

RODRIGO SILVA ALVES

**BLUP VIA MODELOS DE NORMAS DE REAÇÃO NA AVALIAÇÃO DA  
INTERAÇÃO GENÓTIPOS X AMBIENTES EM PLANTAS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, para obtenção do título de Magister Scientiae.

VIÇOSA  
MINAS GERAIS – BRASIL  
2016

**Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade  
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa**

T

A474b  
2016

Alves, Rodrigo Silva, 1988-

BLUP via modelos de normas de reação na avaliação da  
interação genótipos x ambientes em plantas / Rodrigo Silva Alves.  
– Viçosa, MG, 2016.

v, 32f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Orientador: Marcos Deon Vilela de Resende.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.  
Inclui bibliografia.

1. Melhoramento vegetal. 2. Plantas - Melhoramento  
genético. 3. BLUP. 4. Métodos de simulação. 5. Interação genótipo-  
ambiente. I. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de  
Biologia Geral. Programa de Pós-graduação em Genética e  
Melhoramento. II. Título.

CDD 22 ed. 631.52

RODRIGO SILVA ALVES

**BLUP VIA MODELOS DE NORMAS DE REAÇÃO NA AVALIAÇÃO DA  
INTERAÇÃO GENÓTIPOS X AMBIENTES EM PLANTAS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, para obtenção do título de Magister Scientiae.

**APROVADA:** 20 de julho de 2016.

  
Antonio Policarpo Souza Carneiro

  
Camila Ferreira Azevedo  
(Coorientadora)

  
Marcos Deon Vilela de Resende  
(Orientador)

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço a Deus pelas oportunidades que me as foram dadas na vida.

Aos meus pais, Bráz Tadeu Alves e Maria Lúcia Silva Alves, por todo apoio, amor e incentivo. Ao meu irmão, Luciano Silva Alves, pelo companheirismo.

Ao Professor Marcos Deon Vilela de Resende por ser orientador e o exemplo de profissional. Pelos ensinamentos, conselhos, confiança e amizade.

Aos Professores Antônio Policarpo Souza Carneiro e Camila Ferreira Azevedo por participarem da banca examinadora e pelas sugestões essenciais ao aperfeiçoamento deste trabalho.

Aos amigos do Laboratório de Biometria.

Ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento e à Universidade Federal de Viçosa (UFV) pela oportunidade concedida.

A Fundação de Amparo à Pesquisa de MG (FAPEMIG) pela concessão da bolsa de estudos.

À Empresa CMPC Celulose Riograndense e o Professor Gleison Augusto dos Santos pela parceria e apoio fundamental para elaboração deste trabalho.

E a todos, que de forma direta ou indireta, fizeram parte dessa conquista.

**MUITO OBRIGADO!**

## RESUMO

ALVES, Rodrigo Silva, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, julho de 2016. **BLUP via modelos de normas de reação na avaliação da interação genótipos x ambientes em plantas.** Orientador: Marcos Deon Vilela de Resende. Coorientadores: Camila Ferreira Azevedo e Gleison Augusto dos Santos.

A interação genótipos x ambientes é caracterizada pelo comportamento diferencial dos genótipos frente à variação ambiental. Essa interação pode se expressar de diferentes formas e com diferentes intensidades e é de fundamental importância nas avaliações genéticas. Dentre as formas de se avaliar a interação genótipos x ambientes as abordagens via modelos mistos REML/BLUP são mencionadas como vantajosas no melhoramento vegetal. Além disso, modelos de normas de reação são amplamente utilizados na avaliação da interação genótipos x ambientes no melhoramento animal, mas não no melhoramento vegetal. O presente estudo teve como objetivo verificar a aplicabilidade de modelos de normas de reação (regressão aleatória) via REML/BLUP na avaliação da interação genótipos x ambientes em plantas. Foram avaliados dados reais de diâmetro à altura do peito (DAP) e penetração do Pilodyn (PP) de 215 genótipos de Eucalyptus repetidos em quatro ambientes. De maneira geral, o modelo mais adequado de normas de reação é próximo ao modelo de simetria composta ou de efeitos genotípicos mais interação genótipos x ambientes ( $g + ge$ ). Para ambos os caracteres, o modelo mais adequado de normas de reação foi o cúbico. O modelo cúbico de normas de reação sobre o modelo de simetria composta ( $g + ge$ ) apresenta a vantagem de interpolação para níveis ambientais não experimentados. Curvas de valores genotípicos em função do gradiente ambiental foram geradas. Essas curvas preveem o comportamento dos genótipos em cada nível ambiental. Os modelos de normas de reação podem ser aplicados de forma eficiente no melhoramento de plantas.

## ABSTRACT

ALVES, Rodrigo Silva, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, July, 2016. **BLUP via reaction norms models in the evaluation of genotype by environment interaction in plants.** Advisor: Marcos Deon Vilela de Resende. Co-advisors: Camila Ferreira Azevedo and Gleison Augusto dos Santos.

The genotype by environment interaction is characterized by the differential genotypes behavior faced to environmental variation. This interaction can be expressed in different forms and with different intensities and it has fundamental importance in genetic evaluations. Among the forms to evaluate the genotype by environment interaction via mixed models REML/BLUP approaches have been mentioned as advantageous in plant breeding. In addition, reaction norms models are widely used to evaluate the genotype by environment interaction in animal breeding, but not in plant breeding. This study aimed to verify the applicability of reaction norms models (random regression) via REML/BLUP to evaluate the genotype by environment interaction in plants. Were evaluated real data of diameter at breast height (DBH) and Pilodyn penetration (PP) of 215 Eucalyptus genotypes repeated in four environments. In general, the most appropriate reaction norms model is near to the compound symmetry model or genetic effects added to genotype by environment interaction ( $g + ge$ ). For the both traits, the most appropriate reaction norms model was the cubic. The cubic model of reaction norm on compound symmetry model ( $g + ge$ ) take advantage on interpolation to untested environment levels. Genetic values curves in function of environmental gradient were generated. Its curves predict the genotypes behavior in each environmental level. The reaction norms models can be applied efficiently in plant breeding.

## SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL.....	1
2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	10
BLUP VIA MODELOS DE NORMAS DE REAÇÃO NA AVALIAÇÃO DA INTERAÇÃO GENÓTIPOS X AMBIENTES EM PLANTAS.....	13
RESUMO.....	13
ABSTRACT.....	13
1. INTRODUÇÃO.....	14
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	15
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	24
4. CONCLUSÃO.....	30
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	30

## 1. INTRODUÇÃO GERAL

O efeito da interação genótipos x ambientes é decorrente do comportamento diferencial dos diferentes genótipos nos diferentes ambientes e pode indicar que os melhores indivíduos em um ambiente podem não sê-lo em outro ambiente. Assim, este efeito pode ser um complicador na seleção, se não for considerado adequadamente (RESENDE et al., 2014).

Na análise de um grupo de indivíduos avaliados em um ambiente ou local, o modelo para o valor fenotípico é  $y = \mu + g + e$ , em que  $\mu$  é a média geral,  $g$  é o efeito genotípico e  $e$  é o efeito ambiental. Quando grupos de indivíduos são avaliados em mais de um ambiente, o modelo para o valor fenotípico deve ser expandido para  $y = \mu^* + l + g^* + gl + e$ , em que  $\mu^*$  é o efeito da média geral livre do efeito de local,  $g^*$  é o efeito genotípico, livre da interação genótipos x ambientes,  $l$  é o efeito de local,  $gl$  é o efeito da interação genótipos x ambientes e  $e$  é o efeito ambiental (RESENDE et al., 2014).

Comparando este modelo com o anterior, têm-se as igualdades:  $\mu = \mu^* + l$ ;  $g = g^* + gl$ . Assim verifica-se que quando a avaliação é realizada em um único ambiente, a média genotípica é inflacionada pelo efeito de locais e o efeito genotípico, pelo efeito da interação genótipos x ambientes (RESENDE et al., 2014).

Verifica-se que quando um material é avaliado em um ambiente e utilizado no mesmo, o efeito da interação é capitalizado na seleção, ou seja, o valor genotípico dos indivíduos selecionados e utilizados no local  $l$  é dado por:  $\mu^* + l + g^* + gl$ . Quando o material é avaliado em um ambiente e utilizado em outro, o valor genotípico é menor, equivalendo  $\mu^* + g^*$ . Assim, a interação pode ser favorável ou desfavorável à seleção, dependendo da estratégia de utilização do material selecionado (RESENDE et al., 2014).

Considerando fixo o efeito de locais, a variação fenotípica total é dada por:  $\hat{\sigma}_y^2 = \hat{\sigma}_{g^*}^2 + \hat{\sigma}_{gl}^2 + \hat{\sigma}_e^2$  (RESENDE, 2007). Considerando dois ambientes  $x$  e  $y$  o componente de variância da interação genótipos x ambientes pode ser assim desdobrado (ROBERTSON, 1959):

$$\sigma_{gl}^2 = \frac{1}{2}(\sigma_{gx} - \sigma_{gy})^2 + (1 - r_{gxgy})\sigma_{gx}\sigma_{gy}, \text{ em que:}$$

$\frac{1}{2}(\sigma_{gx} - \sigma_{gy})^2$ : parte simples da interação, explicada pela mudança de variação genética (heterogeneidade de variâncias) dos materiais nos diferentes ambientes.



$(1 - r_{gxy})\sigma_{gx}\sigma_{gy}$ : parte complexa da interação, advinda da falta de correlação genética entre o desempenho do material genético de um ambiente para outro. É a parte problemática da interação, significando que um material bom em um ambiente pode não sê-lo em outro, quando  $r_{gxy}$  é baixa.

$r_{gxy}$ : correlação genética entre o desempenho do material genético de um ambiente para outro.

$\sigma_{gx}$ : desvio padrão genético no ambiente  $x$ .

$\sigma_{gy}$ : desvio padrão genético no ambiente  $y$ .

Pela expressão de  $\sigma_{gl}^2$ , verifica-se que, quando a correlação genética através dos ambientes equivale a um, a variância da interação genótipos x ambientes refere-se, exclusivamente, à heterogeneidade de variâncias (RESENDE, 2007).

A correlação  $r_{gxy}$  pode ser estimada pelas expressões:

$$\hat{r}_{gxy} = \frac{\sigma_{g^*}^2}{\sigma_{gx}\sigma_{gy}} = \frac{\sigma_{g^*}^2}{\sigma_{g^*}^2 + \sigma_{gl}^2 - 0,5(\sigma_{gx} - \sigma_{gy})^2} = \frac{r_{xy}}{h_x h_y}, \text{ em que } r_{xy} \text{ é a correlação fenotípica}$$

entre o desempenho do material genético de um ambiente para o outro e  $h_x$  e  $h_y$  são as raízes quadradas das herdabilidade nos ambientes  $x$  e  $y$ , respectivamente. Esta expressão é válida, pois a covariância fenotípica (numerador da correlação fenotípica), neste caso, é somente de natureza genética. Esta correlação ( $\hat{r}_{gxy}$ ) é também denominada correlação genética do tipo B, por ser avaliada sobre diferentes indivíduos (RESENDE, 2007).

Para situações que envolvem mais de dois locais, a correlação genética pode ser estimada por:

$$\hat{r}_{g_i g_j} = \frac{\sigma_{g^*}^2}{\sigma_{g^*}^2 + \sigma_{g_l}^2 - v(\sigma_g)}, \text{ em que:}$$

$V(\sigma_g)$ : variância da escala genética ou variância dos desvios padrões genéticos nos ambientes. Em caso de variações genéticas de magnitudes similares nos ambientes, este valor torna-se nulo.

Na estimação de  $r_{g_i g_j}$  e  $r_{gxy}$ , o conceito do coeficiente de correlação genotípica intraclasse pode ser utilizado (DICKERSON, 1962). Considerando homogeneidade de variância genética ( $V(\sigma_g) = 0$ ) nos ambientes, tem-se que:

$$\hat{r}_{gxy} = \frac{\sigma_{g^*}^2}{\sigma_{gx}\sigma_{gy}} = \frac{\sigma_{g^*}^2}{\sigma_{g^*}^2 + \sigma_{gl}^2}.$$

Este estimador subestima a correlação genética se houver heterogeneidade de variâncias e, neste caso, é um estimador conservador do ponto de vista do melhorista, já que superestimar (diminuindo a estimativa da correlação genética) o efeito da interação e, conseqüentemente, levará o melhorista a se precaver contra ela. Assim,  $r_{g_i g_j}$  (assumindo  $V(\sigma_g) = 0$ ) é o limite inferior da correlação genética esperada para um caráter avaliado em parentes em dois diferentes ambientes. Equivale também a um estimador exato de  $r_{g_x g_y}$  quando se corrige (padronização), previamente, a heterogeneidade de variância dos dados. Este estimador pode ser aplicado facilmente a partir de uma análise de variância conjunta, segundo um modelo aleatório (RESENDE, 2007).

As correlações  $r_{g_i g_j}$  e  $r_{g_x g_y}$  podem ser expressas alternativamente em função da proporção  $P = \frac{\sigma_{gi}^2}{\sigma_{g^*}^2}$ , por meio de  $r_{g_i g_j} = \frac{\sigma_{g^*}^2}{\sigma_{g^*}^2 + P\sigma_{g^*}^2} = \frac{1}{1+P}$ . Com  $P = 0,5$ , tem-se  $r_{g_i g_j} = 0,67$ , que é um valor alto de correlação genética. Assim, pode-se inferir que quando a proporção *variância da interação/variância genética livre da interação* for inferior a 0,5, a interação não é problemática para o melhorista, implicando perdas de ganhos com a seleção indireta (seleção em um local visando ganho em outro). Tem-se também a igualdade  $P = \frac{1-r_{g_i g_j}}{r_{g_i g_j}}$  (RESENDE, 2007).

Os experimentos repetidos em vários ambientes são comuns na experimentação em genética e melhoramento. As análises deste tipo de experimento objetivam a realização de inferências: (i) para os ambientes individuais; (ii) para o ambiente médio; (iii) para os ambientes novos não incluídos na rede experimental. De maneira geral, a capacidade dos materiais genéticos se comportarem bem em uma grande amplitude de condições ambientais pode ser fator essencial em um programa de melhoramento genético. Neste contexto, o estudo da estabilidade dos materiais genéticos torna-se relevante. De maneira geral, um material é considerado estável quando apresenta pequenas variações no seu comportamento geral quando é avaliado em diversas condições de ambiente. Esse conceito está associado à plasticidade dos genótipos e, na literatura internacional, às vezes referido como sensibilidade ambiental dos genótipos. Nesses termos, um genótipo ideal é aquele que responde de maneira previsível ou proporcional ao estímulo ambiental (RESENDE, 2007).

Os procedimentos de análise da interação genótipos x ambientes evoluíram da tradicional ANOVA conjunta de experimentos, passando pelos métodos de estudo da

adaptabilidade fenotípica baseados em análise de regressão, pelos métodos não paramétricos para estabilidade e adaptabilidade e pelos modelos multiplicativos (AMMI) para efeitos da interação. Tais procedimentos apresentam limitação para lidar com dados desbalanceados, delineamentos experimentais não ortogonais (blocos incompletos) e com heterogeneidade de variâncias entre os vários locais de experimentação, situações estas corriqueiras na experimentação de campo. Além do mais, tais metodologias assumem, em geral, que os efeitos de tratamentos genéticos são fixos, o que é desvantajoso e incoerente com a prática simultânea da estimação de componentes de variância e parâmetros genéticos (tais como a herdabilidade) realizada com base nestes experimentos (RESENDE, 2007).

Outro aspecto refere-se à escolha do procedimento a ser aplicado, dentre os vários disponíveis. Alguns procedimentos conduzem a resultados similares, outros possuem propriedades estatísticas superiores e alguns apresentam interpretações mais simples dos resultados. Assim, a escolha a priori do método a ser utilizado é uma tarefa difícil. Também vários métodos não são prontamente comparáveis, pelo menos formalmente, pois envolvem conceitos diferentes. Neste sentido, Piepho (1999) propôs o uso da metodologia de modelos mistos via REML (Restricted Maximum Likelihood) para a comparação entre os vários procedimentos, tais quais o de Finlay e Wilkinson, o de Eberhart e Russel, o de Shukla, o de Lin et al. e uma versão AMMI considerando os efeitos de locais como aleatórios. Segundo Piepho (1999), a maioria das medidas tradicionais de estabilidade podem ser enquadradas na metodologia de modelos mistos, assumindo os efeitos de genótipos como fixos e os efeitos de locais como aleatórios (procedimento REML/GLS). O método REML é então aplicado na estimação de parâmetros, fato que é vantajoso devido à sua aplicabilidade para a situação de dados desbalanceados e de heterogeneidade de variâncias. Adicionalmente, propicia uma escolha formal do melhor procedimento por meio do uso do teste da razão de verossimilhança (REMLRT), visto que os vários modelos de análise se encaixam como sub-modelos de um modelo mais geral (o modelo de variância ambiental de Lin et al.), produzindo uma estrutura hierárquica de modelos, permitindo o uso do teste de razão de verossimilhança. Assim, o problema de escolha de uma medida adequada de estabilidade e adaptabilidade equivale exatamente ao problema de identificação da mais apropriada estrutura de variância e covariância. Em outras palavras, a escolha do método mais adequado é dependente do conjunto de dados analisados (RESENDE, 2007).

Embora adequada para lidar com desbalanceamento e heterogeneidade de variâncias, a metodologia de modelos mistos é mais adequada aos propósitos do melhoramento quando considera os efeitos de genótipos como aleatórios, visando à obtenção dos BLUPs dos referidos efeitos. E isto não é realizado pelos métodos de estabilidade e adaptabilidade mencionados. Considerando os efeitos de genótipos como aleatórios o procedimento ideal é o BLUP multivariado (RESENDE et al., 1999; RESENDE, 2002) em que os vários ambientes são considerados como se fossem diferentes caracteres. Nesse caso, são preditos valores genéticos para cada ambiente, para o ambiente médio e para novos ambientes. O BLUP multivariado considera intrinsecamente a heterogeneidade de variâncias, sendo, portanto, o procedimento ideal. Entretanto, com grande número de ambientes, o modelo multivariado é praticamente impossível de ser ajustado. Uma opção de modelo parcimonioso para o BLUP multivariado é o modelo fator analítico multiplicativo misto (FAMM), o qual é análogo ao AMMI, pois é multiplicativo, mas difere por considerar os efeitos genotípicos como aleatórios (RESENDE; THOMPSON, 2004). Os modelos FAMM permitem inferências sobre valores genéticos, adaptabilidade, estabilidade e agrupamento de locais com base na interação genótipos x ambientes. Permite também o uso de modelos espaciais para os erros dentro de locais, que são, em geral, correlacionados (RESENDE, 2007).

Outra opção de modelo parcimonioso é usar o modelo misto univariado de efeitos principais ( $g$ ) e da interação ( $ge$ ), porém, levando em conta a heterogeneidade de variâncias, via alguma transformação prévia nos dados. A transformação dos dados, multiplicando os por  $h_i/h_m$  praticamente reproduz, via  $g + ge$ , os resultados do modelo BLUP multivariado, conduzindo a um viés para o efeito genotípico médio ( $g + gm$ , em que  $gm$  é o efeito médio das interações com locais) de apenas 2% (RESENDE, 2007). No caso,  $h_i$  e  $h_m$  referem-se às raízes quadradas das herdabilidade no ambiente  $i$  e da média das herdabilidade em cada ambiente, respectivamente. Esta transformação considera tanto a heterogeneidade de variância genética quanto ambiental e mostrou-se superior (em termos de viés) a outras transformações comumente relatadas na literatura, as quais são baseadas apenas no desvio padrão fenotípico (heterogeneidade de variância fenotípica) (RESENDE, 2007).

É importante relatar que o BLUP considera a herdabilidade dos efeitos da interação genótipos x ambientes, ou seja, elimina os ruídos ou efeitos residuais, por ocasião do processo de predição de  $ge$  (RESENDE, 2007).

Atualmente, procedimentos de interpretação mais simples têm tido apelo para análise de adaptabilidade e estabilidade. Nesse sentido, medidas que incorporam ambos (estabilidade e adaptabilidade) em uma única estatística, tais como os métodos de Annicchiarico (1992) e Lin e Binns (1988) e modificações, têm sido enfatizados (CRUZ et al., 2014). No contexto dos modelos mistos, um método para ordenamento de genótipos simultaneamente por seus valores genéticos (produtividade e estabilidade), refere-se ao procedimento BLUP sob médias harmônicas (RESENDE, 2002). Nesse caso, o vetor de dados ( $y$ ) deve ser trabalhado como a recíproca dos dados observados, ou seja,  $(1/y)$ . Isto produz resultados que são função  $(1/H)$  da média harmônica ( $H$ ) dos dados. Quanto menor for o desvio padrão do comportamento genotípico através dos locais, maior será a média harmônica de seus valores genotípicos. Assim, a seleção pelos maiores valores da média harmônica dos valores genotípicos (MHVG) implica simultaneamente seleção para produtividade e estabilidade. Adicionalmente, o uso da transformação  $1/y$  considera também a instabilidade dentro dos locais (RESENDE, 2007).

Em termos de adaptabilidade, uma medida simples e eficiente no contexto dos modelos mistos refere-se à performance relativa dos valores genotípicos (PRVG) através dos ambientes. Neste caso, os valores genotípicos preditos (ou os dados originais) são expressos como proporção da média geral de cada local e, posteriormente, obtém-se o valor médio desta proporção através dos locais. Genericamente, a performance relativa tem sido usada a longo tempo (WRIGHT et al., 1966) em termos de dados fenotípicos, e constitui a base do método de Annicchiarico (1992) (RESENDE, 2007).

Portanto, a seleção simultaneamente por produtividade, estabilidade e adaptabilidade, no contexto dos modelos mistos, pode ser realizada pelo método da média harmônica da performance relativa dos valores genéticos (MHPRVG) preditos, proposto por Resende (2004).

Esse método permite selecionar simultaneamente pelos três atributos mencionados e apresenta as seguintes vantagens: (i) considera os efeitos genotípicos como aleatórios e, portanto, fornece estabilidade e adaptabilidade genotípica e não fenotípica; (ii) permite lidar com desbalanceamento; (iii) permite lidar com delineamentos não ortogonais; (iv) permite lidar com heterogeneidade de variâncias; (v) permite considerar erros correlacionados dentro de locais; (vi) fornece valores genéticos já penalizados de instabilidade; (vii) pode ser aplicado com qualquer número de

ambientes; (viii) permite considerar a estabilidade e adaptabilidade na seleção de indivíduos dentro de progênie; (ix) não depende da estimação e interpretação de outros parâmetros tais quais coeficientes de regressão; (x) elimina os ruídos da interação genótipos x ambientes pois considera as herdabilidade desses efeitos; (xi) gera resultados na própria grandeza ou escala do caráter avaliado; (xii) permite computar o ganho genético com a seleção pelos três atributos simultaneamente. Estes dois últimos fatores são bastante importantes. Outros métodos como o de Lin e Binns fornecem resultados que não são interpretados diretamente e então não permitem computar o ganho genético no caráter composto pela produtividade, estabilidade e adaptabilidade. O Método de Annicchiarico depende, adicionalmente, de suposições de valores de  $\alpha$  associados a  $Z_{(1-\alpha)}$ , que refere-se ao percentil da função distribuição normal padrão associado a determinado nível de significância  $\alpha$  (RESENDE, 2007).

Em resumo, considerando os efeitos de genótipos como aleatórios, existem duas opções principais de análise via modelos mistos REML/BLUP: (i) Modelos FAMM, os quais são análogos aos modelos AMMI; (ii) Modelo de simetria composta (MHPRVG), que é análogo aos métodos de Lin e Binns e Annicchiarico. O modelo linear misto de simetria composta pode ser aplicado via modelo multivariado ou via modelo univariado do tipo ( $g + ge$ ) com correção para heterogeneidade de variâncias (RESENDE, 2007).

Dentre as formas de se avaliar a interação genótipos x ambientes em animais, modelos de normas de reação têm se destacado (KOLMODIN et al., 2002; STREIT et al., 2012). Apesar de sua ampla utilização no melhoramento animal, trabalhos que empregam modelos de normas de reação (regressão aleatória) são inexistentes no melhoramento vegetal.

A expressão fenotípica potencial de um dado genótipo, considerado em todas as situações ambientais em que o genótipo pode sobreviver, é sua norma de reação (RESENDE et al., 2014). A norma de reação em si é uma função, com o valor do gradiente ambiental como argumento e o valor genotípico do caráter como um valor da função (DE JONG, 1995). Certas “normas” são relativamente estreitas, significando que, se o genótipo existe, ele é previsivelmente constante em expressão fenotípica. Por outro lado, se os alcances das reações são grandes, o desenvolvimento é mais flexível e fenótipos diversos são produzidos sob condições ambientais diversas (RESENDE et al., 2014). Além disso, diferentes genótipos podem resultar em fenótipos semelhantes se houver sobreposição de alcances de reações (METTLER; GREGG, 1973). Sendo assim,

o conceito de norma de reação é, essencialmente, um conceito de interação genótipos x ambientes (RESENDE et al., 2014).

A variação genética envolve diferenças entre as normas de reação, enquanto a variação ambiental refere-se a diferenças fenotípicas dentro de normas. A variação não genética, chamada frequentemente de plasticidade fenotípica, permite ao indivíduo adaptar-se melhor durante o desenvolvimento. Então os genótipos com grandes normas de reação são considerados melhor adaptados, em geral, pois podem desenvolver-se em uma gama de situações ambientais. Tais genótipos são mais versáteis. A importância da plasticidade fenotípica nos estudos de interação genótipos x ambientes é que ela possibilita identificar genótipos que responderiam de maneira positiva a ambientes favoráveis e vice-versa ou de genótipos com desempenhos pouco variáveis conforme o ambiente (RESENDE et al., 2014).

A norma de reação descreve o valor genotípico de um indivíduo como uma função contínua do ambiente (KOLMODIN, 2002) e expressa o fenótipo como uma função polinomial do valor ambiental em que os coeficientes polinomiais são assumidos estar sob influência genética (DE JONG, 1995).

Do ponto de vista estatístico, através do uso de funções de covariâncias (KIRKPATRICK et al., 1990), o modelo de normas de reação pode ser generalizado para um número infinito de ambientes, possibilitando-se estudar as normas de reação dos indivíduos ao longo de um gradiente ambiental, pela regressão do desempenho dos genótipos no valor médio do desempenho observado em cada ambiente (DE JONG, 1995). A vantagem desse modelo é que a resposta à seleção pode ser predita não somente na expressão fenotípica em todo ambiente, mas também na sensibilidade ambiental da característica às mudanças no ambiente (DE JONG; BIJMA, 2002).

Como o gradiente ambiental é desconhecido, pode-se estimá-lo por meio de um modelo estatístico adequado e, em seguida, utilizar estas estimativas como uma covariável conhecida em um modelo de regressão aleatória.

A teoria associada à regressão aleatória foi apresentada inicialmente por Henderson Júnior (1982). Baseado nessa teoria existe, em um dado experimento, diferentes coeficientes de regressão associados aos diferentes indivíduos da população, de forma que se os indivíduos são efeitos aleatórios, os coeficientes de regressão associados a estes indivíduos, devem também ser tratados como efeitos aleatórios (HENDERSON, 1984; RESENDE et al., 2001).

Os modelos de regressão aleatória permitem a obtenção de diferentes curvas de valores genéticos associadas aos diferentes indivíduos e considera as mudanças nas variâncias genéticas e residuais através do espaço. A estimação de covariâncias entre os efeitos de regressão aleatória produz estimativas de funções de covariâncias (KIRKPATRICK et al., 1990), que referem-se a uma descrição contínua da estrutura de covariâncias do caráter para a amplitude de ambientes abrangidos pelos dados, ou seja, uma função de covariância descreve a covariância entre medições tomadas em certos ambientes como função destes ambientes. Meyer (1998) demonstrou a equivalência entre os modelos de regressão aleatória e de funções de covariância (RESENDE et al., 2001).

Os modelos de regressão aleatória e as funções de covariância podem expressar, de maneira mais realística, os fenômenos associados a dados longitudinais (RESENDE et al., 2001; SCHAEFFER, 2004). Meyer (1998) relata que estes modelos deverão suplantiar os modelos menos realísticos até então usados (RESENDE et al., 2001).

Diante do exposto, o presente estudo teve como objetivo avaliar a aplicabilidade de modelos de normas de reação (regressão aleatória) via REML/BLUP na avaliação da interação genótipos x ambientes em plantas.



## 2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANNICCHIARICO, P. **Cultivar adaptation and recommendation from alfalfa trials in northern Italy.** Journal of Genetics and Plant Breeding, v. 30, p. 269-278, 1992.

CRUZ, C. D.; CARNEIRO, P. C. S.; REGAZZI, A. J. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético.** 3.ed. Viçosa: Ed. da UFV, 2014. v. 2, 668p.

DE JONG, G. **Phenotypic plasticity as a product of selection in a variable environment.** American Naturalist, v. 145, n. 4, p. 493-512. 1995.

DE JONG, G.; BIJMA, P. **Selection and phenotypic plasticity in evolutionary biology and animal breeding.** Livestock Production Science, v. 78, p. 195-214, 2002.

DICKERSON, G. E. **Implications of genotype – environmental interactions in animal breeding.** Animal production, v. 4, p. 47-63, 1962.

HENDERSON JUNIOR, C. R. **Analysis of covariance in the mixed model: higher-level, nonhomogeneous and random regression.** Biometrics, v.38, p.633-40, 1982.

HENDERSON, C. R. **Applications of linear models in animal breeding.** Guelph: University of Guelph, 1984. 462p.

KIRKPATRICK, M., LOFSVOLD, D., BULMER, M. **Analysis of the inheritance, selection and evolution of growth trajectories.** Genetics, v.124, p.979-93, 1990.

KOLMODIN, R.; STRANDBERG, E.; MADSEN, P.; JENSEN, J.; JORJANI, H. **Genotype by environment interaction in Nordic dairy cattle studied using reaction norms.** Acta Agriculturae Scandinavia, Section A - Animal Science, v. 52, p. 11-24, 2002.

LIN, C. S.; BINNS, M. R. **A superiority measure of cultivar performance for cultivar x location data.** Canadian Journal of Plant Science, Ottawa, v. 68, n. 3, p. 193-198, 1988.

METTER, I. E.; GREGG, T. G. 1973. **Genética de populações e evolução**. Polígono, São Paulo.

MEYER, K. **Estimating covariance functions for longitudinal data using a random regression model**. Genet. Sel. Evol., v.30, p.221-49, 1998.

PIEPHO, H. P. **Stability analysis using SAS**. Agronomy Journal, v. 91, p. 154-160, 1999.

RESENDE, M. D. V. de. **Genética biométrica e estatística no melhoramento de plantas perenes**. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica, 2002. 975p.

RESENDE, M. D. V. de. **Métodos estatísticos ótimos na análise de experimentos de campo**. Colombo: Embrapa Florestas. 2004. 65 p. (Embrapa Florestas Documentos, 100).

RESENDE, M. D. V. de.; THOMPSON, R. **Factor analytic multiplicative mixed models in the analysis of multiple experiments**. Brazilian Journal of Mathematics and Statistics, v. 22, n. 2, p. 31-52, 2004.

RESENDE, M. D. V. **Matemática e estatística na análise de experimentos e no melhoramento genético**. Colombo: Embrapa Florestas, 2007. 562p.

RESENDE, M. D. V.; FERNANDES, J. S. C.; SIMEÃO, R. M. **BLUP individual multivariado em presença de interação genótipo x ambiente para delineamentos experimentais repetidos em vários ambientes**. Revista de Matemática e Estatística, v. 17. P. 209-228, 1999.

RESENDE, M. D. V.; REZENDE, G. D. S. P.; FERNANDES, J. S. C. **Regressão aleatória e funções de covariância na análise de medidas repetidas**. Revista de Matemática e Estatística, v. 19, p.21-40, 2001.

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.** 1. ed. Visconde do Rio Branco: Suprema, 2014. v. 1. 881p.

ROBERTSON, A. **Experimental design in the evaluation of genetic parameters.** *Biometrics*, Washington, v. 15, p. 219-226, 1959.

SCHAEFFER, L. R. **Applications of random regression models in animal breeding.** *Livestock Production Science*, v. 86, p. 35-45, 2004.

STREIT, M.; REINHARDT, F.; THALLER, G.; BENNEWITZ, J. **Reaction norms and genotype-by-environment interaction in the German Holstein dairy cattle.** *Journal of Animal Breeding and Genetics*, v. 129, p. 380-389. 2012.

WRIGHT, J. W.; PAULEY, S. S.; POLK, R. B.; JOKELA, J. J. **Performance of scotch pine varieties in North Central Region.** *Silvae Genetica*, v. 15, p. 101-110, 1966.

# BLUP VIA MODELOS DE NORMAS DE REAÇÃO NA AVALIAÇÃO DA INTERAÇÃO GENÓTIPOS X AMBIENTES EM PLANTAS

## RESUMO

A interação genótipos x ambientes é caracterizada pelo comportamento diferencial dos genótipos frente à variação ambiental. Essa interação pode se expressar de diferentes formas e com diferentes intensidades e é de fundamental importância nas avaliações genéticas. Dentre as formas de se avaliar a interação genótipos x ambientes as abordagens via modelos mistos REML/BLUP são mencionadas como vantajosas no melhoramento vegetal. Além disso, modelos de normas de reação são amplamente utilizados na avaliação da interação genótipos x ambientes no melhoramento animal, mas não no melhoramento vegetal. O presente estudo teve como objetivo verificar a aplicabilidade de modelos de normas de reação (regressão aleatória) via REML/BLUP na avaliação da interação genótipos x ambientes em plantas. Foram avaliados dados reais de diâmetro à altura do peito (DAP) e penetração do Pilodyn (PP) de 215 genótipos de Eucalyptus repetidos em quatro ambientes. De maneira geral, o modelo mais adequado de normas de reação é próximo ao modelo de simetria composta ou de efeitos genotípicos mais interação genótipos x ambientes ( $g + ge$ ). Para ambos os caracteres, o modelo mais adequado de normas de reação foi o cúbico. O modelo cúbico de normas de reação sobre o modelo de simetria composta ( $g + ge$ ) apresenta a vantagem de interpolação para níveis ambientais não experimentados. Curvas de valores genotípicos em função do gradiente ambiental foram geradas. Essas curvas preveem o comportamento dos genótipos em cada nível ambiental. Os modelos de normas de reação podem ser aplicados de forma eficiente no melhoramento de plantas.

**Palavras chave:** Modelos mistos; regressão aleatória; simetria composta; seleção genética; Eucalyptus.

## ABSTRACT

The genotype by environment interaction is characterized by the differential genotypes behavior faced to environmental variation. This interaction can be expressed in different forms and with different intensities and it has fundamental importance in genetic evaluations. Among the forms to evaluate the genotype by environment interaction via

mixed models REML/BLUP approaches have been mentioned as advantageous in plant breeding. In addition, reaction norms models are widely used to evaluate the genotype by environment interaction in animal breeding, but not in plant breeding. This study aimed to verify the applicability of reaction norms models (random regression) via REML/BLUP to evaluate the genotype by environment interaction in plants. Were evaluated real data of diameter at breast height (DBH) and Pilodyn penetration (PP) of 215 Eucalyptus genotypes repeated in four environments. In general, the most appropriate reaction norms model is near to the compound symmetry model or genetic effects added to genotype by environment interaction ( $g + ge$ ). For the both traits, the most appropriate reaction norms model was the cubic. The cubic model of reaction norm on compound symmetry model ( $g + ge$ ) take advantage on interpolation to untested environment levels. Genetic values curves in function of environmental gradient were generated. Its curves predict the genotypes behavior in each environmental level. The reaction norms models can be applied efficiently in plant breeding.

**Key words:** Mixed models; random regression; compound symmetry; genetic selection; Eucalyptus.

## 1. INTRODUÇÃO

Em genética quantitativa a presença de interação genótipos x ambientes resulta da resposta diferencial dos genótipos às mudanças ambientais, o que pode ocasionar alteração no ordenamento de performance dos genótipos nos diferentes ambientes (FALCONER; MACKAY, 1996; LYNCH; WALSH, 1998). Pela relevância dessa interação, cabe ao melhorista avaliar sua magnitude e significância, quantificar seus efeitos sobre as técnicas de melhoramento e estratégias de difusão de tecnologia e fornecer subsídios que possibilitem adotar procedimentos para sua minimização e, ou, seu aproveitamento (CRUZ et al., 2012).

Vários métodos estatísticos têm sido desenvolvidos e aplicados na análise de interação genótipos x ambientes. Dentre as formas de se avaliar a interação genótipos x ambientes, a abordagem de modelos mistos REML/BLUP, têm sido a mais indicada (RESENDE; THOMPSON, 2004; RESENDE, 2007). Além disso, modelos de normas de reação são amplamente utilizados na avaliação da interação genótipos x ambientes no melhoramento animal (KOLMODIN et al., 2002; STREIT et al., 2012).

O modelo linear misto de simetria composta ( $g + ge$ ) assume tanto a homogeneidade de variâncias como a de covariâncias entre ambientes (LITTELL et al., 1998). Essa abordagem é desejável porque depende do menor número possível de parâmetros. No entanto, pode ser ineficiente no caso de heterogeneidade de variância e de covariância entre ambientes. Um procedimento de pré-correção dos dados via multiplicação dos dados por  $h_i/h_m$ , em que:  $h_i$  é a raiz quadrada da herdabilidade no ambiente  $i$  e  $h_m$  é a raiz quadrada da média das herdabilidades em cada ambiente, considera simultaneamente a heterogeneidade de variância genética e a fenotípica entre ambientes, sendo penalizado pela alta variância fenotípica e capitalizado pela alta variância genética, o que equivale aproximadamente a padronizar pelo desvio-padrão ambiental de cada ambiente e multiplicar pela média desses desvios-padrão. Dessa forma, a aplicação de estruturas simetria composta fornece resultados semelhantes aos que se obtêm quando se aplica a estrutura de simetria composta, com variâncias heterogêneas (MARIGUELE et al., 2011; RESENDE et al., 2014).

O modelo de normas de reação é uma função de covariância que permite atribuir a cada indivíduo (clone), coeficientes de regressão aleatórios que predizem o valor genotípico em função do gradiente ambiental (RESENDE et al., 2014). Assim, cada indivíduo terá um valor genotípico para cada ambiente, caracterizando e considerando a interação genótipos x ambientes.

Os modelos de normas de reação podem ser ajustados via modelos de regressão aleatória por REML/BLUP. Inclusive, modelos de regressão quadrática, cúbica e de maiores graus podem também ser avaliados (RESENDE et al., 2014). Apesar de sua ampla utilização na avaliação da interação genótipos x ambientes no melhoramento animal, trabalhos que empregam modelos de normas de reação ajustados via regressão aleatória são inexistentes no melhoramento vegetal.

Diante do exposto, o presente estudo teve como objetivo avaliar a aplicabilidade de modelos de normas de reação (regressão aleatória) via REML/BLUP na avaliação da interação genótipos x ambientes em plantas.

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

Os experimentos foram instalados nas áreas da empresa CMPC Celulose Riograndense em quatro municípios do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Em cada local, foi estabelecido um experimento no delineamento em blocos casualizados com

215 clones de Eucalyptus, parcela de árvore única e 30 repetições. As árvores foram plantadas no espaçamento de 3,5m x 2,6m. As informações edafoclimáticas de cada local constam na Tabela 1.

Tabela 1- Localização geográfica e condições edafoclimáticas dos quatro ambientes do Estado do Rio Grande do Sul, utilizados para experimentação.

	Ambiente 1	Ambiente 2	Ambiente 3	Ambiente 4
Coordenadas geográficas	Latitude:	Latitude:	Latitude:	Latitude:
	30°11'09" S	30°29'45" S	30°27'19" S	30°14'46" S
	Longitude:	Longitude:	Longitude:	Longitude:
	52°00'10" W	52°19'35" W	52°39' 53" W	53°49'7" W
Altitude (m)	141	378	250	301
Ocupação anterior	Plantio de Eucalyptus	Pastagem	Pastagem	Pastagem
Tipo de solo	Argissolo Vermelho distrófico nitossólico - textura argilosa	Argissolo Vermelho Amarelo distrófico típico - textura média/argilosa	Argissolo Vermelho distrófico abruptico - textura arenosa/argilosa	Argissolo Vermelho distrófico típico - textura média/argilosa
Fertilidade	Média a alta	Média a alta	Média a alta	Média a baixa
Profundidade do solo	Profundo	Raso	Médio	Profundo
Relevo	Plano suave ondulado	Ondulado	Ondulado	Plano suave ondulado
Mudança textural (perfil do solo)	Leve	Forte	Moderada	Leve
Temperatura média (°C)	17,5	16,0	17,0	16,8
Temperatura mínima absoluta (°C)	-0,9	-1,7	-0,6	-0,0
Temperatura máxima absoluta (°C)	32,3	30,7	33,3	34,7
Umidade relativa (%)	77,6	80,6	74,8	75,6
Pluviosidade (mm)	1.422	1.564	1.368	1.133
Velocidade do vento (m/s)	5,5	4,9	5,4	6,2

Fonte: CMPC Celulose Riograndense

Aos três anos de idade, foram mensurados os caracteres diâmetro à altura do peito (DAP) em centímetros e penetração do Pilodyn (PP) em milímetros. O DAP foi obtido com o auxílio de uma fita diamétrica e a PP através do equipamento Pilodyn. Nesse caso, foram obtidas duas medidas à altura de 1,3m em cada árvore (face norte e sul), para as análises foi considerada a média aritmética dessas duas medidas. A PP é, em princípio, inversamente proporcional à densidade da madeira.

Para experimentos repetidos em vários ambientes, considerando a tomada de uma observação por parcela, o modelo de simetria composta ( $g + ge$ ) (RESENDE, 2007) é dado por:  $y = Xb + Zg + Wge + e$ , em que:  $y$ ,  $b$ ,  $g$ ,  $ge$  e  $e$  são vetores de dados, de efeitos fixos (médias de blocos através dos locais), de efeitos genotípicos (aleatório), de efeitos da interação genótipos x ambientes (aleatório) e de erros aleatórios, respectivamente;  $X$ ,  $Z$  e  $W$  são matrizes de incidência para  $b$ ,  $g$  e  $ge$ , respectivamente.

As distribuições e estruturas de médias e variâncias assumidas foram:

$$E \begin{bmatrix} y \\ g \\ ge \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} Xb \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}; \quad Var \begin{bmatrix} g \\ ge \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} I\sigma_g^2 & 0 & 0 \\ 0 & I\sigma_{ge}^2 & 0 \\ 0 & 0 & I\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

As equações de modelo misto para a predição de  $g$  e  $ge$  via o método BLUP equivalem a:

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z & X'W \\ Z'X & Z'Z + I\lambda_1 & Z'W \\ W'X & W'Z & W'W + I\lambda_2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{g} \\ \widehat{ge} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \\ W'y \end{bmatrix}, \text{ em que:}$$

$I$ : matriz identidade de ordem apropriada aos dados;

$$\lambda_1 = \frac{\sigma_e^2}{\sigma_g^2} = \frac{1-h_g^2-c_{ge}^2}{h_g^2};$$

$$\lambda_2 = \frac{\sigma_e^2}{\sigma_{ge}^2} = \frac{1-h_g^2-c_{ge}^2}{c_{ge}^2};$$

$h_g^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \sigma_{ge}^2 + \sigma_e^2}$ : herdabilidade individual no sentido amplo de plantas individuais no bloco;

$c_{ge}^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \sigma_{ge}^2 + \sigma_e^2}$ : coeficiente de determinação dos efeitos da interação genótipos x ambientes;

$\sigma_g^2$ : variância genotípica entre clones;

$\sigma_{ge}^2$ : variância da interação genótipos x ambientes;

$\sigma_e^2$ : variância residual entre plantas;



A estrutura de covariância (simetria composta) para os efeitos genéticos é da

forma:  $\Sigma_g = \begin{bmatrix} \sigma_g^2 + \sigma_{ge}^2 & \sigma_g^2 & \sigma_g^2 & \sigma_g^2 \\ \sigma_g^2 & \sigma_g^2 + \sigma_{ge}^2 & \sigma_g^2 & \sigma_g^2 \\ \sigma_g^2 & \sigma_g^2 & \sigma_g^2 + \sigma_{ge}^2 & \sigma_g^2 \\ \sigma_g^2 & \sigma_g^2 & \sigma_g^2 & \sigma_g^2 + \sigma_{ge}^2 \end{bmatrix}$  e a estrutura da matriz de

correlação para os efeitos genéticos é da forma:

$$G = \begin{bmatrix} 1 & \sigma_g^2/(\sigma_g^2 + \sigma_{ge}^2) & \sigma_g^2/(\sigma_g^2 + \sigma_{ge}^2) & \sigma_g^2/(\sigma_g^2 + \sigma_{ge}^2) \\ \sigma_g^2/(\sigma_g^2 + \sigma_{ge}^2) & 1 & \sigma_g^2/(\sigma_g^2 + \sigma_{ge}^2) & \sigma_g^2/(\sigma_g^2 + \sigma_{ge}^2) \\ \sigma_g^2/(\sigma_g^2 + \sigma_{ge}^2) & \sigma_g^2/(\sigma_g^2 + \sigma_{ge}^2) & 1 & \sigma_g^2/(\sigma_g^2 + \sigma_{ge}^2) \\ \sigma_g^2/(\sigma_g^2 + \sigma_{ge}^2) & \sigma_g^2/(\sigma_g^2 + \sigma_{ge}^2) & \sigma_g^2/(\sigma_g^2 + \sigma_{ge}^2) & 1 \end{bmatrix} =$$

$$\begin{bmatrix} 1 & c_b^2 & c_b^2 & c_b^2 \\ c_b^2 & 1 & c_b^2 & c_b^2 \\ c_b^2 & c_b^2 & 1 & c_b^2 \\ c_b^2 & c_b^2 & c_b^2 & 1 \end{bmatrix}, \text{ em que } c_b^2 \text{ é a comunalidade bivariada de locais (RESENDE et al.,}$$

2014).

Os estimadores iterativos dos componentes de variância, por REML, via algoritmo EM, são:

$$\hat{\sigma}_e^2 = [y'y - \hat{b}' X'y - \hat{g}' Z'y - \hat{g}e' W'y]/[N - r(x)]$$

$$\hat{\sigma}_g^2 = [\hat{g}'\hat{g} + \hat{\sigma}_e^2 \text{tr}(C^{22})]/q$$

$$\hat{\sigma}_{ge}^2 = [\hat{g}e' \hat{g}e + \hat{\sigma}_e^2 \text{tr}(C^{33})]/s, \text{ em que:}$$

$C^{22}$  e  $C^{33}$  advêm da inversa da matriz dos coeficientes das equações de modelo misto, isto é:

$$C^{-1} = \begin{bmatrix} C_{11} & C_{12} & C_{13} \\ C_{21} & C_{22} & C_{23} \\ C_{31} & C_{32} & C_{33} \end{bmatrix}^{-1} = \begin{bmatrix} C^{11} & C^{12} & C^{13} \\ C^{21} & C^{22} & C^{23} \\ C^{31} & C^{32} & C^{33} \end{bmatrix}$$

$C$  : matriz dos coeficientes das equações de modelo misto;

$tr$ : operador traço matricial;

$r(x)$ : posto da matriz  $X$ ; e

$N$ ,  $q$  e  $s$ : número total de dados, de clones e de combinações genótipos x ambientes, respectivamente.

Nesse modelo, os valores genotípicos preditos livres da interação, considerando todos os locais, são dados por  $u + g$ , em que  $u$  é a média de todos os locais. Para cada local  $j$ , os valores genotípicos preditos são obtidos por  $u_j + g + ge$ , em que  $u_j$  é a média do local  $j$  (RESENDE, 2007).

Os modelos de normas de reação ajustados via regressão aleatória podem ser representados matricialmente das seguintes maneiras:

Modelo linear:  $y = Xb + \Gamma l + Z_0\beta_0 + Z_1\beta_1 l + e$ , em que:  $y$ ,  $b$ ,  $l$  e  $e$  são vetores de dados, de efeitos fixos de médias de blocos através dos locais, de efeitos fixos de ambientes ou locais e de erros aleatórios, respectivamente;

$\beta_0$  e  $\beta_1$  são coeficientes do intercepto e linear da regressão aleatória sobre as covariáveis, respectivamente;

$X$  e  $\Gamma$  são matrizes de incidência para  $b$  e  $l$ , respectivamente;

$Z_0$ : matriz de incidência para  $\beta_0$  (contendo 0 e 1's); e

$Z_1$ : matriz associando  $\beta_1$  a  $y$  (contendo 0 e 1's).

A distribuição conjunta para  $\theta = [\beta_0, \beta_1]'$  é dada por:

$\theta \sim N(0, \Sigma_{\beta_0\beta_1} \otimes I)$ , em que:  $\Sigma_{\beta_0\beta_1} = \begin{bmatrix} \sigma_{\beta_0}^2 & \sigma_{\beta_0\beta_1} \\ \sigma_{\beta_0\beta_1} & \sigma_{\beta_1}^2 \end{bmatrix}$ , em que:  $\sigma_{\beta_0}^2$  e  $\sigma_{\beta_1}^2$  são, respectivamente, as variâncias dos coeficientes de regressão intercepto e linear do efeito genético aditivo direto;  $\sigma_{\beta_0\beta_1}$  é a covariância entre os coeficientes de regressão.

As equações de modelos mistos são:

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z_0 & X'Z_1 \\ Z_0'X & Z_0'Z_0 + I^{-1}\lambda_{00} & Z_0'Z_1 + I^{-1}\lambda_{01} \\ Z_1'X & Z_1'Z_0 + I^{-1}\lambda_{01} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{11} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{\beta}_0 \\ \hat{\beta}_1 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z_0'y \\ Z_1'y \end{bmatrix}, \quad \text{em que: } \Sigma_{\beta_0\beta_1} \sigma_e^2 = \begin{bmatrix} \lambda_{00} & \lambda_{01} \\ \lambda_{01} & \lambda_{11} \end{bmatrix}.$$

A herdabilidade em função do gradiente ambiental é estimada por:  $h_g^2|l = \frac{\sigma_g^2|l}{\sigma_g^2|l + \sigma_e^2}$ , em que:  $\sigma_g^2|l = \text{Var}(\beta_0 + \beta_1 l) = \sigma_{\beta_0}^2 + \sigma_{\beta_1}^2 l^2 + 2\sigma_{\beta_0\beta_1} l$ .

O valor genotípico do clone  $i$  no nível ambiental  $j$  é definido como:  $g_i|l_j = \mu + l_j + \hat{\beta}_{0i} + \hat{\beta}_{1i} l_j$ , em que  $l_j$  é o valor do nível da covariável.

Modelo quadrático:  $y = Xb + \Gamma l + Z_0\beta_0 + Z_1\beta_1 l + Z_1\beta_2 l^2 + e$ , em que:  $y$ ,  $b$ ,  $l$  e  $e$  são vetores de dados, de efeitos fixos de médias de blocos através dos locais, de efeitos fixos de ambientes ou locais e de erros aleatórios, respectivamente;

$\beta_0$ ,  $\beta_1$  e  $\beta_2$  são os coeficientes do intercepto, linear e quadrático da regressão aleatória sobre as covariáveis, respectivamente;

$X$  e  $\Gamma$  são matrizes de incidência para  $b$  e  $l$ , respectivamente;

$Z_0$ : matriz de incidência para  $\beta_0$  (contendo 0 e 1's); e

$Z_1$ : matriz associando  $\beta_1$  e  $\beta_2$  a  $y$  (contendo 0 e 1's).

A distribuição conjunta para  $\theta = [\beta_0, \beta_1, \beta_2]'$  é dada por  $\theta \sim N(0, \Sigma_{\beta_0\beta_1\beta_2} \otimes I)$ , em que:

$$\Sigma_{\beta_0\beta_1\beta_2} = \begin{bmatrix} \sigma_{\beta_0}^2 & \sigma_{\beta_0\beta_1} & \sigma_{\beta_0\beta_2} \\ \sigma_{\beta_0\beta_1} & \sigma_{\beta_1}^2 & \sigma_{\beta_1\beta_2} \\ \sigma_{\beta_0\beta_2} & \sigma_{\beta_1\beta_2} & \sigma_{\beta_2}^2 \end{bmatrix}, \text{ em que: } \sigma_{\beta_0}^2, \sigma_{\beta_1}^2 \text{ e } \sigma_{\beta_2}^2 \text{ são, respectivamente, as}$$

variâncias dos coeficientes de regressão intercepto, linear e quadrático do efeito genético aditivo;  $\sigma_{\beta_0\beta_1}$ ,  $\sigma_{\beta_0\beta_2}$  e  $\sigma_{\beta_1\beta_2}$  são, respectivamente, as covariâncias entre os coeficientes de regressão.

As equações de modelos mistos são:

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z_0 & X'Z_1 & X'Z_1 \\ Z_0'X & Z_0'Z_0 + I^{-1}\lambda_{00} & Z_0'Z_1 + I^{-1}\lambda_{01} & Z_0'Z_1 + I^{-1}\lambda_{02} \\ Z_1'X & Z_1'Z_0 + I^{-1}\lambda_{01} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{11} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{12} \\ Z_1'X & Z_1'Z_0 + I^{-1}\lambda_{02} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{12} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{22} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{\beta}_0 \\ \hat{\beta}_1 \\ \hat{\beta}_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'Y \\ Z_0'Y \\ Z_1'Y \\ Z_1'Y \end{bmatrix}, \text{ em que:}$$

$$\Sigma_{\beta_0\beta_1\beta_2} \sigma_e^2 = \begin{bmatrix} \lambda_{00} & \lambda_{01} & \lambda_{02} \\ \lambda_{01} & \lambda_{11} & \lambda_{12} \\ \lambda_{02} & \lambda_{12} & \lambda_{22} \end{bmatrix}.$$

A herdabilidade em função do gradiente ambiental é estimada por:  $h_g^2|l = \frac{\sigma_g^2|l}{\sigma_g^2|l + \sigma_e^2}$ , em que:  $\sigma_g^2|l = Var(\beta_0 + \beta_1 l + \beta_2 l^2) = \sigma_{\beta_0}^2 + \sigma_{\beta_1}^2 l^2 + \sigma_{\beta_2}^2 l^4 + 2\sigma_{\beta_0,\beta_1} l + 2\sigma_{\beta_0,\beta_2} l^2 + 2\sigma_{\beta_1,\beta_2} l^3$ .

O valor genotípico do clone  $i$  no nível ambiental  $j$  é definido como:  $g_i|l_j = \mu + l_j + \hat{\beta}_{0_i} + \hat{\beta}_{1_i} l_j + \hat{\beta}_{2_i} l_j^2$ , em que  $l_j$  é o valor do nível da covariável.

Modelo cúbico:  $y = Xb + \Gamma l + Z_0\beta_0 + Z_1\beta_1 l + Z_1\beta_2 l^2 + Z_1\beta_3 l^3 + e$ , em que:  $y$ ,  $b$ ,  $l$  e  $e$  são vetores de dados, de efeitos fixos de médias de blocos através dos locais, de efeitos fixos de ambientes ou locais e de erros aleatórios, respectivamente;

$\beta_0$ ,  $\beta_1$ ,  $\beta_2$  e  $\beta_3$  são coeficientes do intercepto, linear, quadrático e cúbico da regressão aleatória sobre as covariáveis, respectivamente;

$X$  e  $\Gamma$  são matrizes de incidência para  $b$  e  $l$ , respectivamente;

$Z_0$ : matriz de incidência para  $\beta_0$  (contendo 0 e 1's); e

$Z_1$ : matriz associando  $\beta_1$ ,  $\beta_2$  e  $\beta_3$  a  $y$  (contendo 0 e 1's).

A distribuição conjunta para  $\theta = [\beta_0, \beta_1, \beta_2, \beta_3]'$  é dada por  $\theta \sim N(0, \Sigma_{\beta_0\beta_1\beta_2\beta_3} \otimes I)$

$$I) \text{ em que: } \Sigma_{\beta_0\beta_1\beta_2\beta_3} = \begin{bmatrix} \sigma_{\beta_0}^2 & \sigma_{\beta_0\beta_1} & \sigma_{\beta_0\beta_2} & \sigma_{\beta_0\beta_3} \\ \sigma_{\beta_0\beta_1} & \sigma_{\beta_1}^2 & \sigma_{\beta_1\beta_2} & \sigma_{\beta_1\beta_3} \\ \sigma_{\beta_0\beta_2} & \sigma_{\beta_1\beta_2} & \sigma_{\beta_2}^2 & \sigma_{\beta_2\beta_3} \\ \sigma_{\beta_0\beta_3} & \sigma_{\beta_1\beta_3} & \sigma_{\beta_2\beta_3} & \sigma_{\beta_3}^2 \end{bmatrix}, \text{ em que: } \sigma_{\beta_0}^2, \sigma_{\beta_1}^2, \sigma_{\beta_2}^2 \text{ e } \sigma_{\beta_3}^2 \text{ são,}$$

respectivamente, as variâncias dos coeficientes de regressão intercepto, linear, quadrático e cúbico do efeito genético aditivo;  $\sigma_{\beta_0\beta_1}$ ,  $\sigma_{\beta_0\beta_2}$ ,  $\sigma_{\beta_0\beta_3}$ ,  $\sigma_{\beta_1\beta_2}$ ,  $\sigma_{\beta_1\beta_3}$  e  $\sigma_{\beta_2\beta_3}$  são, respectivamente, as covariâncias entre os coeficientes de regressão.

As equações de modelos mistos são:

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z_0 & X'Z_1 & X'Z_1 & X'Z_1 \\ Z_0'X & Z_0'Z_0 + I^{-1}\lambda_{00} & Z_0'Z_1 + I^{-1}\lambda_{01} & Z_0'Z_1 + I^{-1}\lambda_{02} & Z_0'Z_1 + I^{-1}\lambda_{03} \\ Z_1'X & Z_1'Z_0 + I^{-1}\lambda_{01} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{11} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{12} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{13} \\ Z_1'X & Z_1'Z_0 + I^{-1}\lambda_{02} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{12} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{22} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{23} \\ Z_1'X & Z_1'Z_0 + I^{-1}\lambda_{03} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{13} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{23} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{33} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\beta}_0 \\ \hat{\beta}_1 \\ \hat{\beta}_2 \\ \hat{\beta}_3 \end{bmatrix} =$$

$$\begin{bmatrix} X'Y \\ Z_0'Y \\ Z_1'Y \\ Z_1'Y \\ Z_1'Y \end{bmatrix}, \text{ em que: } \Sigma_{\beta_0\beta_1\beta_2\beta_3} \sigma_e^2 = \begin{bmatrix} \lambda_{00} & \lambda_{01} & \lambda_{02} & \lambda_{03} \\ \lambda_{01} & \lambda_{11} & \lambda_{12} & \lambda_{13} \\ \lambda_{02} & \lambda_{12} & \lambda_{22} & \lambda_{23} \\ \lambda_{03} & \lambda_{13} & \lambda_{23} & \lambda_{33} \end{bmatrix}.$$

A herdabilidade em função do gradiente ambiental é estimada por:  $h_g^2|l = \frac{\sigma_g^2|l}{\sigma_g^2|l + \sigma_e^2}$ , em que:  $\sigma_g^2|l = Var(\beta_0 + \beta_1 l + \beta_2 l^2 + \beta_3 l^3) = \sigma_{\beta_0}^2 + \sigma_{\beta_1}^2 l^2 + \sigma_{\beta_2}^2 l^4 + \sigma_{\beta_3}^2 l^6 + 2\sigma_{\beta_0\beta_1} l + 2\sigma_{\beta_0\beta_2} l^2 + 2\sigma_{\beta_0\beta_3} l^3 + 2\sigma_{\beta_1\beta_2} l^3 + 2\sigma_{\beta_1\beta_3} l^4 + 2\sigma_{\beta_2\beta_3} l^5$ .

O valor genotípico do clone  $i$  no nível ambiental  $j$  é definido como:  $g_i|l_j = \mu + l_j + \hat{\beta}_{0i} + \hat{\beta}_{1i} l_j + \hat{\beta}_{2i} l_j^2 + \hat{\beta}_{3i} l_j^3$ , em que  $l_j$  é o valor do nível da covariável.

Modelo de quarto grau (quártico):  $y = Xb + \Gamma l + Z_0\beta_0 + Z_1\beta_1 l + Z_1\beta_2 l^2 + Z_1\beta_3 l^3 + Z_1\beta_4 l^4 + e$ , em que:  $y$ ,  $b$ ,  $l$  e  $e$  são vetores de dados, de efeitos fixos de médias de blocos através dos locais, de efeitos fixos de ambientes ou locais e de erros aleatórios, respectivamente;

$\beta_0$ ,  $\beta_1$ ,  $\beta_2$ ,  $\beta_3$  e  $\beta_4$  são coeficientes do intercepto, linear, quadrático, cúbico e quártico da regressão aleatória sobre as covariáveis, respectivamente;

$X$  e  $\Gamma$  são matrizes de incidência para  $b$  e  $l$ , respectivamente;

$Z_0$ : matriz de incidência para  $\beta_0$  (contendo 0 e 1's); e

$Z_1$ : matriz associando  $\beta_1$ ,  $\beta_2$ ,  $\beta_3$  e  $\beta_4$  a  $y$  (contendo 0 e 1's).

A distribuição conjunta para  $\theta = [\beta_0, \beta_1, \beta_2, \beta_3, \beta_4]'$  é dada por  $\theta \sim N(0,$

$$\Sigma_{\beta_0\beta_1\beta_2\beta_3\beta_4} \otimes I) \text{ em que: } \Sigma_{\beta_0\beta_1\beta_2\beta_3\beta_4} = \begin{bmatrix} \sigma_{\beta_0}^2 & \sigma_{\beta_0\beta_1} & \sigma_{\beta_0\beta_2} & \sigma_{\beta_0\beta_3} & \sigma_{\beta_0\beta_4} \\ \sigma_{\beta_0\beta_1} & \sigma_{\beta_1}^2 & \sigma_{\beta_1\beta_2} & \sigma_{\beta_1\beta_3} & \sigma_{\beta_1\beta_4} \\ \sigma_{\beta_0\beta_2} & \sigma_{\beta_1\beta_2} & \sigma_{\beta_2}^2 & \sigma_{\beta_2\beta_3} & \sigma_{\beta_2\beta_4} \\ \sigma_{\beta_0\beta_3} & \sigma_{\beta_1\beta_3} & \sigma_{\beta_2\beta_3} & \sigma_{\beta_3}^2 & \sigma_{\beta_3\beta_4} \\ \sigma_{\beta_0\beta_4} & \sigma_{\beta_1\beta_4} & \sigma_{\beta_2\beta_4} & \sigma_{\beta_3\beta_4} & \sigma_{\beta_4}^2 \end{bmatrix}, \text{ em que:}$$

$\sigma_{\beta_0}^2, \sigma_{\beta_1}^2, \sigma_{\beta_2}^2, \sigma_{\beta_3}^2$  e  $\sigma_{\beta_4}^2$  são, respectivamente, as variâncias dos coeficientes de regressão intercepto, linear, quadrático, cúbico e quártico do efeito genético aditivo;  $\sigma_{\beta_0\beta_1}, \sigma_{\beta_0\beta_2}, \sigma_{\beta_0\beta_3}, \sigma_{\beta_0\beta_4}, \sigma_{\beta_1\beta_2}, \sigma_{\beta_1\beta_3}, \sigma_{\beta_1\beta_4}, \sigma_{\beta_2\beta_3}, \sigma_{\beta_2\beta_4}$  e  $\sigma_{\beta_3\beta_4}$  são, respectivamente, as covariâncias entre os coeficientes de regressão.

As equações de modelos mistos são:

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z_0 & X'Z_1 & X'Z_1 & X'Z_1 & X'Z_1 \\ Z_0'X & Z_0'Z_0 + I^{-1}\lambda_{00} & Z_0'Z_1 + I^{-1}\lambda_{01} & Z_0'Z_1 + I^{-1}\lambda_{02} & Z_0'Z_1 + I^{-1}\lambda_{03} & Z_0'Z_1 + I^{-1}\lambda_{04} \\ Z_1'X & Z_1'Z_0 + I^{-1}\lambda_{01} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{11} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{12} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{13} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{14} \\ Z_1'X & Z_1'Z_0 + I^{-1}\lambda_{02} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{12} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{22} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{23} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{24} \\ Z_1'X & Z_1'Z_0 + I^{-1}\lambda_{03} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{13} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{23} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{33} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{34} \\ Z_1'X & Z_1'Z_0 + I^{-1}\lambda_{04} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{14} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{24} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{34} & Z_1'Z_1 + I^{-1}\lambda_{44} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\beta} \\ \hat{\beta}_0 \\ \hat{\beta}_1 \\ \hat{\beta}_2 \\ \hat{\beta}_3 \\ \hat{\beta}_4 \end{bmatrix} =$$

$$\begin{bmatrix} X'Y \\ Z_0'Y \\ Z_1'Y \\ Z_1'Y \\ Z_1'Y \\ Z_1'Y \end{bmatrix}, \text{ em que: } \Sigma_{\beta_0\beta_1\beta_2\beta_3\beta_4} \sigma_e^2 = \begin{bmatrix} \lambda_{00} & \lambda_{01} & \lambda_{02} & \lambda_{03} & \lambda_{04} \\ \lambda_{01} & \lambda_{11} & \lambda_{12} & \lambda_{13} & \lambda_{14} \\ \lambda_{02} & \lambda_{12} & \lambda_{22} & \lambda_{23} & \lambda_{24} \\ \lambda_{03} & \lambda_{13} & \lambda_{23} & \lambda_{33} & \lambda_{34} \\ \lambda_{04} & \lambda_{14} & \lambda_{24} & \lambda_{34} & \lambda_{44} \end{bmatrix}$$

A herdabilidade em função do gradiente ambiental é estimada por:  $h_g^2|l = \frac{\sigma_g^2|l}{\sigma_g^2|l + \sigma_e^2}$ , em que:  $\sigma_g^2|l = Var(\beta_0 + \beta_1 l + \beta_2 l^2 + \beta_3 l^3 + \beta_4 l^4) = \sigma_{\beta_0}^2 + \sigma_{\beta_1}^2 l^2 + \sigma_{\beta_2}^2 l^4 + \sigma_{\beta_3}^2 l^9 + \sigma_{\beta_4}^2 l^{16} + 2\sigma_{\beta_0\beta_1} l + 2\sigma_{\beta_0\beta_2} l^2 + 2\sigma_{\beta_0\beta_3} l^3 + 2\sigma_{\beta_0\beta_4} l^4 + 2\sigma_{\beta_1\beta_2} l^3 + 2\sigma_{\beta_1\beta_3} l^4 + 2\sigma_{\beta_1\beta_4} l^5 + 2\sigma_{\beta_2\beta_3} l^5 + 2\sigma_{\beta_2\beta_4} l^6 + 2\sigma_{\beta_3\beta_4} l^7$ .

O valor genotípico do clone  $i$  no nível ambiental  $j$  é definido como:  $g_i|l_j = \mu + l_j + \hat{\beta}_{0_i} + \hat{\beta}_{1_i} l_j + \hat{\beta}_{2_i} l_j^2 + \hat{\beta}_{3_i} l_j^3 + \hat{\beta}_{4_i} l_j^4$ , em que  $l_j$  é o valor do nível da covariável.

O modelo de simetria composta ( $g + ge$ ) foi ajustado por meio do software Selegen REML/BLUP (Modelo 54) (RESENDE, 2007). Os modelos de normas de reação foram ajustados da seguinte maneira: (i) utilização do modelo de simetria composta ( $g + ge$ ) para obter uma estimativa de  $l_j$ , ou seja,  $\hat{l}_j$ ; (ii) emprego de  $\hat{l}_j$  como uma covariável conhecida em um modelo de regressão aleatória para o valor genotípico do clone  $i$ . Os modelos de regressão aleatória foram ajustados por meio do software R Core Team (2016), utilizando o pacote lme4, função lmer (BATES et al., 2015).

A significância dos coeficientes dos modelos de normas de reação foi testada usando o Teste da Razão de Verossimilhança de Wilks (LRT). Quanto menor a deviance de um modelo, menor os resíduos do mesmo e melhor o modelo. A diferença entre as deviances de dois modelos ajustados pode ser usada para o teste LRT, desde que os mesmos tenham uma estrutura hierárquica e os mesmos efeitos fixos. Isto

permite a comparação de modelos com diferentes fatores aleatórios, porém com uma mesma estrutura de efeitos fixos (RESENDE et al., 2014).

Assim, basta comparar  $\tau = Deviance_{\text{modelo com menor número de parâmetros}} - Deviance_{\text{modelo com maior número de parâmetros}}$  com o valor da função densidade de probabilidade (Tabela de  $\chi^2$ ) para determinado número de graus de liberdade e probabilidade de erro (DOBSON, 1990). O número de graus de liberdade é definido pela diferença no número de parâmetros. A distribuição assintótica de  $\tau$  foi derivada por Wilks (1938) (RESENDE et al., 2014).

Para comparar o modelo mais adequado de normas de reação com o modelo de simetria composta ( $g + ge$ ) foi calculado, para cada caráter, em cada ambiente:

- (i) O coeficiente de correlação de Pearson entre os valores genotípicos preditos pelo modelo de normas de reação e pelo modelo de simetria composta ( $g + ge$ );
- (ii) O coeficiente de correlação de postos de Spearman entre o ranqueamento dos valores genotípicos preditos pelo modelo de normas de reação e pelo modelo de simetria composta ( $g + ge$ );
- (iii) O coeficiente de correlação de Pearson entre os efeitos da interação genótipos x ambientes preditos pelo modelo de normas de reação ( $\sum_{i=1}^n \beta_i l^i$ , em que  $i$  é o grau da equação) e pelo modelo de simetria composta ( $g + ge$ ) ( $ge$ ).
- (iv) O coeficiente de coincidência de Cohen entre os clones selecionados pelo modelo de normas de reação e pelo modelo de simetria composta ( $g + ge$ ). Sendo que: de 215 clones foram selecionados 20 (9,30%) por cada um de dois métodos de seleção. Tem-se 10% de 20 indivíduos como concordâncias ao acaso (2);
- (v) O erro relativo percentual médio dos valores genotípicos preditos pelo modelo de normas de reação em relação aos valores genotípicos preditos pelo modelo de simetria composta ( $g + ge$ );

Foi calculado também o coeficiente de correlação de Pearson entre os efeitos genotípicos preditos livres da interação genótipos x ambientes pelo modelo de normas de reação ( $\beta_0$ ) e pelo modelo de simetria composta ( $g + ge$ ) ( $g$ ), para cada caráter.

Para avaliar a interação genótipos x ambientes, usando o modelo de normas de reação, foi calculado, para cada caráter:

(i) A correlação genética entre cada par de ambientes. Isso equivale a  $\rho = \frac{\sigma_{\beta_0}^2}{\sigma_{\beta_0}^2 + \sum_{i=1}^n \sigma_{\beta_i}^2 l^i}$

em que:  $\sigma_{\beta_0}^2$  é a variância genética livre da interação genótipos x ambientes,  $\sum_{i=1}^n \sigma_{\beta_i}^2 l^i$  é a variância da interação genótipos x ambientes e  $i$  é o grau da equação.

(ii) O coeficiente de correlação de Pearson entre os efeitos genotípicos livres da interação ( $\beta_0$ ) e os efeitos da interação genótipos x ambientes ( $\sum_{i=1}^n \beta_i l^i$ ), para cada ambiente.

As normas de reação (equação cúbica), dos 10 melhores clones no ambiente médio ( $l = 0$ ) para cada caráter, ao longo do gradiente ambiental, foram obtidas por meio do software R Core Team (2016) utilizando o pacote ggplot2 (WICKHAM, 2009).

### 3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

A Tabela 2 ilustra as comparações (em relação ao modelo de maior ordem imediata), pelo Teste de Razão de Verossimilhança (LRT), entre os modelos de normas de reação avaliados para predição dos valores genotípicos e estimação dos parâmetros genéticos: caracteres DAP | PP.

Tabela 2. Deviance e LRT (em relação ao modelo de maior ordem imediata) entre os modelos de normas de reação avaliados para predição dos valores genotípicos e estimação dos parâmetros genéticos: caracteres DAP | PP.

Modelo	Número de parâmetros	Deviance	$\tau$
Intercepto	1	100120,2   101891,4	
Linear	2	99986,2   101818,9	134,0**   72,5**
Quadrático	3	99483,7   99091,0	502,5**   2727,9**
Cúbico	4	98582,7   97433,8	901,0**   1657,2**
Quártico	5	98582,7   97433,8	0 <sup>NS</sup>   0 <sup>NS</sup>

\*\* e <sup>NS</sup>: significativo e não significativo, respectivamente, ao nível de 1% de probabilidade;  $\tau$  teste de razão de verossimilhança;  $H_0$ : hipótese nula ( $Modelo_i = Modelo_{i+1}$ , em que  $i$  é o  $n^o$  de parâmetros).

O modelo cúbico de normas de reação apresentou o menor valor de deviance e não diferiu do quártico e, de acordo com o LRT e o critério de parcimônia, foi o mais adequado para predizer os valores genotípicos e estimar os parâmetros genéticos para ambos os caracteres.

A tabela 3 apresenta as estimativas das variâncias das estimativas dos parâmetros, residual e fenotípica, os coeficientes de determinação ( $C^2$ ) em que:  $C_{\beta_i}^2 = \sigma_{\beta_i}^2 / \sigma_{Fenotípica}^2$  e  $C_{resíduo}^2 = 1 - \sum C_{\beta_i}^2$ , os coeficientes de determinação acumulado ( $C^2$  acumulado), a redução proporcional do erro e a percentagem de explicação em relação ao modelo cúbico de normas de reação para os caracteres DAP | PP.

Tabela 3. Estimativas das variâncias das estimativas dos parâmetros, residual e fenotípica; coeficientes de determinação ( $C^2$ ); coeficientes de determinação acumulado ( $C^2$  acumulado); redução proporcional do erro e percentagem de explicação em relação ao modelo cúbico de normas de reação para os caracteres DAP | PP.

	Variância	$C^2$	$C^2$ acumulado	Redução proporcional do erro	Percentagem de explicação
$\beta_0$	2,177   5,119	0,109   0,119	0,109   0,119	0,891   0,881	14,0   13,3
$\beta_1$	5,015   23,221	0,250   0,539	0,359   0,658	0,641   0,342	46,1   73,6
$\beta_2$	1,328   1,932	0,066   0,045	0,425   0,703	0,575   0,297	54,7   78,6
$\beta_3$	7,070   8,232	0,353   0,191	0,778   0,894	0,222   0,106	100,0   100,0
Resíduo	4,453   4,553	0,222   0,106	1,000   1,000		
Fenotípica	20,043   43,057				

A variância do intercepto ( $\sigma_{\beta_0}^2$ ) representa a variância genética livre da interação. Os componentes de variância linear ( $\sigma_{\beta_1}^2$ ), quadrático ( $\sigma_{\beta_2}^2$ ) e cúbico ( $\sigma_{\beta_3}^2$ ), representam a variância da interação genótipos x ambientes. O coeficiente de determinação ( $C^2$ ) indica a percentagem que cada parâmetro explica no modelo cúbico de normas de reação. O coeficiente de determinação acumulado ( $C^2$  acumulado) representa o quanto cada modelo (modelo de intercepto, modelo linear e modelo quadrático) explica em relação ao modelo cúbico de normas de reação. A redução proporcional do erro é equivalente a um menos o  $C^2$  acumulado, culminando com o  $C^2$  do resíduo. Quanto à percentagem de explicação em relação ao modelo cúbico de normas de reação podemos verificar que os modelos de intercepto, linear e quadrático explicam 14,0%, 46,1% e 54,7%, respectivamente, (caráter DAP) e 13,3%, 73,6% e 78,6%, respectivamente, (caráter PP) do que é explicado pelo modelo em questão. Assim, todos os coeficientes explicaram frações consideráveis (> 10%) no modelo cúbico de normas de reação.

A tabela 4 ilustra as comparações entre o modelo cúbico de normas de reação e o modelo de simetria composta ( $g + ge$ ), em cada ambiente, para os caracteres DAP | PP.



Tabela 4. Comparações entre o modelo cúbico de normas de reação e o modelo de simetria composta ( $g + ge$ ), para os caracteres DAP | PP, em cada ambiente.

	I	II	III	IV	V
Ambiente 1	1,00   1,00	1,00   1,00	0,57   0,79	0,89   1,00	8,69   2,61
Ambiente 2	1,00   0,88	1,00   0,89	0,85   0,35	1,00   0,72	1,01   11,94
Ambiente 3	1,00   0,90	1,00   0,90	0,74   -0,24	0,94   0,72	3,12   4,04
Ambiente 4	1,00   1,00	1,00   1,00	0,92   0,73	1,00   0,94	11,88   4,35

I = coeficiente de correlação de Pearson entre os valores genotípicos preditos pelo modelo cúbico de normas de reação e pelo modelo de simetria composta ( $g + ge$ ); II = coeficiente de correlação de postos de Spearman entre o ranqueamento dos valores genotípicos preditos pelo modelo cúbico de normas de reação e pelo modelo de simetria composta ( $g + ge$ ); III = coeficiente de correlação de Pearson entre os efeitos da interação genótipos x ambientes preditos pelo modelo cúbico de normas de reação e pelo modelo de simetria composta ( $g + ge$ ); IV = coeficiente de coincidência de Cohen entre os 20 clones selecionados pelo modelo cúbico de normas de reação e pelo modelo de simetria composta ( $g + ge$ ); V = erro relativo percentual médio dos valores genotípicos preditos pelo modelo cúbico de normas de reação em relação aos valores genotípicos preditos pelo modelo de simetria composta ( $g + ge$ ).

Os modelos, cúbico de normas de reação e simetria composta ( $g + ge$ ), mostraram-se altamente correlacionados em todas as situações, tanto em termos de capacidade preditiva (correlação de Pearson), quanto em termos de ranqueamento dos genótipos (correlação de Spearman).

Verifica-se que há, aproximadamente, uma equivalência entre os efeitos da interação genótipos x ambientes preditos pelo modelo cúbico de normas de reação ( $\beta_1 l + \beta_2 l^2 + \beta_3 l^3$ ) e pelo modelo de simetria composta ( $g + ge$ ) ( $ge$ ), para DAP. Porém, para PP essa similaridade ocorreu em dois ambientes.

Valores de coincidência de 0,80 a 1,00 indicam concordância quase perfeita e de 0,60 a 0,79 indicam concordância substancial (LANDIS; KOCK, 1977). Aplicado a uma fração selecionada, o índice Kappa é uma medida de acurácia setorial. Essa é mais apropriada para o propósito de seleção do que o é, a acurácia global (RESENDE et al., 2014).

Com exceção do ambiente 2 (caráter PP) e do ambiente 4 (caráter DAP) todos os valores de erro relativo percentual médio foram inferiores a 10%. Os baixos valores

obtidos indicam boa concordância entre os valores genotípicos preditos pelo modelo cúbico de normas de reação e pelo modelo de simetria composta ( $g + ge$ ).

O coeficiente de correlação de Pearson entre os efeitos genotípicos preditos pelo modelo cúbico de normas de reação ( $\beta_0$ ) e pelo modelo de simetria composta ( $g + ge$ ) ( $g$ ) foi igual a 0,88 e 0,95 para os caracteres DAP e PP, respectivamente. Assim, pode-se inferir que há, aproximadamente, uma equivalência entre  $\beta_0$  do modelo cúbico de normas de reação e  $g$  do modelo de simetria composta ( $g + ge$ ).

De maneira geral, o modelo cúbico de normas de reação é próximo ao modelo de simetria composta ( $g + ge$ ). A vantagem do modelo de simetria composta sobre o modelo cúbico de normas de reação é a parcimônia, pois o modelo de simetria composta ajusta três parâmetros de variância (incluindo o parâmetro de variância residual) e o modelo cúbico de normas de reação ajusta cinco parâmetros de variância (incluindo o parâmetro de variância residual). A vantagem do modelo cúbico de normas de reação sobre o modelo de simetria composta ( $g + ge$ ) é a possibilidade de interpolação para níveis ambientais não experimentados.

A tabela 5 apresenta as estimativas do efeito ambiental e da variância genética, da variância da interação genótipos x ambientes e do coeficiente de herdabilidade, em função do gradiente ambiental, em cada ambiente, para os caracteres DAP e PP, pelo modelo cúbico de normas de reação.

Tabela 5. Estimativas do efeito ambiental ( $\hat{l}_j$ ) e da variância genética ( $\sigma_g^2|\hat{l}_j$ ), da variância da interação genótipos x ambientes ( $\sigma_{ge}^2|\hat{l}_j$ ) e do coeficiente de herdabilidade ( $h_g^2|\hat{l}_j$ ), em função do gradiente ambiental, em cada ambiente, para os caracteres DAP | PP.

	Ambiente 1	Ambiente 2	Ambiente 3	Ambiente 4
$\hat{l}_j$	0,4760   -1,2265	-0,9667   -0,3272	-0,4306   1,4875	0,9212   0,0662
$\sigma_g^2 \hat{l}_j$	1,3924   3,4773	0,7373   4,1870	1,9969   4,5778	2,5902   3,9090
$\sigma_{ge}^2 \hat{l}_j$	0,5929   0,9029	1,0370   0,5658	0,3660   1,4170	1,5677   0,0273
$h_g^2 \hat{l}_j$	0,2382   0,4330	0,1421   0,4791	0,3096   0,5014	0,3678   0,4619

Resende (2002) classifica as magnitudes de herdabilidade individuais em: baixa, quando varia de 0,01 a 0,15; média ou moderada, quando varia de 0,15 a 0,50; e alta quando acima de 0,50. Constatou-se que a variância genética e a herdabilidade foram diretamente proporcionais ao efeito ambiental, ou seja, quanto maior o efeito de um

dado ambiente para um dado caráter maior foi a estimativa da variância genética e da herdabilidade.

A tabela 6 apresenta as correlações genéticas entre cada par de ambientes, para os caracteres DAP e PP.

Tabela 6. Correlações genéticas entre cada par de ambientes para os caracteres DAP | PP.

	Ambiente 2	Ambiente 3	Ambiente 4
Ambiente 1	0,73   0,87	0,50   0,96	0,72   0,86
Ambiente 2		0,40   0,89	0,54   0,90
Ambiente 3			0,60   0,81

Os pares de ambientes 1 e 2; e 1 e 4 apresentaram correlação alta e os pares de ambientes 1 e 3; 2 e 3; 2 e 4; e 3 e 4 apresentaram correlação moderada, para o caráter DAP, refletindo interação do tipo complexa e exigindo maior atenção do melhorista. Enquanto que os pares de ambientes 1 e 3; e 2 e 3 apresentaram correlação muito alta e os pares de ambientes 1 e 2; 1 e 4; 2 e 3; e 3 e 4 apresentaram correlação alta, para o caráter PP. Esses resultados denotam ausência de interação do tipo complexa e facilitam o trabalho do melhorista.

Os coeficientes de correlação de Pearson entre os efeitos genotípicos livres da interação ( $\beta_0$ ) e os efeitos da interação genótipos x ambientes ( $\beta_1l + \beta_2l^2 + \beta_3l^3$ ), preditos pelo modelo cúbico de normas de reação, foram iguais a -0,35; -0,71; 0,13 e -0,14 para o caráter DAP e -0,34; -0,08; -0,15 e 0,05 para o caráter PP, nos ambientes 1, 2, 3 e 4, respectivamente. Portanto, com exceção do caráter DAP no ambiente 2 que apresentou correlação forte e negativa e de ambos caracteres no ambiente 1 que apresentaram correlação fraca e negativa todos os demais valores indicam correlação muito fraca. Esses resultados indicam que os clones que apresentaram maiores valores genotípicos não são responsivos à melhoria do ambiente, ou seja, não alteram substancialmente o seu desempenho ao longo do gradiente ambiental.

As figuras 1 e 2 apresentam as normas de reação ao longo do gradiente ambiental para os 10 clones selecionados para altos valores de DAP e para baixos valores de PP, no ambiente médio ( $l = 0$ ), respectivamente.

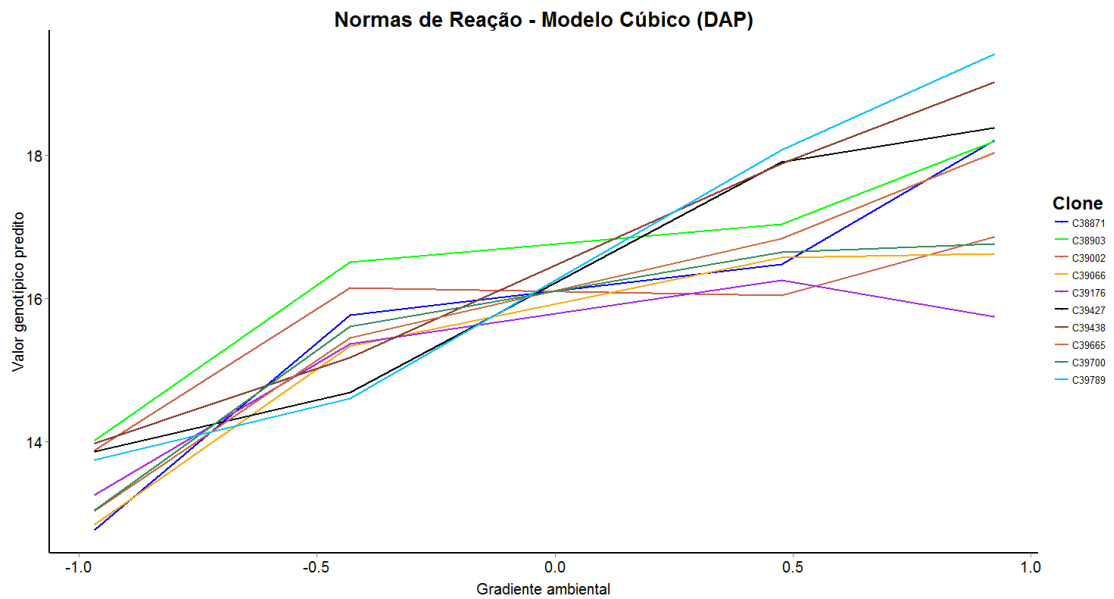


Figura 1: Normas de reação (equação cúbica) para os 10 clones selecionados para altos valores de DAP no ambiente médio.

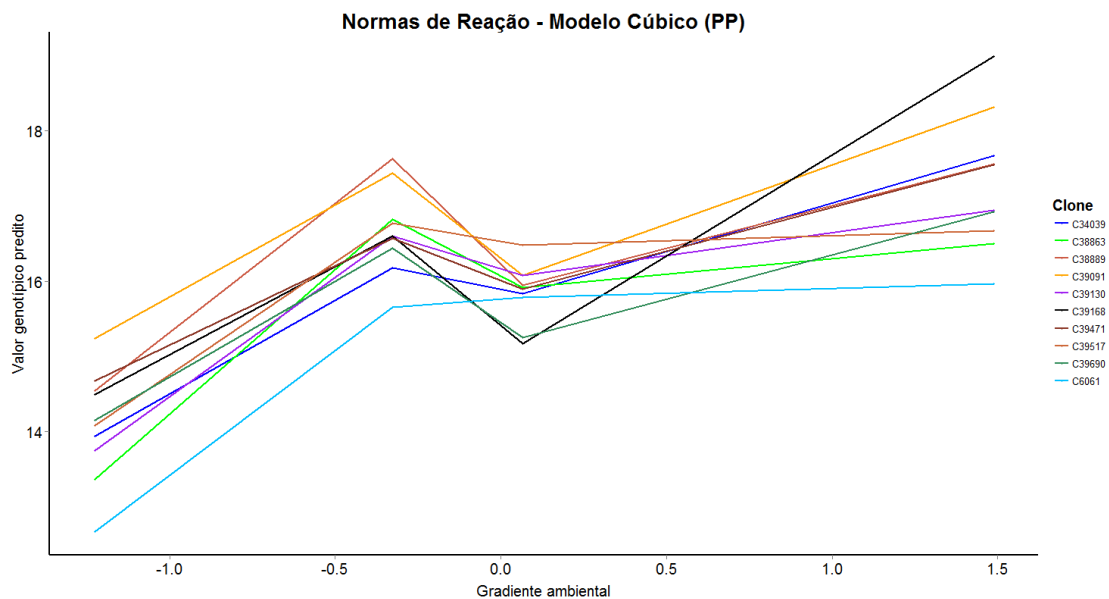


Figura 2: Normas de reação (equação cúbica) para os 10 clones selecionados para baixos valores de PP no ambiente médio.

Essas curvas de valores genotípicos em função do gradiente ambiental são muito úteis ao melhorista, pois, permitem prever o comportamento de seus materiais em cada nível ambiental. Comparando as Figuras 1 e 2 verifica-se que a interação genótipos x ambientes para a variável DAP foi maior do que para PP.

Considerando o caráter DAP o melhor clone nos ambientes com níveis ambientais negativos (C38903) classifica-se em 5º lugar no ambiente com maior nível

ambiental e o melhor clone nos ambientes com níveis ambientais positivos (C39789) classifica-se em 5º lugar no ambiente com menor nível ambiental. Para o caráter PP o melhor clone nos ambientes com níveis ambientais negativos (C6061) classifica-se também em 1º lugar no ambiente com maior nível ambiental e o pior clone no ambiente com menor nível ambiental (C39091) classifica-se em 9º lugar nos demais níveis ambientais.

Esses resultados são coerentes com as magnitudes das correlações genéticas entre pares de ambientes (Tabela 6), que revelam valores bem menores para DAP do que para PP. Verificam-se também pelas Figuras 1 e 2 que não há coincidência alguma entre os clones selecionados para DAP e PP, isso é reflexo da baixa correlação genética verificada entre os dois caracteres (0,13). Assim, para melhorar ambos os caracteres simultaneamente (aumentar DAP e reduzir PP) deve-se empregar um índice de seleção.

#### 4. CONCLUSÕES

De maneira geral, o modelo mais adequado de normas de reação é próximo ao modelo de simetria composta. Para os caracteres avaliados, o modelo mais adequado foi o cúbico. A vantagem do modelo cúbico de normas de reação sobre o modelo de simetria composta é a possibilidade de interpolação para níveis ambientais não experimentados. Curvas de valores genotípicos em função do gradiente ambiental, as quais preveem o comportamento de materiais em cada nível ambiental foram geradas. Os modelos de normas de reação podem ser aplicados de forma eficiente no melhoramento de plantas.

#### 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BATES, D.; MAECHLER, M.; BOLKER, B.; WALKER, S. **Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4**. Journal of Statistical Software, v. 67(1), p. 1-48, 2015.

CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. 4.ed. Viçosa: Ed. da UFV, 2012. v.1, 514p.

DOBSON, A. J. **An introduction to generalized linear models**. Melbourne: Chapman & Hall, 1990. 174p.

FALCONER, D. S.; MACKAY, T. F. C. **Introduction to quantitative genetics**. 4th ed. London: Longman, 1996. 463p.

KOLMODIN, R.; STRANDBERG, E.; MADSEN, P.; JENSEN, J.; JORJANI, H. **Genotype by environment interaction in Nordic dairy cattle studied using reaction norms**. Acta Agriculturae Scandinavia, Section A - Animal Science, v.52, p. 11-24, 2002.

LANDIS, J.; KOCK, G. G. **The measurements of observer agreement for categorical data**. Biometrics, v.33, n.3, p.159-174, 1977.

LITTELL, R.C.; HENRY, P.R.; AMMERMAN, C.B. **Statistical analysis of repeated measures data using SAS procedures**. Journal of Animal Science, v.76, p. 1216-1231, 1998.

LYNCH, M.; WALSH, B. **Genetics And Analysis Of Quantitative Traits**. Sinauer Associates, 1998.

MARIGUELE, K. H., RESENDE, M.D.V., VIANA, J.M.S., SILVA, F.F., SILVA, P.S.L., KNOP, F.C. Métodos de análise de dados longitudinais para o melhoramento genético da pinha. Pesq. agropec. bras., Brasília, 46(12):1657-1664, 2011.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2016. URL <https://www.R-project.org/>.

RESENDE, M. D. V. **Matemática e estatística na análise de experimentos e no melhoramento genético**. Colombo: Embrapa Florestas, 2007. 562p.

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.**

1. ed. Visconde do Rio Branco: Suprema, 2014. v. 1. 881p.

RESENDE, M. D. V.; THOMPSON, R. **Factor analytic multiplicative mixed models in the analysis of multiple experiments.** Brazilian Journal of Mathematics and Statistics, Brasília, v. 41, p. 421-429, 2006.

RESENDE, M.D.V. **Selegen-REML / BLUP: Sistema Estatístico e Seleção Genética Computadorizada Via Modelos Lineares Mistos.** Embrapa Florestas, Colombo, 2007. 359p.

STREIT, M.; REINHARDT, F.; THALLER, G.; BENNEWITZ, J. **Reaction norms and genotype-by-environment interaction in the German Holstein dairy cattle.** Journal of Animal Breeding and Genetics, v. 129, p. 380-389. 2012.

WICKHAM, H. **ggplot2: elegant graphics for data analysis.** Springer New York, 2009.

WILKS, S. S. **The large sample distribution of the likelihood ratio for testing composite hypothesis.** Annals of Mathematical Statistics, v. 9, p. 60-62, 1938.