (até 30 cm de profundidade), o total da variação da interação GE captado foi de 59% para ferro e 83% para zinco. Quanto à condição biológica, os resultados corroboraram outros estudos sobre nutrição mineral em trigo. Portanto, fontes previsíveis como o status da nutrição mineral no solo, somadas a outras, tais como a variação climática, foram capazes de explicar a maior parte da interação GE tanto para a produção de grãos como para a biofortificação.

Estratégias de esforços para avaliações genotípicas em ensaios multiambientais também podem ser contempladas por essas abordagens. Ramburan et al. (2011, 2012) identificaram mega-ambientes para avaliação e recomendação de variedades de cana-de-açúcar, na África do Sul, usando, de forma complementar, informações ambientais, modelos de simulação de cultivos e análise AMMI. Os autores constataram que os fatores determinantes da adaptação fenotípica variam entre mega-ambientes, assim como o genótipo ideal selecionado. Com base nessa informação foi possível reestruturar a rede de avaliação para recomendação de variedades e direcionar esforços localizados. Na mesma região-alvo, Ramburan (2014) identificou padrões não-repetíveis de interação GE, via modelagem, integrando interação locais x anos x genótipos e informações ambientais.

## **Integração de sistemas de informação geográfica em modelos analíticos**

No Brasil, poucos estudos foram desenvolvidos até então. Entre as principais contribuições do País está a integração entre RA e ferramentas SIG, permitindo a construção de mapas temáticos de adaptabilidade produtiva (Martins, 2004; Cardoso Júnior, 2013; Costa Neto, 2017). A integração entre a abordagem analítica e as ferramentas geoespaciais baseadas em SIG permite interpretar a adaptabilidade (Adi) como a responsividade dos genótipos frente à variação ambiental de uma região geográfica (Costa Neto et al., 2020).

$$Ad = G + (M - R) = \{Ad_{is}\} = \{\hat{g}_i + \sum_{h=1}^H \rho_{ih} z_{hs}\}$$

em que  $Ad = \{Ad_{is}\}$  é a matriz de adaptabilidade do genótipo  $i$  à posição  $s$  (pixel) da região de recomendação;  $G = \{g_j\}$  é a matriz de estimativas de efeitos genéticos;  $M - R$  é a diferença entre a matriz multiplicativa e a matriz residual da regressão analítica baseada em  $h$  covariáveis ambientais.

Assumindo-se que coeficientes de sensibilidade genotípica ajustados pelo modelo foram capazes de captar respostas biológicas determinantes da adaptação fenotípica, então é possível realizar predições de  $Ad$  para condições ambientais não amostradas. Para isso, ferramentas SIG são integradas a modelos biométricos para produção de estimativas espacializadas do valor adaptativo em formato de mapas, denominadas adaptabilidade produtiva (Martins, 2004) e adaptação genotípica regionalizada (Costa Neto et al., 2016; Costa Neto, 2017).

Sob a ótica do uso de SIG integrado a métodos de RA, o termo adaptação é o mais adequado, em substituição ao termo adaptabilidade, porque contempla em sua análise o estudo da estabilidade (variação no desempenho pixel a pixel) e adaptabilidade (regionalização da propriedade pixel a pixel, na região-alvo). Genótipos adaptados são caracterizados por  $Ad > G$  (capazes de capitalizar o valor adaptativo em cada pixel).

Costa Neto et al. (2016) compararam a abordagem analítica via mapas com métodos tradicionalmente empregados para o diagnóstico de recomendação de cultivares em arroz de terras altas. A regressão analítica foi realizada usando apenas três covariáveis geográficas (latitude, longitude e altitude), as quais foram capazes de explicar 31% da soma de quadrados dos efeitos da interação GE. É possível que tais variáveis tenham captado, indiretamente, o efeito de fatores climáticos como a radiação solar e a insolação (latitude), variações espaciais de características edafoclimáticas e bióticas (latitude + longitude, isto é, dispersão geográfica) e temperatura do ar (altitude). Por isso, Costa Neto et al. (2020) observaram que apenas variáveis geográficas (latitude, longitude e altitude) foram capazes de prever até 59% dos padrões da interação GE em arroz de terras altas, no Brasil. Através do mapeamento da adaptação fenotípica foi possível detectar zonas em que o programa de melhoramento ainda é carente na alocação de genótipos com maior adaptação, ou seja, nas quais há maior dificuldade em desenvolver novas cultivares. De modo contrário, foi possível detectar uma ilha de adaptação ao redor da região do programa de melhoramento,

demonstrando que o berçário desse se localiza numa zona diferente da atual população de ambientes-alvos.

Os estudos, ainda que preliminares, demonstraram o potencial de uso integrado de covariáveis ambientais e mapas temáticos para a recomendação de cultivares. Para esse propósito, Costa Neto et al. (2016) observaram que o método baseado em SIG apresentou alta concordância com abordagens empíricas, a exemplo de AMMI (91%), GGE-biplot (83%) e regressão linear (Eberhart; Russell, 1966) (76%), para classificação das médias genotípicas nos ambientes observados. Os valores da matriz Ad, entretanto, não se correlacionaram ( $r_s = 0,46$  e  $p > 0,05$ ) com àqueles da estatística ecovalência, resultante do método de Wricke (1962). Entretanto, a interpretação visual sobre a estabilidade fenotípica foi coincidente entre os dois métodos. Sintetizando, ao contrário de outras abordagens, o uso de mapas temáticos para a representação espacial da adaptação fenotípica é de fácil interpretação e implementação em rotinas computacionais, possibilitando melhor entendimento da norma de reação dos genótipos na região-alvo do programa de melhoramento. No entanto, Costa Neto et al. (2020) mostram que há potencial de uso dos modelos de RA baseados em SIG na predição de novas condições ambientais, fora da rede experimental de avaliação do programa de melhoramento.

## Conclusões

---

A modelagem da interação genótipo x ambiente e o impacto sob variação fenotípica de características agronômicas é fundamental para o sucesso de qualquer programa de melhoramento. Com praticidade, melhoristas têm usado índices biométricos derivados das próprias observações fenotípicas como critério para a compreensão da qualidade ambiental dentro de uma rede experimental. Contudo, estudos da década de 1960 já preconizavam que o uso de informações ambientais de fácil processamento e acesso, aumentavam a capacidade dos melhoristas compreenderem as respostas adaptativas dos cultivos, capitalizando-as para condições ambientais-chave. Desse modo, modelos biométricos seriam enriquecidos com critérios biológicos vinculados a aspectos ecofisiológicos da interação planta-ambiente.

O uso de informações ambientais possibilita a modelagem da norma de reação dos genótipos frente a gradientes ambientais derivados de informa-

ções climáticas, edáficas, bióticas e de manejo cultural. Nessa linha, melhoristas podem integrar plataformas de classificação ambiental (envirotyping) a redes de testes de cultivares para identificar as melhores zonas de adaptação de novos genótipos e as principais limitações ambientais para o progresso genético regional. Os modelos de regressão analítica, quando integrados a ferramentas de modelagem espacial, sobretudo SIG, permitem direcionamento mais acurado de cultivares por meio de mapas de adaptação regionalizada. Diante do exposto nesta revisão, as principais conclusões são:

- a) O ambiente pode ser compreendido como a soma dos efeitos de fatores ambientais sobre a plasticidade fenotípica de uma população de indivíduos;
- b) Modelos que não usam informação ambiental são puramente estatísticos e carentes de informações biológicas;
- c) O uso de informações ambientais é uma tecnologia acessível, barata e útil na compreensão dos fatores não genéticos da interação genótipo x ambiente nas características qualitativas e quantitativas;
- d) A integração de informações ambientais em modelos de regressão analítica, tal qual a fatorial, possibilita a melhor compreensão da norma de reação dos genótipos, alavancando a avaliação e a seleção de indivíduos mais adaptados a regiões específicas ou às condições ambientais-chave que limitam o progresso genético.

## Referências

---

- AASTVEIT, A. H.; MARTENS, H. ANOVA interactions interpreted by partial least squares regression. **Biometrics**, v. 42, n. 4, p. 829-844, Dec. 1986.
- ABDI, H. Partial least squares regression and projection on latent structure regression. **WIREs Computational Statistics**, v. 2, n. 1, p. 97-106, Jan./Feb. 2010.
- ACUÑA, T. L. B.; LAFITTE, H. R.; WADE, L. J. Genotype x environment interactions for grain yield of upland rice backcross lines in diverse hydrological environments. **Field Crops Research**, v. 108, n. 2, p. 117-125, Aug. 2008.
- ALLARD, R. W.; BRADSHAW, A. D. Implications of genotype-environmental interactions in applied plant breeding. **Crop Science**, v. 4, n. 5, p. 503-508, Sept. 1964.
- ALLEE, W. C.; PARK, T. Concerning ecological principles. **Science**, v. 89, n. 2304, p. 166-169, Feb. 1939.

- ANNICCHIARICO, P. **Genotype x environment interactions**: challenges and opportunities for plant breeding and cultivar recommendations. Rome: FAO, 2002. 115 p. (FAO Plant production and protection paper, 174).
- ANNICCHIARICO, P.; BELLAH, F.; CHIARI, T. Repeatable genotype x location interaction and its exploitation by conventional and GIS-based cultivar recommendation for durum wheat in Algeria. **European Journal of Agronomy**, v. 24, n. 1, p. 70-81, Jan. 2006.
- ATROCH, A. L.; SOARES, A. A.; RAMALHO, M. A. P. Adaptabilidade e estabilidade de linhagens de arroz de sequeiro testadas no estado de Minas Gerais. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 24, n. 3, p. 541-548, jul./set. 2000.
- BAKER, R. J. Crossover genotype-environmental interaction in spring wheat. In: KANG, M. S. (Ed.). **Genotype-by-environment interaction and plant breeding**. Louisiana: Louisiana State University, 1990. p. 42-51.
- BALESTRE, M.; SANTOS, V. B.; SOARES, A. A.; REIS, M. S. Stability and adaptability of upland rice genotypes. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 10, n. 4, p. 357-363, Dec. 2010.
- BALFOURIER, F.; OLIVEIRA, J. A.; CHARMET, G.; ARBONES, E. Factorial regression analysis of genotype by environment interaction in ryegrass populations, using both isozyme and climatic data as covariates. **Euphytica**, v. 98, n. 1/2, p. 37-46, Nov. 1997.
- BARIL, C. P. Factor regression for interpreting genotype-environment interaction in bread-wheat trials. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 83, n. 8, p. 1022-1026, May 1992.
- BARIL, C. P.; DENIS, J. B.; WUSTMAN, R. D.; VAN EEUWIJK, F. Analysing genotype by environment interaction in Dutch potato variety trials using factorial regression. **Euphytica**, v. 82, n. 2, p. 149-155, Jan. 1995.
- BASHIR, E. M. A.; ALI, A. M.; ALI, A. M.; ISMAIL, M. I.; PARZIES, H. K.; HAUSSMANN, B. I. G. Patterns of pearl millet genotype-by-environment interaction for yield performance and grain iron (Fe) and zinc (Zn) concentrations in Sudan. **Field Crops Research**, v. 166, p. 82-91, Sept. 2014.
- BILLINGS, W. D. The environmental complex in relation to plant growth and distribution. **The Quarterly Review of Biology**, v. 27, n. 3, p. 251-265, Sept. 1952.
- BORGES, V.; SOARES, A. A.; RESENDE, M. D. V.; REIS, M. de S.; CORNELIOS, V. M. de O.; LEITE, N. A.; SOARES, P. C.; COSTA JÚNIOR, G. T. Value for cultivation and use of upland rice cultivars tested in multi-environments. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 12, n. 1, p. 25-33, Mar. 2012.
- BOSE, L. K.; NAGARAJU, M.; SINGH, O. N. Genotype x environment interaction and stability analysis of lowland rice genotypes. **Journal of Agricultural Sciences**, v. 57, n. 1, p. 1-8, Jan. 2012.
- BRADSHAW, A. D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. **Advances in Genetics**, v. 13, p. 115-155, 1965.
- BRESEGHELLO, F.; MORAIS, O. P. de; PINHEIRO, P. V.; SILVA, A. C. S.; CASTRO, E. da M. de; GUIMARÃES, E. P.; CASTRO, A. P. de; PEREIRA, J. A.; LOPES, A. de M.; UTUMI, M. M.; OLIVEIRA, J. P. de. Results of 25 years of upland rice breeding in Brazil. **Crop Science**, v. 51, n. 3, p. 914-923, May/June 2011.
- BUENO, L. G.; VIANELLO, R. P.; RANGEL, P. H. N.; UTUMI, M. M.; CORDEIRO, A. C. C.; PEREIRA, J. A.; FRANCO, D. F.; MOURA NETO, F.; MENDONÇA, J. A.; COELHO, A. S. G.; OLIVEIRA, J. P. de; BRONDANI, C. Adaptabilidade e estabilidade de acessos de uma coleção nuclear de arroz. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 47, n. 2, p. 216-226, fev. 2012.

- BURGUEÑO, J.; CROSSA, J.; CORNELIUS, P. L.; YANG, R. C. Using factor analytic models for joining environments and genotypes without crossover genotype x environment interaction. **Crop Science**, v. 48, n. 4, p. 1291-1305, July 2008.
- BUSTOS-KORTS, D.; MALOSETTI, M.; CHENU, K.; CHAPMAN, S.; BOER, M. P.; ZHENG, B.; VAN EEUWIJK, F. A. From QTLs to adaptation landscapes: using genotype-to-phenotype models to characterize GxE over time. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, n. 1540, p. 1-23, Dec. 2019.
- CAMARGO-BUITRAGO, I.; INTIRE, E.-M.; GÓRDON-MENDOZA, R. Identificación de mega-ambientes para potenciar el uso de genotipos superiores de arroz en Panamá. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 46, n. 9, p. 1069-1601, set. 2011.
- CARDOSO JÚNIOR, L. A. **Uso de ferramentas de geoprocessamento para obtenção de mapas de recomendação de cultivares para a macrorregião sojícola 3 do Brasil**. 2013. 101 f. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Goiás, Goiânia.
- CARVALHO, L. C. B. **Interpretação da interação genótipos x ambientes em feijão-caupi usando modelos multivariados, mistos e covariáveis ambientais**. 2015. 115 p. (Doutorado em Ciências) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Piracicaba.
- CHARMET, G.; BALFOURIER, F.; RAVEL, C.; DENIS, J. B. Genotype x environment interactions in a core collection of French perennial ryegrass populations. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 86, n. 6, p. 731-736, July 1993.
- CHAVES, L. J.; VENCOSKY, R.; GERALDI, I. O. Modelo não-linear aplicado ao estudo da interação de genótipos x ambientes em milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 24, n. 2, p. 259-268, fev. 1989.
- CHENU, K. Characterizing the crop environment - nature, significance and applications. In: SADRAS, V.; CALDERINI, D. (Ed.). **Crop physiology: applications for genetic improvement and agronomy**. 2. ed. Burlington: Academic Press, 2014. p. 321-348.
- CLAUSEN, J.; HIESEY, W. M. **Experimental studies on the nature of species: IV. Genetic structure of ecological races**. Washington: Carnegie Institution of Washington, 1958. 312 p.
- COCHRAN, W. G. Analysis of covariance: its nature and uses. **Biometrics**, v. 13, n. 3, p. 261-281, Sept. 1957.
- COCHRAN, W. G.; COX, G. M. **Experimental designs**. 2. ed. Oxford: J. Wiley, 1957. 611 p.
- COCKERHAM, C. C. Estimation of genetic variances. In: HANSON, W. D.; ROBINSON, H. F. (Ed.). **Statistical genetics and plant breeding**. Washington: National Academy of Science, 1963. p. 53-94.
- COLOMBARI FILHO, J. M.; RESENDE, M. D. V. de; MORAIS, O. P. de; CASTRO, A. P. de; GUIMARÃES, E. P.; PEREIRA, J. A.; UTUMI, M. M.; BRESEGHELLO, F. Upland rice breeding in Brazil: a simultaneous genotypic evaluation of stability, adaptability and grain yield. **Euphytica**, v. 192, n. 1, p. 117-129, 2013.
- COMSTOCK, R. E. Quantitative genetics and the design of breeding programs. In: INTERNATIONAL CONFERENCE ON QUANTITATIVE GENETICS, 1977, Ames. **Proceedings...** Ames: Iowa State University, 1977.
- COOPER, M.; MESSINA, C. D.; PODLICH, D.; TOTIR, L. R.; BAUMGARTEN, A.; HAUSMANN, N. J.; WRIGHT, D.; GRAHAM, G. Predicting the future of plant breeding: complementing empirical evaluation with genetic prediction. **Crop and Pasture Science**, v. 65, n. 4, p. 311-336, 2014.

- CORNELIUS, P. L.; CROSSA, J.; SEYEDSADR, M. S. Statistical test and estimator of multiplicative model for genotype-by-environment interaction. In: KANG, M. S.; GAUCH, H. G. (Ed.). **Genotype-by-environment interaction**. Boca Raton: CRC Press, 1996. p. 199-234.
- COSTA NETO, G. M. F. **Integrando covariáveis ambientais e mapas temáticos na análise da interação “genótipo x ambiente” em arroz de terras altas**. 2017. 125 f. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Goiás, Goiânia.
- COSTA NETO, G. M. F.; CASTRO, A. P. de; HEINEMANN, A. B.; DUARTE, J. B. Adaptação genotípica regionalizada por regressão fatorial e covariáveis geográficas. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL DE GENÉTICA E MELHORAMENTO, 7., 2016, Viçosa, MG. **Desafios biométricos no melhoramento genético**: anais. Viçosa, MG: UFV, 2016. p. 27.
- COSTA NETO, G. M. F.; MORAIS JÚNIOR, O. P.; HEINEMANN, A. B.; CASTRO, A. P. de; DUARTE, J. B. A novel GIS-based tool to reveal spatial trends in reaction norm: upland rice case study. **Euphytica**, v. 216, n. 37, p. 1-16, 2020.
- CROSSA, J. A comparison of results obtained with two methods for assessing yield stability. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 75, n. 3, p. 460-467, Mar. 1988.
- CROSSA, J. From genotype x environment interaction to gene x environment interaction. **Current Genomics**, v. 13, n. 3, p. 225-244, May 2012.
- CROSSA, J. Statistical analysis of multilocation trials. **Advances in Agronomy**, v. 44, p. 55-85, 1990.
- CROSSA, J.; CORNELIUS, P. L. Linear-bilinear models for the analysis of genotype-environment interaction. In: KANG, M. S. (Ed.). **Quantitative genetics, genomics and plant breeding**. Wallingford: Cabi Publishing, 2002. p. 305-322.
- CROSSA, J.; VARGAS, M.; VAN EEUWIJK, F. A.; JIANG, C.; EDMAN, G. O.; HOISINGTON, D. Interpreting genotype x environment interaction in tropical maize using linked molecular markers and environmental covariables. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 99, n. 3/4, p. 611-625, Aug. 1999.
- DENIS, J. B. Two-way analysis using covarites. **Statistics**, v. 19, n. 1, p. 123-132, 1988.
- DENIS, J. B.; PIEPHO, H.-P.; VAN EEUWIJK, F. A. Modelling expectation and variance for genotype by environment data. **Heredity**, v. 79, n. 2, p. 162-171, Aug. 1997.
- DEWITT, T. J.; SCHEINER, S. M. Phenotypic variation from single genotypes: a primer. In: DEWITT, T. J.; SCHEINER, S. M. (Ed.). **Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches**. Oxford: University Press, 2004. p. 1-10.
- DOBZHANSKY, T.; LEVENE, H. Genetics of natural populations. XXIV. Developmental homeostasis in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. **Genetics**, v. 40, n. 6, p. 797-808, Nov. 1955.
- DUARTE, J. B.; VENCOSKY, R. **Interação genótipos x ambientes: uma introdução à análise “AMMI”**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1999. 60 p. (Série Monográfica, 9).
- DUARTE, J. B.; ZIMMERMANN, M. J. O. Correlation among yield stability parameters in common bean. **Crop Science**, v. 35, n. 3, p. 905-912, May/June 1995.
- EBERHART, S. A.; RUSSELL, W. A. Stability parameters for comparing varieties. **Crop Science**, v. 6, n. 1, p. 36-40, Jan./Feb. 1966.
- EPINAT-LE SIGNOR, C.; DOUSSE, S.; LORGEU, J.; DENIS, J.-B.; BONHOMME, R.; CAROLO, P.; CHARCOSSET, A. Interpretation of genotype x environment interactions for early maize hybrids over 12 years. **Crop Science**, v. 41, n. 3, p. 663-669, May 2001.



- FERREIRA, C. M. Overcoming technical despotism in the upland rice productive chain. In: SYMPOSIUM INNOVATION AND SUSTAINABLE DEVELOPMENT IN AGRICULTURE AND FOOD - ISDA, 2010, Montpellier. **Proceedings...** Montpellier: Cirad, 2010. p. 1-9.
- FINLAY, K. W.; WILKINSON, G. N. The analysis of adaptation in a plant-breeding programme. **Australian Journal of Agricultural Research**, v. 14, n. 6, p. 742-754, 1963.
- FISHER, R. A.; MACKENZIE, W. A. Studies in crop variation. II. The manurial response of different potato varieties. **The Journal of Agricultural Science**, v. 13, n. 3, p. 311-320, July 1923.
- FORSMAN, A. Rethinking phenotypic plasticity and its consequences for individuals, populations and species. **Heredity**, v. 115, p. 276-294, Oct. 2015.
- FREEMAN, G. H.; CRISP, P. The use of related variables in explaining genotype-environment interactions. **Heredity**, v. 42, p. 1-11, Feb. 1979.
- FREEMAN, G. H.; PERKINS, J. M. Environmental and genotype-environmental components of variability. VIII: relations between genotypes grown in different environments and measures of these environments. **Heredity**, v. 27, p. 15-23, Aug. 1971.
- FRIPP, Y. J. Genotype-environmental interactions in *Schizophyllum commune*. II: assessing the environment. **Heredity**, v. 28, p. 223-238, Apr. 1972.
- GABRIEL, K. R. The biplot graphic display of matrices with application to principal component analysis. **Biometrika**, v. 58, n. 3, p. 43-467, Dec. 1971.
- GAPARE, W. J.; IVKOVIC, M.; LIEPE, K. J.; HASMANN, A.; LOW, C. B. Drivers of genotype by environment interaction in radiata pine as indicated by multivariate regression trees. **Forest Ecology and Management**, v. 353, p. 21-29, Oct. 2015.
- GARBUGLIO, D. D.; FERREIRA, D. F. FGGE method: description and application in data from maize cultivars. **Euphytica**, v. 204, n. 3, p. 723-737, Aug. 2015.
- GAUCH, H. G. Statistical analysis of yield trials by AMMI and GGE. **Crop Science**, v. 46, n. 4, p. 1488-1500, Sept./Oct. 2006.
- GAUCH, H. G.; PIEPHO, H. P.; ANNICCHIARICO, P. Statistical analysis of yield trials by AMMI and GGE: Further considerations. **Crop Science**, v. 48, n. 3, p. 866-889, May/June 2008.
- GOGEL, B. J.; CULLIS, B. R.; VERBYLA, A. P. REML estimation of multiplicative effects in multi-environment variety trials. **Biometrics**, v. 51, n. 2, p. 744-749, June 1995.
- HARDWICK, R. C.; WOOD, J. T. Regression methods for studying genotype-environment interactions. **Heredity**, v. 28, p. 209-222, Apr. 1972.
- HARTKAMP, A. D.; WHITE, J. W.; RODRÍGUEZ AGUILAR, A.; BANZIGER, M.; SRINIVASAN, G.; GRANADOS, G.; CROSSA, J. **Maize production environments revisited: a GIS-based approach**. Mexico: CIMMYT, 2000. 33 p.
- HEINEMANN, A. B.; BARRIOS-PEREZ, C.; RAMIREZ-VILLEGAS, J.; ARANGO-LONDOÑO, D.; BONILLA-FINDJI, O.; MEDEIROS, J. C.; JARVIS, A. Variation and impact of drought-stress patterns across upland rice target population of environments in Brazil. **Journal of Experimental Botany**, v. 66, n. 12, p. 3625-3638, June 2015.
- HEINEMANN, A. B.; DINGKUHN, M.; LUQUET, D.; COMBRES, J. C.; CHAPMAN, S. Characterization of drought stress environments for upland rice and maize in central Brazil. **Euphytica**, v. 162, n. 3, p. 395-410, Aug. 2008.
- HEINEMANN, A. B.; RAMIREZ-VILLEGAS, J.; REBOLLEDO, M. C.; COSTA NETO, G. M. F.; CASTRO, A. P. de. Upland rice breeding led to increased drought sensitivity in Brazil. **Field Crops Research**, v. 231, p. 57-67, Feb. 2019.

- HEINEMANN, A. B.; STONE, L. F.; FAGERIA, N. K. Transpiration rate response to water deficit during vegetative and reproductive phases of upland rice cultivars. **Scientia Agricola**, v. 68, n. 1, p. 24-30, Jan./Feb. 2011.
- HESLOT, N.; AKDEMIR, D.; SORRELLS, M. E.; JANNINK, J. L. Integrating environmental covariates and crop modeling into the genomic selection framework to predict genotype by environment interactions. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 127, n. 2, p. 463-480, Feb. 2014.
- HORNER, T. W.; FREY, Y. J. Methods for determining natural areas for oat varietal recommendations. **Agronomy Journal**, v. 49, n. 6, p. 313-315, June 1957.
- JARQUÍN, D.; CROSSA, J.; LACAZE, X.; DU CHEYRON, P.; DAUCOURT, J.; LORGEOU, J.; PIRAUX, F.; GUERREIRO, L.; PÉREZ, P.; CALUS, M.; BURGUEÑO, J.; DE LOS CAMPOS, G. A reaction norm model for genomic selection using high-dimensional genomic and environmental data. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 127, n. 3, p. 595-607, Mar. 2014.
- JOSHI, A. K.; CROSSA, J.; ARUN, B.; CHAND, R.; TRETHOWAN, R. M.; VARGAS HERNÁNDEZ, M.; ORTIZ MONASTERIO, I. Genotype x environment interaction for zinc and iron concentration of wheat grain in eastern Gangetic plains of India. **Field Crops Research**, v. 116, n. 3, p. 268-277, Jan. 2010.
- KANG, M. S.; GAUCH, H. G. (Ed.). **Genotype-by-environment interaction**. Boca Raton: CRC Press, 1996. 416 p.
- KESAVAN, V.; CRISP, P.; GRAY, A. R.; DOWKER, B. D. Genotypic and environmental effects on the maturity time of autumn cauliflowers. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 47, n. 3, p. 133-140, May 1976.
- LACAZE, X.; ROUMET, P. Environment characterisation for the interpretation of environmental effect and genotype x environment interaction. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 109, n. 8, p. 1632-1640, Sept. 2004.
- LI, T.; RAMAN, A. K.; MARCAIDA III, M.; KUMAR, A.; ANGELES, O.; RADANIELSON, A. M. Simulation of genotype performances across a larger number of environments for rice breeding using ORYZA2000. **Field Crops Research**, v. 149, p. 312-321, Aug. 2013.
- LI, X.; GUO, T.; MU, Q.; LI, X.; YU, J. Genomic and environmental determinants and their interplay underlying phenotypic plasticity. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 115, n. 26, p. 6679-6684, June 2018.
- LIN, C. S.; BINNS, M. R. A method of analyzing cultivar x location x year experiments: a new stability parameter. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 76, n. 3, p. 425-430, Sept. 1988.
- LIN, C. S.; BINNS, M. R. Comparison of unpredictable environmental variation generated by year and by seeding-time factors for measuring type 4 stability. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 78, n. 1, p. 61-64, July 1989.
- LÖFFLER, C. M.; WEI, J.; FAST, T.; GOGERTY, J.; LANGTON, S.; BERGMAN, M.; MERRILL, B.; COOPER, M. Classification of maize environments using crop simulation and geographic information systems. **Crop Science**, v. 45, n. 5, p. 1708-1716, Sept. 2005.
- LOWRY, D. B. et al. QTL x environment interactions underlie adaptive divergence in switchgrass across a large latitudinal gradient. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 116, n. 26, p. 12933-12941, June 2019.

- LY, D.; HUET, S.; GAUFFRETEAU, A.; RINCENT, R.; TOUZY, G.; MINI, A.; JANNINK, J. L.; CORMIER, F.; PAUX, E.; LAFARGE, S.; LE GOUIS, J.; CHARMET, G. Whole-genome prediction of reaction norms to environmental stress in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) by genomic random regression. **Field Crops Research**, v. 216, p. 32-41, Feb. 2018.
- LYNCH, M.; WALSH, B. **Genetics and analysis of quantitative traits**. Sunderland: Sinauer Associates, 1998. 980 p.
- MAGARI, R.; KANG, M. S.; ZHANG, Y. Genotype by environment interaction for ear moisture loss rate in corn. **Crop Science**, v. 37, n. 3, p. 774-779, May 1997.
- MALOSETTI, M.; RIBAUT, J. M.; VAN EEUWIJK, F. A. The statistical analysis of multi-environment data: Modeling genotype-by-environment interaction and its genetic basis. **Frontiers in Physiology**, v. 4, n. 44, Mar. 2013.
- MALOSETTI, M.; VOLTAS, J.; ROMAGOSA, I.; ULLRICH, S. E.; VAN EEUWIJK, F. A. Mixed models including environmental covariables for studying QTL by environment interaction. **Euphytica**, v. 137, n. 1, p. 139-145, 2004.
- MARIOTTI, J. A.; OYARZABAL, E. S.; OSA, J. M.; BULACIO, A. N. R.; ALMADA, G. H. Análisis de estabilidad y adaptabilidad de genotipos de cana de azúcar. I. interacciones dentro de una localidad experimental. **Revista Agronómica del Noroeste Argentino**, v. 13, n. 14, p. 105-127, ene. 1976.
- MARTINS, A. S. **Aplicação de sistema de informações geográficas no estudo da interação de genótipos com ambientes**. 2004. 156 f. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Escola de Agronomia e Engenharia de Alimentos, Universidade Federal de Goiás, Goiânia.
- MATHER, K.; JINKS, J. L. **Biometrical genetics**. 2. ed. London: Chapman and Hall, 1971. 382 p.
- MELO, P. G. S.; MELO, L. C.; SOARES, A. A.; LIMA, L. M. de; REIS, M. de S.; JULIATTI, F. C.; CORNÉLIO, V. M. O. Study of the interaction genotypes x environments in the selection process of upland rice. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 5, n. 1, p. 38-46, Mar. 2005.
- MESSINA, C. D.; TECHNOW, F.; TANG, T.; TOTIR, R.; GHOSH, C.; COOPER, M. Leveraging biological insight and environmental variation to improve phenotypic prediction: Integrating crop growth models (CGM) with whole genome prediction (WGP). **European Journal of Agronomy**, v. 100, p. 151-162, Oct. 2018.
- MILLET, E. J.; KRUIJER, W.; COUPEL-LEDRU, A.; ALVAREZ PRADO, S.; CABRERA-BOSQUET, L.; LACUBE, S.; CHARCOSSET, A.; WELCKER, C.; VAN EEUWIJK, F.; TARDIEU, F. Genomic prediction of maize yield across European environmental conditions. **Nature Genetics**, v. 51, n. 6, p. 952-956, June 2019.
- MIRZAWAN, P. D.; COOPER, M.; DELACY, I. H.; HOGARTH, D. M. Retrospective analysis of the relationships among the test environments of the Southern Queensland sugarcane breeding program. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 88, n. 6/7, p. 707-716, Aug. 1994.
- MOLINA, L. M. R. **Um estudo sobre métodos estatísticos na avaliação de interação genótipo x ambiente em linhagens de arroz (*Oryza sativa* L.)**. 2007. 68 f. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal.
- MORAIS JÚNIOR, O. P.; DUARTE, J. B.; BRESEGHELLO, F.; COELHO, A. S. G.; MORAIS, O. P.; MAGALHÃES JÚNIOR, A. M. Single-step reaction norm models for genomic prediction in multi-environment recurrent selection trials. **Crop Science**, v. 58, n. 2, p. 592-607, Mar./Apr. 2018.
- MURAKAMI, D. M.; CARDOSO, A. A.; CRUZ, C. D.; BIZÃO, N. Considerações sobre duas metodologias de análise de estabilidade e adaptabilidade. **Ciência Rural**, v. 34, n. 1, p. 71-78, jan./fev. 2004.

NABUGOOMU, F.; KEMPTON, R. A.; TALBOT, M. Analysis of series of trials where varieties differ in sensitivity to locations. **Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics**, v. 4, n. 3, p. 310-325, Sept. 1999.

NASCENTE, A. S.; KLUTHCOUSKI, J.; RABELO, R. R.; OLIVEIRA, P. de; COBUCCI, T.; CRUSCIOL, C. A. C. Produtividade do arroz de terras altas em função do manejo do solo e da época de aplicação de nitrogênio. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 41, n. 1, p. 60-65, jan./mar. 2011.

NASSIR, A. L.; ARIYO, O. J. Genotype x environment interaction and yield-stability analyses of rice grown in tropical Inland Swamp. **Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca**, v. 39, n. 1, p. 220-225, 2011.

NICOGLIOU, A. The evolution of phenotypic plasticity: genealogy of a debate in genetics. **Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences**, v. 50, p. 67-76, Apr. 2015.

NUNES, G. H. S.; ANDRADE NETO, R. C.; COSTA FILHO, J. H.; MELO, S. B. Influência de variáveis ambientais sobre a interação genótipos x ambientes em meloeiro. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 33, n. 4, p. 1194-1199, dez. 2011.

OLIVEIRA, R. S. **Fatores edafoclimáticos determinantes da interação de genótipos com ambientes em cana-de-açúcar**. 2013. 75 f. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Goiás, Goiânia.

OLIVEIRA, A. B.; DUARTE, J. B.; CHAVES, L. J.; COUTO, M. A. Environmental and genotypic factors associated with genotype by environment interaction in soybean. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 6, n. 1, p. 79-86, Mar. 2006.

ORTIZ, R.; CROSSA, J.; VARGAS, M.; IZQUIERDO, J. Studying the effect of environmental variables on the genotype x environment interaction of tomato. **Euphytica**, v. 153, n. 1/2, p. 119-134, 2007.

PERKINS, J. M. The principal component analysis of genotype-environmental interactions and physical measures of the environment. **Heredity**, v. 29, n. 1, p. 59-70, Aug. 1972.

PERKINS, J. M.; JINKS, J. L. Environmental and genotype-environmental components of variability. III. multiple lines and crosses. **Heredity**, v. 23, n. 3, p. 339-356, Aug. 1968.

PIEPHO, H. P. Analysis of genotype-by-environment interaction and phenotypic stability. In: KANG, M. S.; GAUCH, H. G. (Ed.). **Genotype-by-environment interaction**. Boca Raton: CRC Press, 1996. p. 151-174.

PIEPHO, H.-P.; MÖHRING, J.; MELCHINGER, A. E.; BÜCHSE, A. BLUP for phenotypic selection in plant breeding and variety testing. **Euphytica**, v. 161, p. 209-228, July 2008.

PINHEIRO, B. S.; CASTRO, E. M.; GUIMARÃES, E. P. Sustainability and profitability of aerobic rice production in Brazil. **Field Crops Research**, v. 97, n. 1, p. 34-42, May 2006.

PLAISTED, R. L.; PETERSON, L. C. A technique for evaluating the ability of selection the yield consistently in different locations or seasons. **American Potato Journal**, v. 36, n. 6, p. 381-385, Nov. 1959.

PORKER, K.; COVENTRY, S.; FETTEL, N. A.; COZZOLINO, D.; EGLINTON, J. Using a novel PLS approach for envirotyping of barley phenology and adaptation. **Field Crops Research**, v. 246, n. 107697, Dec. 2020.

RAMBURAN, S. A multivariate illustration and interpretation of non-repeatable genotype x environment interactions in sugarcane. **Field Crops Research**, v. 157, p. 57-64, Feb. 2014.

RAMBURAN, S.; ZHOU, M.; LABUSCHAGNE, M. Interpretation of genotype x environment interactions of sugarcane: identifying significant environmental factors. **Field Crops Research**, v. 124, n. 3, p. 392-399, Dec. 2011.

RAMBURAN, S.; ZHOU, M.; LABUSCHAGNE, M. Integrating empirical and analytical approaches to investigate genotype x environment interactions in sugarcane. **Crop Science**, v. 52, n. 5, p. 2153-2165, Sept./Oct. 2012.

RAMOS, L. M.; SANCHES, A.; COTES, J. M. Testes multiambientais na seleção de genótipos de arroz utilizando o modelo de regressão nos sítios ou locais. **Ciência Rural**, v. 39, n. 1, p. 52-57, jan./fev. 2009.

RAUW, W. M.; GOMEZ-RAYA, L. Genotype by environment interaction and breeding for robustness in livestock. **Frontiers in Genetics**, v. 6, n. 310, Oct. 2015.

REGITANO NETO, A.; RAMOS JUNIOR, E. U.; GALLO, P. B.; FREITAS, J. G.; AZZINI, L. E. Comportamento de genótipos de arroz de terras altas no estado de São Paulo. **Revista Ciência Agronômica**, v. 44, n. 3, p. 512-519, jul./set. 2013.

RESENDE, M. D. V.; DUARTE, J. B. Precisão e controle de qualidade em experimentos de avaliação de cultivares. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 37, n. 3, p. 182-194, set. 2007.

RESENDE, M. D. V.; THOMPSON, R. Factor analytic multiplicative mixed models in the analysis of multiple experiments. **Revista de Matemática e Estatística**, v. 22, n. 2, p. 31-52, maio/ago. 2004.

RESENDE, M. D. V.; SILVA, F. F.; AZEVEDO, C. F. **Estatística matemática, biométrica e computacional**: modelos mistos, multivariados, categóricos e generalizados (REML/BLUP), inferência bayesiana, regressão, aleatória, seleção genômica, QTL, GWAS, estatística espacial e temporal, competição, sobrevivência. Viçosa, MG: UFV, 2014. 882 p.

REYNOLDS, M. P.; TRETHOWAN, R.; CROSSA, J.; VARGAS, M.; SAYRE, K. D. Physiological factors associated with genotype by environment interaction in wheat. **Field Crops Research**, v. 85, n. 2/3, p. 253-274, Feb. 2004.

RICHARDS, R. A. Breeding and selecting for drought resistance in wheat. In: **DROUGHT resistance in crops with emphasis on rice**. Manila: International Rice Research Institute, 1982. p. 303-316.

ROBERTSON, A. Experimental design on the measurement of heritabilities and genetic correlations. In: KEMPTHORNE, O. **Biometrical genetics**. London: Pergamon, 1960. p. 101-106.

ROMAY, M. C.; MALVAR, R. A.; CAMPO, L.; ALVAREZ, A.; MORENO-GONZÁLEZ, J.; ORDÁS, A.; REVILLA, P. Climatic and genotypic effects for grain yield in maize under stress conditions. **Crop Science**, v. 50, n. 1, p. 51-58, Jan./Feb. 2010.

SAMONTE, S. O. P.; WILSON, L. T.; MCCLUNG, A. M.; MEDLEY, J. C. Targeting cultivars onto rice growing environments using AMM and SREG GGE biplot analyses. **Crop Science**, v. 45, n. 6, p. 2414-2424, Nov./Dec. 2005.

SÁNCHEZ ALVARADO, A.; YAMANAKA, S. Rethinking differentiation: stem cells, regeneration, and plasticity. **Cell**, v. 157, n. 1, p. 110-119, Mar. 2014.

SANGODELE, E. A.; HANCHINAL, R. R.; HANAMARATTI, N. G.; VINAY, S.; MAHANTASHIVAYOGAYYA, K.; SURENDRA, P.; IBRAHIM, M. Genotype x environment interaction (GEI) and stability analysis of backcross inbred lines (BILs) derived from Swarna x WAB 450 inter cross under rainfed ecosystem in North Karnataka State of India. **Rice Genomics and Genetics**, v. 4, n. 5, p. 22-27, 2013.

SHARIFI, P.; AMINPANAH, H.; ERFANI, R.; MOHADDESI, A.; ABBASIAN, A. Evaluation of genotype x environment interaction in rice based on AMMI model in Iran. **Rice Science**, v. 24, n. 3, p. 173-180, May 2017.

SHELFORD, V. E. Some concepts of bioecology. **Ecology**, v. 12, n. 3, p. 455-467, July 1931.

SILVA, J. G. C.; BARRETO, J. N. An application of segmented linear regression to the study of genotype x environment interaction. **Biometrics**, v. 41, n. 4, p. 1093, Dec. 1985.

SMITH, A. B.; GANESALINGAM, A.; KUCHEL, H.; CULLIS, B. R. Factor analytic mixed models for the provision of grower information from national crop variety testing programs. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 128, n. 1, p. 55-72, Jan. 2014.

TALBOT, M. Resource allocation for selection systems. In: KEMPTON, R. A.; FOX, P. N. (Ed.). **Statistical methods for plant variety evaluation**. London: Chapman & Hall, 1997. p. 162-174.

TARDIEU, F.; HAMMER, G. L. Designing crops for new challenges. **European Journal of Agronomy**, v. 42, p. 1-2, Oct. 2012.

TAYLOR, W. P. Significance of extreme or intermitent conditions in distribution of species and management of natural resources, with a restatement of Liebig's Law of Minimum. **Ecology**, v. 15, n. 4, p. 374-379, Oct. 1934.

TISDALE, S. L.; NELSON, W. L.; BEATON, J. D.; HAVLIN, J. L. **Soil fertility and fertilizers**. 5. ed. London: Macmillan, 1993. 634 p.

TOLER, J. E.; BURROWS, P. M. Genotypic performance over environmental arrays: A non-linear grouping protocol. **Journal of Applied Statistics**, v. 25, n. 1, p. 131-143, 1998.

VAN EEUWIJK, F. A.; DENIS, J. B.; KANG, M. S. Incorporating additional information on genotypes and environments in models for two-way genotype by environment tables. In: KANG, M. S.; GAUCH, H. G. (Ed.). **Genotype-by-environment interaction**. Boca Raton: CRC Press, 1996. p. 15-49.

VAN EEUWIJK, F. A.; MALOSETTI, M.; BOER, M. P. Modelling the genetic basis of response curves underlying genotype x environment interaction. In: SPIERTZ, J. H. J.; STRUIK, P. C.; VAN LAAR, H. H. (Ed.). **Scale and complexity in plant systems research: gene-plant-crop relations**. Netherlands: Springer, 2007. p. 115-126. (Wageningen UR Frontis Series, 21).

VARGAS, M.; CROSSA, J.; VAN EEUWIJK, F. A.; RAMIREZ, M. E.; SAYRE, K. Using partial least squares regression, factorial regression, and AMMI models for interpreting genotype x environment interaction. **Crop Science**, v. 39, n. 4, p. 955-967, July/Aug. 1999.

VARGAS, M.; VAN EEUWIJK, F. A.; CROSSA, J.; RIBAUT, J. M. Mapping QTLs and QTL x environment interaction for CIMMYT maize drought stress program using factorial regression and partial least squares methods. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 112, n. 6, p. 1009-1023, Apr. 2006.

VERHULST, N.; SAYRE, K. D.; VARGAS, M.; CROSSA, J.; DECKERS, J.; RAES, D.; GOVAERTS, B. Wheat yield and tillage-straw management system x year interaction explained by climatic co-variables for an irrigated bed planting system in northwestern Mexico. **Field Crops Research**, v. 124, n. 3, p. 347-356, Dec. 2011.

VERMA, M. M.; CHAHAL, G. S.; MURTY, B. R. Limitations of conventional regression analysis a proposed modification. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 53, n. 2, p. 89-91, Sept. 1978.

- VOLTAS, J.; LÓPEZ-CÓRCOLES, H.; BORRÁS, G. Use of biplot analysis and factorial regression for the investigation of superior genotypes in multi-environment trials. **European Journal of Agronomy**, v. 22, n. 3, p. 309-324, Mar. 2005.
- VOLTAS, J.; VAN EEUWIJK, F. A.; SOMBRERO, A.; LAFARGA, A.; IGARTUA, E.; ROMAGOSA, I. Integrating statistical and ecophysiological analyses of genotype by environment interaction for grain filling of barley. I: individual grain weight. **Field Crops Research**, v. 62, n. 1, p. 63-74, June 1999.
- WADDINGTON, C. H. Canalization of development and the inheritance of acquired characters. **Nature**, v. 150, n. 3811, p. 563-565, Nov. 1942.
- WILLIAMS, E. The interpretation of interactions in factorial experiments. **Biometrika**, v. 39, n. 1/2, p. 65-81, May 1952.
- WOOD, J. T. The use of environmental variables in the interpretation of genotype-environment interaction. **Heredity**, v. 37, n. 1, p. 1-7, Aug. 1976.
- WRICKE, G. Über eine methode zur erfassung der Ökologischen streubreite in feldversuchen. **Zeitschrift für Pflanzenzüchtung**, v. 47, n. 1, p. 92-96, 1962.
- WRICKE, G.; WEBER, E. **Quantitative genetics and selection in plant breeding**. Berlin: Walter de Gruyter, 1986. 406 p.
- XU, Y. Envirotyping for deciphering environmental impacts on crop plants. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 129, n. 4, p. 653-673, 2016.
- YAN, W. GGE biplot-A Windows application for graphical analysis of multi-environment trial data and other types of two-way data. **Agronomy Journal**, v. 93, n. 5, p. 1111-1118, Sept. 2001.
- YAN, W.; TINKER, N. A. Biplot analysis of multi-environment trial data: principles and applications. **Canadian Journal of Plant Science**, v. 86, n. 3, p. 623-645, July 2006.
- YAN, W.; KANG, M. S.; MA, B.; WOODS, S.; CORNELIUS, P. L. GGE biplot vs. AMMI analysis of genotype-by-environment data. **Crop Science**, v. 47, n. 2, p. 643-653, Mar./Apr. 2007.
- YATES, F.; COCHRAN, W. G. The analysis of groups of experiments. **The Journal of Agricultural Science**, v. 28, n. 4, p. 556-580, Oct. 1938.
- ZHENG, B.; CHAPMAN, S.; CHRISTOPHER, J.; FREDERIKS, T.; CHENU, K. Frost trends and their estimated impact on yield in the Australian wheatbelt. **Procedia Environmental Sciences**, v. 29, p. 171-172, 2015.
- ZOBEL, R. W.; WRIGHT, M. J.; GAUCH, H. G. Statistical analysis of a yield trial. **Agronomy Journal**, v. 80, n. 3, p. 388-393, May 1988.

