



DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

**PREDIÇÃO ESPACIAL FENOTÍPICA DA INTERAÇÃO G×A USANDO NORMAS
DE REAÇÃO BASEADAS EM GIS PARA O ZONEAMENTO DE GENÓTIPOS DE
EUCALYPTUS NA ESCALA DA PAISAGEM**

Gustavo Strack Jager Pereira

Orientador: Prof. Dr. Rafael Tassinari Resende

Brasília-DF, Abril de 2026

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA

FACULDADE DE TECNOLOGIA

DEPARTAMENTO DE ENGENHARIA FLORESTAL



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
FACULDADE DE TECNOLOGIA
DEPARTAMENTO DE ENGENHARIA FLORESTAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS

**PREDIÇÃO ESPACIAL FENOTÍPICA DA INTERAÇÃO $G \times A$ USANDO NORMAS
DE REAÇÃO BASEADAS EM GIS PARA O ZONEAMENTO DE GENÓTIPOS DE
EUCALYPTUS NA ESCALA DA PAISAGEM**

Gustavo Strack Jager Pereira

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais da Universidade de Brasília - UnB, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências Florestais.

Orientador: Prof. Dr. Rafael Tassinari Resende.

Brasília-DF, Abril de 2026

Universidade de Brasília - UnB
Faculdade de Tecnologia - FT
Departamento de Engenharia Florestal – EFL

AGRADECIMENTOS

Agradeço, primeiramente, ao Senhor Jesus Cristo, por iluminar meus passos e guiar minha trajetória com sabedoria e proteção.

À minha família, pais, avós, tios e irmã, pelo incentivo constante e por acreditar em meu potencial. O apoio de vocês foi o alicerce necessário para que eu pudesse buscar minha melhor versão, tanto pessoal quanto profissional.

À minha esposa Geovanna, pelo companheirismo e pela compreensão em todos os momentos desta jornada. Seu apoio incondicional foi fundamental para a conclusão deste ciclo.

Ao Prof. Rafael Tassinari e à Universidade Federal de Goiás (UFG), pela orientação, dedicação e por expandirem meus horizontes, reiterando que a cooperação é a base do sucesso acadêmico.

À CMPC, empresa fornecedora dos dados utilizados nessa pesquisa, e especialmente ao Osmarino Pires dos Santos, que me apoiou com a curadoria, disponibilização de recursos e suporte técnico durante a investigação dos dados.

Ao Gustavo Eduardo Marcatti, pelo auxílio no desenvolvimento da metodologia, no suporte com software e na supervisão junto à TheCROP, em parceria com o Prof. Rafael Tassinari.

À Universidade de Brasília (UnB) e ao apoio do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) – Brasil, pelo acolhimento e pela excelência de seu corpo científico, que serviram como fonte de conhecimento para o desenvolvimento deste trabalho.

RESUMO

O sucesso de florestas plantadas depende da alocação precisa de genótipos nos ambientes em que seu potencial produtivo é maximizado. Embora a *enviromics* ofereça ferramentas robustas para modelar a interação genótipos $\times$ ambientes ($G \times A$), sua implementação operacional muitas vezes depende de dados climáticos de alta resolução. Este estudo propõe uma abordagem para o zoneamento de genótipos de *Eucalyptus* no sul do Brasil, utilizando um Índice Ambiental espacializado (EIs_{pat}) derivado da altura dominante (H_{dom}) como covariável biométrica. Analisamos 7.728 parcelas de inventário florestal abrangendo 53 genótipos em uma zona de transição climática (Cfa / Cfb) no Rio Grande do Sul. A produtividade volumétrica (IMA) foi a principal variável resposta, e a interação $G \times A$ foi modelada por meio de normas de reação utilizando modelos lineares mistos (REML/BLUP). A robustez das previsões foi verificada pela validação cruzada espacial *Leave-One-Region-Out* (LORO), com caracterização ambiental independente para cada grupo para eliminar o vazamento de informações. Foi estimada uma herdabilidade de 0,27 para o IMA, indicando significativa variabilidade genética. A plasticidade fenotípica não foi uniforme, o que permitiu distinguir genótipos de alta responsividade ambiental daqueles com alta estabilidade. A espacialização reduziu a complexidade de manejo, pois apenas dois genótipos elite dominaram o mapa de recomendação e maximizaram a produtividade em 89% da paisagem. A validação cruzada espacial confirmou a robustez da abordagem, alcançando correlações de $r = 0,88$ em regiões com alta densidade amostral e uma acurácia preditiva global de $r = 0,61$. Concluímos que indicadores biológicos integrados, refinados por variáveis geográficas, fornecem uma plataforma preditiva eficiente para a silvicultura de precisão, oferecendo uma alternativa econômica em relação aos modelos baseados em dados climáticos de alta dimensionalidade.

Palavras-chave: Melhoramento Florestal; Interação genótipos $\times$ ambientes ($G \times A$); Estratégias adaptativas; População de Ambientes Alvo (TPE).

ABSTRACT

Ensuring the adaptation of planted forests depends on the precise allocation of genotypes to environments where their yield potential is maximized. Although enviromics offers powerful tools for modeling genotype $\times$ environment (G $\times$ E) interaction, its operational implementation is often limited by the need for high-resolution climate data. This study proposes an approach for Eucalyptus genotype zoning in southern Brazil using a spatialized Environmental Index (Elspat) derived from dominant height (Hdom) as a synthetic covariate. We analyzed 7,728 inventory plots covering 53 genotypes in a climatic transition zone (Cfa/Cfb) in Rio Grande do Sul. Volumetric productivity (MAI) was the primary response variable, and G $\times$ E interaction was modeled via reaction norms using REML/BLUP. Prediction robustness was verified through Leave-One-Region-Out (LORO) spatial cross-validation, with independent environmental characterization for each fold to eliminate information leakage. Mixed modeling revealed a heritability of 0.27, indicating significant genetic variability. Phenotypic plasticity was not uniform, distinguishing "high responsiveness" genotypes from those with "high stability". Spatialization reduced management complexity, with only two elite genotypes dominating the recommendation map and maximizing productivity across 89% of the landscape. Spatial cross-validation confirmed the approach's robustness, reaching correlations of $r = 0.88$ in high-density regions and a global predictive ability of $r = 0.61$. We conclude that integrated biological indicators refined by geographic variables provide an efficient predictive platform for precision silviculture, offering a cost-effective alternative to high-dimensional climate-based models.

Keywords: Forest Tree Breeding; Genotype $\times$ Environment (G $\times$ E) interaction; Adaptive Strategies; Target Population of Environments (TPE).

ÍNDICE

1. CAPÍTULO 1: CONTEXTUALIZAÇÃO E APRESENTAÇÃO.....	1
1.1 INTRODUÇÃO GERAL	1
1.2 REVISÃO DE LITERATURA.....	3
1.2.1 Interação Genótipos $\times$ Ambientes ($G \times A$) no Melhoramento Florestal	3
1.2.2 A População Alvo de Ambientes (TPE)	4
1.2.3 Modelagem de Normas de Reação e Plasticidade Fenotípica	5
1.2.4 Altura Dominante (H_{dom}) como Índice Ambiental	6
1.2.5 Zoneamento Espacial e Silvicultura de Precisão	7
2. CAPÍTULO 2: PREDIÇÃO ESPACIAL FENOTÍPICA DA INTERAÇÃO $G \times A$ USANDO NORMAS DE REAÇÃO BASEADAS EM GIS PARA O ZONEAMENTO DE GENÓTIPOS DE <i>EUCALYPTUS</i> NA ESCALA DA PAISAGEM.....	9
2.1 INTRODUÇÃO.....	11
2.2 MÉTODOS	12
2.2.1 Área de estudo e caracterização ambiental.....	13
2.2.2 Base de dados e material genético	14
2.2.3 Modelagem do Índice Ambiental (EI).....	15
2.2.4 Espacialização do Índice Ambiental (EIs _{pat}).....	16
2.2.5 Modelagem da Interação $G \times A$ e Normas de Reação.....	17
2.2.6 Zoneamento e Validação Cruzada	19
2.3 RESULTADOS	20
2.3.1 Caracterização Geral.....	20
2.3.2 Modelagem de Qualidade de Sítio e Índice Ambiental (EI).....	20
2.3.3 Espacialização (EIs _{pat}).....	21
2.3.4 Parâmetros genéticos e efeito ambiental (Modelo Base).....	22
2.3.5 Plasticidade Fenotípica e Normas de Reação	24
2.3.6 Zoneamento e recomendação espacial	27

2.3.7	Validação cruzada e confiabilidade regional	28
2.3.8	Mega-ambientes.....	30
2.4	DISCUSSÃO.....	31
2.4.1	O Índice Ambiental como ferramenta para o particionamento da interação $G \times A$	31
2.4.2	Controle ambiental e potencial de seleção	32
2.4.3	Estratégias adaptativas: O <i>trade-off</i> entre produtividade e estabilidade.....	33
2.4.4	Estratégias adaptativas: Especialistas vs. Generalistas.....	34
2.4.5	Implicações para a recomendação silvicultural e o gerenciamento de riscos.....	35
2.4.6	Eficiência Operacional e Mega-ambientes	36
2.4.7	Representatividade Amostral e Limites de Predição	36
2.5	CONCLUSÃO.....	37
2.6	DECLARAÇÃO DE AUTORIA CRediT	38
2.7	REFERÊNCIAS	38
3.	CAPÍTULO 3: CONCLUSÕES GERAIS	43

LISTA DE TABELAS

TABELA 1. ESTIMATIVAS DE EFEITOS FIXOS (E SEUS ERROS PADRÃO) PARA OS GRUPOS GENÉTICOS (DUS, GRS, HIB, SAC E SAS) E PARA A COVARIÁVEL FIXA DO ÍNDICE AMBIENTAL ESPACIALIZADO (EISPAT), OBTIDAS A PARTIR DO MODELO MISTO BASE E DO MODELO DE INTERAÇÃO $G \times A$	23
TABELA 2. COMPONENTES DE VARIÂNCIA ESTIMADOS (E SEUS DESVIOS PADRÃO) A PARTIR DO MODELO DE NORMAS DE REAÇÃO (MODELO DE INTERAÇÃO $G \times A$), INCLUINDO A PROPORÇÃO DA VARIÂNCIA FENOTÍPICA TOTAL EXPLICADA POR CADA COMPONENTE.	24
TABELA 3. ACURÁCIA PREDITIVA REGIONAL E ESFORÇO AMOSTRAL PARA O ESQUEMA DE VALIDAÇÃO LEAVE-ONE-REGION-OUT. PARA CADA REGIÃO, O NÚMERO DE GENÓTIPOS (NMG) TAMBÉM É REPORTADO.	30

LISTA DE FIGURAS

- FIGURA 1.** CARACTERIZAÇÃO DA POPULAÇÃO DE AMBIENTES ALVO (TPE) E ANÁLISE EXPLORATÓRIA DOS DIRECIONADORES DE PRODUTIVIDADE EM POVOAMENTOS DE EUCALYPTUS. **(A)** CONTEXTO GEOGRÁFICO DA ÁREA DE ESTUDO NO BRASIL; O POLÍGONO VERMELHO DELIMITA A TPE, ENQUANTO OS PONTOS PRETOS REPRESENTAM AS PARCELAS DE INVENTÁRIO FLORESTAL. **(B)** DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DO INCREMENTO MÉDIO ANUAL (IMA) SOBREPOSTO A UM RASTER DE ELEVAÇÃO (TONS DE CINZA); OS PONTOS COLORIDOS REPRESENTAM A PRODUTIVIDADE OBSERVADA VARIANDO DE BAIXA (VERMELHO/LARANJA) A ALTA (AZUL/ROXO), ILUSTRANDO QUE AS ALTAS PRODUTIVIDADES OCORREM EM DIVERSOS GRADIENTES ALTIMÉTRICOS. **(C)** GRÁFICOS DE DISPERSÃO COM LINHAS DE REGRESSÃO LOESS (AZUL) AVALIANDO A RELAÇÃO ENTRE O IMA E OS FATORES GEOGRÁFICOS (LONGITUDE, LATITUDE E ALTITUDE); NOTA-SE A RELAÇÃO NÃO MONOTÔNICA COM A ALTITUDE. **(D)** COMPARAÇÃO DA DISTRIBUIÇÃO DE ALTITUDE ENTRE AS PARCELAS AMOSTRADAS (HISTOGRAMA AZUL) E A ÁREA TOTAL DA TPE (HISTOGRAMA CINZA), NA QUAL A BARRA MAIS À DIREITA NO HISTOGRAMA CINZA REPRESENTA UMA CLASSE TERMINAL QUE AGRUPA TODAS AS ELEVAÇÕES ACIMA DE 400 M PARA EVITAR A DISPERSÃO DOS DADOS. 13
- FIGURA 2.** DERIVAÇÃO, VALIDAÇÃO E ESPACIALIZAÇÃO DO ÍNDICE AMBIENTAL (EI) COM BASE NA ALTURA DOMINANTE (HDOM). **(A)** CURVAS DE CRESCIMENTO DA ALTURA DOMINANTE, SOBREPONDO OS VALORES OBSERVADOS (PONTOS CINZAS) E AS CURVAS PREDITAS POR FENÓTIPO (LINHAS AZUIS). **(B)** CAPACIDADE DO MODELO DE HDOM DEMONSTRADA PELA RELAÇÃO OBSERVADO VS. PREDITO, NA QUAL A LINHA TRACEJADA VERMELHA REPRESENTA A IDENTIDADE 1:1. **(C)** VALIDAÇÃO FUNCIONAL DO EI (RESÍDUOS DO MODELO) CORRELACIONADO À PRODUTIVIDADE VOLUMÉTRICA (INCREMENTO MÉDIO ANUAL, IMA), O QUE CONFIRMA SUA EFICÁCIA COMO UMA PROXY DE QUALIDADE DE SÍTIO ($R = 0,61$). **(D)** GRÁFICO DE DISPERSÃO ENTRE O IMA E O ÍNDICE AMBIENTAL ESPACIALIZADO (EISPAT), NO QUAL A LINHA AZUL INDICA A TENDÊNCIA REGIONAL SUAVIZADA. **(E)** MAPA DA SUPERFÍCIE CONTÍNUA DO EISPAT NA TPE (VIA REGRESSÃO LOESS), VARIANDO DE LOCAIS DE BAIXA QUALIDADE (ROXO) A LOCAIS DE ALTA QUALIDADE (AMARELO), INCLUINDO A LOCALIZAÇÃO DAS PARCELAS (PONTOS PRETOS). **(F)** HISTOGRAMA DE FREQUÊNCIA DOS VALORES DE PIXELS DO EISPAT, DESTACANDO A ASSIMETRIA DA DISTRIBUIÇÃO E OS QUARTIS (LINHAS VERTICAIS) PARA FINS DE ZONEAMENTO. 22
- FIGURA 3.** NORMAS DE REAÇÃO DA PRODUTIVIDADE VOLUMÉTRICA (IMA) EM RESPOSTA AO GRADIENTE AMBIENTAL (EISPAT). **(A)** RESPOSTA POR GRUPO GENÉTICO: LINHAS CINZAS ILUSTRAM AS RESPOSTAS INDIVIDUAIS, E AS LINHAS COLORIDAS DESTACAM O GENÓTIPO SUPERIOR PARA CADA TÁXON (DUS, GRS, HIB, SAC, SAS). **(B)** CLASSIFICAÇÃO ESTRATÉGICA: DESTAQUES DOS TRÊS IDEÓTIPOS CONTRASTANTES IDENTIFICADOS NA POPULAÇÃO. HIB33 (ROXO): ALTO DESEMPENHO BASAL E RESPONSIVIDADE (GENERALISTA SUPERIOR); GRS02 (VERDE-AZULADO): MÁXIMA RESPONSIVIDADE (ESPECIALISTA EM

AMBIENTES FAVORÁVEIS); HIB21 (AMARELO): ALTA ESTABILIDADE ESTÁTICA (IDEAL PARA AMBIENTES DE ALTO RISCO). A DISPERSÃO DE FUNDO (LINHAS CINZAS) REPRESENTA A VARIABILIDADE TOTAL DA POPULAÇÃO AVALIADA..... 26

FIGURA 4. RECOMENDAÇÃO GENOTÍPICA ESPACIALMENTE EXPLÍCITA PARA MAXIMIZAR A PRODUTIVIDADE NA TPE. **(A)** MAPA DE ZONEAMENTO INDICANDO O GENÓTIPO COM O MAIOR INCREMENTO MÉDIO ANUAL (IMA) PREDITO PARA CADA PIXEL (1×1 KM). AS CORES DISTINGUEM OS MATERIAIS VENCEDORES: O HIB33 (VERDE-AZULADO) PREDOMINA EM ZONAS DE ALTO POTENCIAL (NORTE/NORDESTE); O SAS03 (AMARELO) DOMINA AS ÁREAS INTERMEDIÁRIAS (CENTRO/SUL); E OS GENÓTIPOS HIB34, HIB10 E GRS02 OCUPAM ZONAS DE TRANSIÇÃO E NICHOS ESPECÍFICOS. **(B)** QUANTIFICAÇÃO DA ÁREA DE RECOMENDAÇÃO (NÚMERO DE PIXELS). A DOMINÂNCIA BIMODAL DO HIB33 E SAS03, QUE JUNTOS COBREM APROXIMADAMENTE 89% DA PAISAGEM, CONTRASTA COM A OCUPAÇÃO RESTRITA DO ESPECIALISTA GRS02..... 28

FIGURA 5. ACURÁCIA PREDITIVA DO MODELO EM AMBIENTES NÃO AMOSTRADOS AVALIADA POR MEIO DE VALIDAÇÃO CRUZADA ESPACIAL (LEAVE-ONE-REGION-OUT). **(A)** GRÁFICO DE DISPERSÃO GLOBAL ENTRE A PRODUTIVIDADE MÉDIA (IMA) OBSERVADA E PREDITA PARA TODAS AS COMBINAÇÕES DE GENÓTIPOS X REGIÃO; OS PONTOS SÃO COLORIDOS POR REGIÃO PARA ILUSTRAR A CONSISTÊNCIA ESPACIAL DA CORRELAÇÃO $R = 0,61$ EM TODA A TPE. **(B)** DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DA ACURÁCIA PREDITIVA (r DE PEARSON) POR REGIÃO GEOGRÁFICA. TONS AZUIS INDICAM ALTA ACURÁCIA PREDITIVA ($R > 0,60$), ENQUANTO AS REGIÕES EXIBIDAS EM CINZA OU COMO NA (R5, R11 E R12) REPRESENTAM ÁREAS COM CORRELAÇÕES NÃO SIGNIFICATIVAS DEVIDO À CONECTIVIDADE GENÉTICA LIMITADA OU À BAIXA DENSIDADE AMOSTRAL NOS CONJUNTOS DE TREINAMENTO..... 29

FIGURA 6. IDENTIFICAÇÃO DE ZONAS DE SIMILARIDADE PRODUTIVA (MEGA-AMBIENTES) COM BASE NA CORRELAÇÃO DE RANKING GENOTÍPICO INTER-REGIONAL. **(A)** MATRIZ DE CORRELAÇÃO E DENDROGRAMA DE AGRUPAMENTO HIERÁRQUICO. O MAPA DE CALOR (AZUL = CORRELAÇÃO POSITIVA) EXIBE O COEFICIENTE DE PEARSON (R) ENTRE OS PARES DE REGIÕES, ENQUANTO OS NÚMEROS NAS CÉLULAS INDICAM A QUANTIDADE DE GENÓTIPOS SOBREPOSTOS. **(B)** HISTOGRAMA DE CORRELAÇÕES INTER-REGIONAIS, DESTACANDO A PREDOMINÂNCIA DE ASSOCIAÇÕES POSITIVAS ($R > 0,5$). **(C)** MAPA DOS MACROAMBIENTES RESULTANTES PARA RECOMENDAÇÃO: O GRUPO 1 (AZUL) ABRANGE A MAIOR PARTE DO INTERIOR E DO SUL; O GRUPO 2 (VERDE) ENGLOBA O CENTRO-LESTE; NA (NÃO DISPONÍVEL) EM CINZA INDICA AS REGIÕES COM DADOS INSUFICIENTES PARA UM AGRUPAMENTO ROBUSTO..... 31

LISTA DE EQUAÇÕES

EQUAÇÃO 1.....	5
EQUAÇÃO 2.....	15
EQUAÇÃO 3.....	16
EQUAÇÃO 4.....	16
EQUAÇÃO 5.....	17
EQUAÇÃO 6.....	18
EQUAÇÃO 7.....	18
EQUAÇÃO 8.....	18

1. CAPÍTULO 1: CONTEXTUALIZAÇÃO E APRESENTAÇÃO

Esta dissertação de mestrado propõe o desenvolvimento de um sistema de recomendação genotípica espacialmente explícito para povoamentos de *Eucalyptus* no sul do Brasil. A pesquisa apresenta uma abordagem inovadora que utiliza a altura dominante (Hdom) como um integrador biológico da qualidade do local (Scolforo *et al.*, 2020), derivando um Índice Ambiental (Elspat) contínuo e espacializado via variáveis geográficas básicas. Essa estratégia visa oferecer uma plataforma preditiva eficiente e de custo-efetivo para a silvicultura de precisão em escala de paisagem (Zhang *et al.*, 2024), colocando a interação genótipos $\times$ ambientes (G $\times$ A) no centro das decisões de alocação clonal.

Este trabalho utilizou uma base de dados operacionais cedida pela CMPC Celulose Riograndense, analisando 7.728 parcelas de inventário florestal e abrangendo 53 genótipos elite distribuídos em uma complexa zona de transição climática (Cfa/Cfb) no estado do Rio Grande do Sul.

A pesquisa resulta de uma colaboração interinstitucional internacional, integrando a Universidade de Brasília (UnB), o Laboratório de Melhoramento e Precisão (LAMP) da Universidade Federal de Goiás (UFG), e pesquisadores associados à Universidade Federal de São João del-Rei (UFSJ), INTA/CONICET (Argentina), UBC (Canadá) e *Tree Breeding Australia Ltd.* O projeto foi viabilizado, ainda, pelo apoio financeiro do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) por meio da concessão de bolsa de mestrado.

Para conferir fluidez e alinhamento com as práticas modernas de divulgação científica, esta dissertação está estruturada na forma de artigo científico. O Capítulo 1 é constituído integralmente pelo manuscrito, o qual descreve detalhadamente a metodologia, os resultados das normas de reação e a delimitação dos mega-ambientes propostos pelo estudo.

1.1 INTRODUÇÃO GERAL

A produtividade e a sustentabilidade das florestas plantadas dependem diretamente da alocação precisa de materiais genéticos em ambientes onde o seu potencial de rendimento seja maximizado. Nesse cenário, a seleção de materiais florestais esbarra constantemente na complexidade da interação genótipos $\times$ ambientes (G $\times$ A), fator que centraliza as decisões nos programas de melhoramento (Cortés *et al.*, 2020; Valenzuela *et al.*, 2022). Essa interação reduz a previsibilidade do comportamento dos genótipos, dificultando a transferência de resultados

experimentais para áreas comerciais, especialmente quando a rede de ensaios cobre apenas uma fração da variação ambiental relevante (Des Marais *et al.*, 2013). A necessidade de compreender como os genótipos respondem a gradientes contínuos de recursos e estresses tem impulsionado o uso de modelos capazes de representar padrões de plasticidade e suas consequências práticas para a recomendação de plantio (Cooper *et al.*, 2023; van Eeuwijk *et al.*, 2016).

Historicamente, o zoneamento florestal apoiou-se em classificações climáticas estáticas ou em uma estratificação baseada puramente na produtividade média dos locais (Gauch *et al.*, 2008; Annicchiarico, 1992). Embora úteis em cenários estáveis, essas abordagens falham ao tentar capturar a continuidade dos gradientes ambientais e a magnitude das respostas adaptativas específicas (Gauch & Zobel, 1997; Marcatti *et al.*, 2017). Mais recentemente, a integração de grandes volumes de dados ambientais ("Big Data") aos modelos de predição genética, *Enviromics*, emergiu como uma ferramenta poderosa (Resende *et al.*, 2021; Crossa *et al.*, 2021), conectando a variabilidade genética às respostas ecofisiológicas pela parametrização de modelos de normas de reação, capazes de prever o desempenho em ambientes não testados (Costa-Neto & Fritsche-Neto, 2021; Jarquín *et al.*, 2014).

Contudo, a aplicação rotineira de métodos avançados para analisar a interação $G \times A$ enfrenta severas limitações operacionais que vão além do ajuste estatístico (Heslot *et al.*, 2014). A exigência de extensos conjuntos de covariáveis climáticas e edáficas em alta resolução gera um alto custo de obtenção, padronização e atualização de dados (Paludeto *et al.*, 2026). Lidar com essa alta dimensionalidade é um desafio, visto que variáveis altamente correlacionadas exigem estratégias complexas de redução de dimensionalidade que aumentam a carga computacional e a complexidade do modelo (Resende *et al.*, 2024). Em bases florestais amplas, a forte heterogeneidade espacial intensifica esse problema, reduzindo a viabilidade de métodos dependentes de grandes volumes de dados e de infraestrutura especializada (Callister *et al.*, 2024).

Alternativas baseadas em indicadores ambientais biométricos reduzem a complexidade de coleta e processamento, mantendo a capacidade de representar gradientes relevantes (Zhang *et al.*, 2024). Na biometria florestal, a altura dominante (H_{dom}) destaca-se como um integrador biológico confiável da qualidade do local (Scolforo *et al.*, 2020). Esta variável sintetiza, em uma única métrica, o efeito acumulado do clima, do solo e da uniformidade ambiental, fatores que interagem com a capacidade competitiva das árvores para determinar a produtividade final do povoamento (Resende *et al.*, 2018; de Souza *et al.*, 2022). A premissa central é que um Índice Ambiental (EI) derivado da H_{dom} e espacializado por meio de variáveis geográficas básicas

(latitude, longitude e altitude) atue como uma covariável eficiente (Elspat). Essa simplificação permite modelar a interação $G \times A$ por meio de regressões fatoriais estendidas, contornando a necessidade de parametrizações climáticas exaustivas (Piepho & Blancon, 2023).

Sendo assim, o objetivo principal deste trabalho foi desenvolver um sistema de recomendação genotípica espacialmente explícito para *Eucalyptus* no sul do Brasil, integrando conceitos de silvicultura de precisão e genética quantitativa avançada. Para atingir este propósito, propõe-se os seguintes objetivos específicos: derivar e espacializar um Índice Ambiental contínuo (Elspat); modelar a interação $G \times A$ por meio de normas de reação utilizando modelos mistos de *envirotyping*; definir mega-ambientes e ideótipos estratégicos para otimizar a produtividade e a estabilidade fenotípica em escala de paisagem, aplicando conceitos de *Mega-Environmental Design*.

1.2 REVISÃO DE LITERATURA

1.2.1 Interação Genótipos $\times$ Ambientes ($G \times A$) no Melhoramento Florestal

A compreensão da interação genótipos $\times$ ambientes ($G \times A$) dita as estratégias modernas para avaliar e selecionar árvores florestais adaptadas, especialmente diante de cenários de mudanças climáticas (Cortés *et al.*, 2020; Valenzuela *et al.*, 2022). A variação ambiental é onipresente, contudo, as redes de ensaios genéticos frequentemente cobrem apenas uma fração da variação real à qual os indivíduos serão submetidos, o que reduz a previsibilidade do comportamento fenotípico (Des Marais *et al.*, 2013).

A variação genética para respostas a estresses abióticos não é distribuída de forma homogênea. A resposta das plantas aos gradientes ambientais é uma característica quantitativa complexa baseada na plasticidade fenotípica, cujas variações frequentemente resultam em interações do tipo cruzada (*crossover*), provocando a inversão de rankings de desempenho entre diferentes ambientes (Des Marais *et al.*, 2013).

Modelos lineares tradicionais apresentam limitações metodológicas para capturar a arquitetura genética dessa plasticidade. Para contornar esse obstáculo, métodos analíticos baseados em regressão aleatória e funções de covariância oferecem a flexibilidade estatística necessária para modelar o desempenho de forma contínua ao longo de variações ambientais, superando a modelagem que trata o ambiente como um fator estritamente discreto (Des Marais *et al.*, 2013).

Adicionalmente, as espécies florestais possuem limitações operacionais severas nos programas de melhoramento, incluindo longos períodos de fase juvenil e genomas com alta

heterozigosidade (Cortés *et al.*, 2020; Valenzuela *et al.*, 2022), sendo o uso de ferramentas genômicas modernas imperativo para transpor os desafios do setor. Dentre essas ferramentas, as Associações Genoma-Ambiente (GEA - *Genome-Environment Associations*) são aplicadas para detectar assinaturas de seleção, correlacionando polimorfismos e regiões específicas do genoma com a heterogeneidade dos habitats (Cortés *et al.*, 2020); e, de forma complementar, a Predição Genômica (GP) ancora-se em dados fenotípicos históricos para antecipar a adaptação de genótipos não testados a partir de suas frequências alélicas, permitindo explorar a base molecular da adaptação a estresses abióticos (Cortés *et al.*, 2020).

1.2.2 A População Alvo de Ambientes (TPE)

A População Alvo de Ambientes (TPE) é definida como o conjunto de ambientes nos quais os genótipos são recomendados, integrando variabilidades de estresses bióticos e abióticos para melhorar a adaptação das culturas às mudanças climáticas (Cruz *et al.*, 2025). O conceito de TPE evoluiu significativamente, deixando de ser apenas um conjunto de locais de teste para tornar-se uma estrutura que aborda a interação genótipos $\times$ ambientes ($G \times A$) por meio de ferramentas de Sistemas de Informação Geográfica (SIG) e modelagem espacial (Cruz *et al.*, 2025; Resende *et al.*, 2020).

A *Enviromics* constitui o vértice ambiental do "Moderno Triângulo do Melhoramento", integrando bancos de dados de fatores ambientais à bioestatística e à genética quantitativa (Crossa *et al.*, 2021; Costa-Neto & Fritsche-Neto, 2021). Essa ciência de dados aplicada permite alavancar o conhecimento de ecofisiologia vegetal para preencher lacunas sobre as interações entre sistemas biológicos e o habitat, potencializando a compreensão e a modelagem da plasticidade fenotípica (Costa-Neto & Fritsche-Neto, 2021).

A aplicação da *Enviromics* fundamenta-se na caracterização de locais por meio de um conjunto de grupos de ambientes utilizando diferentes fatores ambientais relacionados com o desenvolvimento vegetal, correspondentes às variáveis ambientais que interagem com o desenvolvimento das plantas (Resende *et al.*, 2020). A similaridade entre sítios, avaliada em escala "ômica" de atributos ambientais, direciona a predição do desempenho de genótipos não observados (Resende *et al.*, 2020; Resende *et al.*, 2022). Essa análise viabiliza o aumento da acurácia de seleção em todos os locais de interesse, incluindo áreas onde ensaios experimentais ainda não foram implementados, ao tratar a heterogeneidade ambiental como uma fonte de informação preditiva (Resende *et al.*, 2020; Resende *et al.*, 2022; Crossa *et al.*, 2021).

O recente avanço e a aplicação prática destas abordagens têm sido impulsionados pela redução sistemática dos custos associados à aquisição de sensores ambientais para instalação em ensaios de campo, de modo paralelo ao incremento da fiabilidade e da resolução das técnicas de deteção remota (Costa-Neto & Fritsche-Neto, 2021). A conjugação destes fatores tecnológicos fomenta a consolidação da *Enviromics*, permitindo relacionar de forma extensiva a variação fenotípica com a variação ambiental em modelos matemáticos.

Adicionalmente, a operacionalização da TPE através de ferramentas SIG contemporâneas permite a delimitação da área alvo sob a forma de polígonos, suportada por parâmetros espaciais de alta resolução. A modelação da TPE é otimizada pela definição customizável de limites de concavidade (como *concave* e *convex hulls*), ajustes na dimensão dos píxeis e estabelecimento de zonas de amortecimento (*buffers*), o que confere a flexibilidade necessária para uma análise acurada da interação G×A no espaço e a consequente melhoria da precisão do melhoramento genético (Cruz *et al.*, 2025).

1.2.3 Modelagem de Normas de Reação e Plasticidade Fenotípica

A transição de abordagens discretas de avaliação ambiental para o uso de covariáveis ambientais contínuas permite transformar parte da interação genótipos × ambientes (G×A) de um fator estritamente estocástico em componentes previsíveis (Jarquín *et al.*, 2014). Modelos fundamentados em normas de reação viabilizam a incorporação de dados ambientais de alta dimensionalidade, estruturando a resposta fenotípica não mais como médias isoladas em locais, mas ao longo de um gradiente contínuo (Jarquín *et al.*, 2014).

A aplicação de modelos mistos e regressões aleatórias permite particionar a variância e modelar o desempenho fenotípico. Matematicamente, a norma de reação pode ser estruturada por uma equação base onde o desempenho fenotípico (y_{ij}) de um genótipo i em um ambiente j é dado pela Equação 1:

$$y_{ij} = \mu + \beta \cdot EI_j + b_{0i} + b_{1i} \cdot EI_j + \varepsilon_{ij}$$

Equação 1.

Nesta formulação formal, o desempenho fenotípico é modelado em função de parâmetros fixos (a média populacional μ e a resposta média da população β ao Índice Ambiental EI_j) e parâmetros aleatórios específicos. A interação G×A é explicitada pelos componentes genotípicos aleatórios, onde o intercepto (b_{0i}) reflete a performance produtiva basal do material, e a inclinação (b_{1i}) quantifica a plasticidade fenotípica, caracterizando a taxa de

resposta do genótipo às variações ambientais (Ozair *et al.*, 2025). Essa separação de efeitos permite isolar a plasticidade do erro residual (ε_{ij}), fornecendo estimativas de sensibilidade ambiental (Ozair *et al.*, 2025; van Eeuwijk *et al.*, 2016).

A partir da estimação destas inclinações, os perfis adaptativos são classificados sob a ótica da estabilidade fenotípica, um conceito intrinsecamente ligado aos *trade-offs* de seleção no melhoramento de plantas (Ozair *et al.*, 2025; van Eeuwijk *et al.*, 2016). A "estabilidade biológica" (ou estática) caracteriza genótipos cuja produtividade se mantém constante independentemente das oscilações da qualidade do local, correspondendo a uma inclinação próxima a zero ($b_{1i} \approx 0$) na norma de reação (van Eeuwijk *et al.*, 2016).

Em contrapartida, a "estabilidade agrônômica" (ou dinâmica) descreve materiais altamente responsivos, cujo rendimento altera-se de forma paralela à melhoria ou restrição do potencial do ambiente (van Eeuwijk *et al.*, 2016). A avaliação simultânea do rendimento basal e destas inclinações de plasticidade possibilita a identificação de *trade-offs*, distinguindo genótipos conservadores em ambientes restritivos de materiais com alta capacidade maximizadora de recursos em sítios favoráveis (Ozair *et al.*, 2025).

1.2.4 Altura Dominante (H_{dom}) como Índice Ambiental

A altura dominante (H_{dom}) em uma idade de referência é amplamente utilizada na biometria florestal para estimar o Índice de Local (*Site Index*), atuando como o principal indicador da qualidade do sítio produtivo (Marcatti *et al.*, 2017; Scolforo *et al.*, 2020). Em vez de descrever o ambiente físico por variáveis climáticas estáticas e isoladas, a H_{dom} funciona como uma variável biométrica que capitaliza o efeito combinado e acumulado das condições edafoclimáticas e topográficas ao longo do tempo (Marcatti *et al.*, 2017). A modelagem do crescimento em altura captura as variações na disponibilidade de recursos ambientais, como flutuações de precipitação e déficit hídrico, refletindo quantitativamente a capacidade produtiva real do ambiente (Scolforo *et al.*, 2020).

Contudo, a avaliação precisa do crescimento e da qualidade do local exige que a modelagem contemple a dinâmica estrutural da floresta, visto que o desenvolvimento vertical e o rendimento volumétrico são diretamente influenciados pela densidade populacional e pelas intervenções silviculturais. Diante disso, a aplicação de modelos dinâmicos de crescimento, mediante a incorporação de termos modificadores associados ao espaço de crescimento e à densidade do povoamento, permite isolar matematicamente as respostas ao manejo (de Souza *et al.*, 2022). Essa abordagem garante que as alterações decorrentes do espaçamento ou de

desbastes não sejam confundidas com a capacidade produtiva basal do sítio (de Souza et al., 2022), consolidando a Hdom como uma métrica ambiental não viesada pelas práticas silviculturais.

A partir desse isolamento matemático do efeito do manejo, a Hdom consolida-se como uma variável de resposta robusta para descrever a variação ambiental latente. Com base nessa premissa, e por meio de abordagens fundamentadas em Sistemas de Informação Geográfica (SIG), a qualidade do local medida pela Hdom pode ser correlacionada espacialmente com covariáveis ambientais e climáticas para gerar mapas contínuos de alta resolução (Marcatti et al., 2017). Por consequência, a extração e a espacialização deste índice fornecem a superfície contínua necessária para otimizar as recomendações genotípicas, permitindo que a alocação clonal explore ativamente a interação $G \times A$ em escala de paisagem (Marcatti et al., 2017).

1.2.5 Zoneamento Espacial e Silvicultura de Precisão

A modelagem preditiva da interação genótipos $\times$ ambientes ($G \times A$) atinge seu potencial aplicado quando os parâmetros genético-estatísticos são projetados no espaço geográfico, viabilizando a tomada de decisão em escala operacional. A conversão de índices ambientais e de qualidade de local em superfícies contínuas é operacionalizada mediante técnicas de regressão espacial local (como o método *LOESS*), parametrizadas por variáveis geográficas básicas, como latitude, longitude e altitude (Marcatti *et al.*, 2017). Aliada a Sistemas de Informação Geográfica (SIG), essa espacialização contorna as limitações de recomendações regionais amplas e genéricas, viabilizando estratégias preditivas em nível de paisagem (Marcatti *et al.*, 2017).

A alocação genotípica espacialmente explícita baseia-se na identificação de qual material é superior em cada condição específica, consolidando o paradigma analítico focado em responder "qual-venceu-onde" (*which-won-where*) (Gauch & Zobel, 1997). Por meio de mapas de recomendação elaborados em ambiente SIG, torna-se possível explorar ativamente as respostas adaptativas, alocando genótipos específicos em frações da paisagem onde seu potencial produtivo é maximizado.

No entanto, a otimização matemática puramente irrestrita em nível de pixel pode resultar em uma extrema fragmentação espacial do plantio ("mosaicos" genotípicos), o que reduz ou inviabiliza a eficiência logística das operações florestais (Marcatti *et al.*, 2017). Para solucionar este impasse, emerge a necessidade de agrupar as áreas de cultivo em mega-ambientes, definidos como subdivisões relativamente homogêneas da região de cultivo, permitindo que a

variação complexa seja tratada por meio de um número pequeno e operacionalmente viável de zonas (Gauch & Zobel, 1997).

Esta otimização territorial é aprimorada pelo *Mega-Environmental Design*, uma abordagem que integra ativamente a informação da interação G×A para orientar o desenho experimental e a alocação de genótipos (González-Barrios *et al.*, 2019). O método agrupa o território em zonas de similaridade produtiva com base na magnitude da interação e no controle da variabilidade macroambiental (González-Barrios *et al.*, 2019). Como resultado, a identificação e o direcionamento de um número otimizado de genótipos adaptados a esses grandes blocos contíguos não representam uma perda analítica, mas uma consolidação estratégica essencial que maximiza o ganho biológico simultaneamente à manutenção da viabilidade logística do manejo florestal (Gauch & Zobel, 1997; González-Barrios *et al.*, 2019).

2. CAPÍTULO 2: PREDIÇÃO ESPACIAL FENOTÍPICA DA INTERAÇÃO G×A USANDO NORMAS DE REAÇÃO BASEADAS EM GIS PARA O ZONEAMENTO DE GENÓTIPOS DE *EUCALYPTUS* NA ESCALA DA PAISAGEM

Gustavo Strack Jager Pereira¹ *; Osmarino Pires dos Santos²; Vanessa Oliveira²; Eduardo Pablo Cappa⁶⁷⁸; Jaroslav Klápště⁹; Gustavo Eduardo Marcatti³⁵; Rafael Tassinari Resende¹⁴⁵

*

¹ Department of Forest Engineering, Faculty of Technology, University of Brasília (UnB), Brasília – DF, 70910-900, Brazil.

² CMPC Celulose Riograndense, Guaíba – RS, 92703-470, Brazil

³ Department of Forest Engineering, Federal University of São João del Rei (UFESJ), Sete Lagoas Campus, Sete Lagoas – MG, 35701970, Brazil.

⁴ Plant Breeding Sector, School of Agronomy (EA), Federal University of Goiás (UFG), Samambaia Campus, Goiânia – GO, 74690-900 Brazil.

⁵ TheCROP | Precision Analytics, Operating Virtually (no Zip-code), Goiânia – GO and Sete Lagoas – MG, Brazil

⁶ Instituto de Recursos Biológicos, Centro de Investigación de Recursos Naturales (CIRN), Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), De Los Reseros y Dr. Nicolás Repetto s/n, CP 1686, Hurlingham, Buenos Aires, Argentina.

⁷ Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Buenos Aires, Argentina.

⁸ Department of Forest and Conservation Sciences, University of British Columbia, Vancouver, BC, Canada.

⁹ Tree Breeding Australia Ltd., 39 Helen Street, Mount Gambier, SA 5290, Australia.

***Corresponding authors: GSJP, gustavostrackjp@gmail.com; RTR, rafael.tassinari@ufg.br.**

Resumo

O sucesso de florestas plantadas depende da alocação precisa de genótipos nos ambientes em que seu potencial produtivo é maximizado. Embora a *enviromics* ofereça ferramentas robustas para modelar a interação genótipos $\times$ ambientes ($G \times A$), sua implementação operacional muitas vezes depende de dados climáticos de alta resolução. Este estudo propõe uma abordagem para o zoneamento de genótipos de *Eucalyptus* no sul do Brasil, utilizando um Índice Ambiental espacializado (Elspat) derivado da altura dominante (H_{dom}) como covariável biométrica. Analisamos 7.728 parcelas de inventário florestal abrangendo 53 genótipos em uma zona de transição climática (Cfa/Cfb) no Rio Grande do Sul. A produtividade volumétrica (IMA) foi a principal variável resposta, e a interação $G \times A$ foi modelada por meio de normas de reação utilizando modelos lineares mistos (REML/BLUP). A robustez das predições foi verificada pela validação cruzada espacial *Leave-One-Region-Out* (LORO), com caracterização ambiental independente para cada grupo para eliminar o vazamento de informações. Foi estimada uma herdabilidade de 0,27 para o IMA, indicando significativa variabilidade genética. A plasticidade fenotípica não foi uniforme, o que permitiu distinguir genótipos de alta responsividade ambiental daqueles com alta estabilidade. A espacialização reduziu a complexidade de manejo, pois apenas dois genótipos elite dominaram o mapa de recomendação e maximizaram a produtividade em 89% da paisagem. A validação cruzada espacial confirmou a robustez da abordagem, alcançando correlações de $r = 0,88$ em regiões com alta densidade amostral e uma acurácia preditiva global de $r = 0,61$. Concluímos que indicadores biológicos integrados, refinados por variáveis geográficas, fornecem uma plataforma preditiva eficiente para a silvicultura de precisão, oferecendo uma alternativa econômica em relação aos modelos baseados em dados climáticos de alta dimensionalidade.

Palavras-chave: Melhoramento Florestal; Interação genótipos $\times$ ambientes ($G \times A$); Estratégias adaptativas; População de Ambientes Alvo (TPE).

2.1 INTRODUÇÃO

A seleção de materiais florestais depende da capacidade de relacionar o desempenho genético observado em ensaios com diversas condições ambientais, colocando a interação genótipos $\times$ ambientes ($G \times A$) no centro das decisões de melhoramento (Cortés *et al.*, 2020; Valenzuela *et al.*, 2022). Em muitas situações, essa interação reduz a previsibilidade do comportamento genotípico e dificulta a transferência de resultados experimentais para áreas comerciais, especialmente quando a rede de ensaios abrange apenas uma fração da variação ambiental relevante (Des Marais *et al.*, 2013). A necessidade de compreender como os genótipos respondem a gradientes contínuos de recursos e estresses tem impulsionado o uso de modelos capazes de representar os padrões de plasticidade e suas consequências práticas para a recomendação de material de plantio. Esse movimento expande a interpretação clássica da "equação do melhorista", incorporando explicitamente variáveis ambientais na predição e esclarecendo a contribuição conjunta dos efeitos genéticos e ambientais sobre o desempenho observado (Cooper *et al.*, 2023; van Eeuwijk *et al.*, 2016).

Historicamente, o zoneamento florestal baseava-se em classificações climáticas estáticas ou na estratificação centrada na produtividade média dos locais de ensaio (Gauch *et al.*, 2008; Annicchiarico, 1992). Embora úteis em cenários estáveis, essas abordagens frequentemente falham em capturar a continuidade dos gradientes de estresse e a magnitude das respostas adaptativas específicas (Gauch & Zobel, 1997; Marcatti *et al.*, 2017). Recentemente, a integração de "Big Data" ambiental em modelos de predição genética, um paradigma chamado *Enviromics* (Resende *et al.*, 2021), emergiu como o vértice ambiental do "Triângulo Moderno do Melhoramento" (Crossa *et al.*, 2021). Isso permite uma predição de alta precisão em *Eucalyptus* por meio de milhares de covariáveis climáticas e edáficas (Paludeto *et al.*, 2026; Resende *et al.*, 2021). Essa abordagem estabelece relações entre fontes de dados heterogêneas, conectando a variabilidade genética às respostas ecofisiológicas para parametrizar modelos de normas de reação com a capacidade de realizar a predição em ambientes não amostrados (Costa-Neto *et al.*, 2021; Jarquín *et al.*, 2014; Crossa *et al.*, 2022). Dessa forma, torna-se possível particionar a interação $G \times A$ em componentes previsíveis, revelando padrões adaptativos específicos que frequentemente se confundem com o erro residual nas avaliações tradicionais baseadas em médias.

A aplicação rotineira de métodos para analisar e explorar a interação $G \times A$ em programas de melhoramento enfrenta limitações operacionais que vão além do ajuste estatístico (Heslot *et*

al., 2014). Muitos procedimentos exigem conjuntos extensos de covariáveis ambientais em alta resolução, muitas vezes ultrapassando milhares de variáveis preditoras (Paludeto *et al.*, 2026).

Como resultado, a obtenção, a padronização e a atualização desses extensos conjuntos de dados ainda envolvem altos custos e uma forte dependência de infraestrutura especializada (Resende *et al.*, 2024; Callister *et al.*, 2024). Em amplas bases florestais, a heterogeneidade espacial intensifica esse problema, o que reduz a viabilidade de métodos que exigem grandes volumes de dados ambientais. Nesse contexto, há um interesse crescente em alternativas que mantenham a capacidade de representar gradientes ambientais relevantes, enquanto reduzem a complexidade de coleta e processamento. Estratégias embasadas em indicadores ambientais biométricos tornam-se especialmente úteis por permitir a construção de modelos preditivos mais acessíveis e aplicáveis em escala operacional, o que favorece as decisões de alocação genotípica com base em informações consistentes (Zhang *et al.*, 2024).

A altura dominante (Hdom) destaca-se na biometria florestal como um integrador biológico confiável da qualidade de sítio (Scolforo *et al.*, 2020), capitalizando, em uma única métrica, o efeito edafoclimático acumulado e a uniformidade ambiental, fatores que interagem dinamicamente com a capacidade competitiva das árvores para determinar a produtividade final do povoamento (Resende *et al.*, 2018; de Souza *et al.*, 2022). Assim, um Índice Ambiental (EI) derivado da Hdom e espacializado por meio de variáveis geográficas (latitude, longitude e altitude) (EIspat) permite capturar a complexidade ambiental necessária para modelar a interação G×A por meio de regressões fatoriais estendidas (Piepho e Blancon, 2023), o que dispensa a necessidade de parametrização climática exaustiva e se alinha aos princípios da modelagem baseada em processos (Scolforo *et al.*, 2017; Scolforo *et al.*, 2018).

O objetivo deste trabalho foi desenvolver um sistema espacialmente explícito de recomendação de genótipos de *Eucalyptus* no sul do Brasil, integrando conceitos de silvicultura de precisão e genética quantitativa avançada. Para isso, propomos uma estrutura analítica que: (i) deriva e espacializa um Índice Ambiental contínuo (EIspat); (ii) modela a interação G×A por meio de normas de reação, com o uso de modelos lineares mistos fundamentados no *envirotyping* (Heinemann *et al.*, 2025; Resende *et al.*, 2025); e (iii) define mega-ambientes e ideótipos estratégicos para otimizar a produtividade e a estabilidade fenotípica na escala da paisagem, aplicando conceitos do *Mega-Environmental Design* (González-Barrios *et al.*, 2019).

2.2 MÉTODOS

2.2.1 Área de estudo e caracterização ambiental

O estudo abrange povoamentos florestais comerciais de *Eucalyptus* no estado do Rio Grande do Sul, Brasil (latitude média de 30° S), situados em uma zona de transição climática na América do Sul. De acordo com a classificação climática de Köppen de alta resolução para o Brasil (Alvares *et al.*, 2013), a região é dominada pelo tipo climático Subtropical Úmido (*Cfa*), caracterizado por verões quentes, com incursões do tipo Temperado (*Cfb*) nas áreas de maior altitude do Planalto Meridional (Alvares *et al.*, 2013). Essa heterogeneidade climática, sobreposta a um gradiente fisiográfico que varia das planícies costeiras às escarpas montanhosas, define a População de Ambientes Alvo (TPE), na qual a interação entre as condições biofísicas e o manejo determina a expressão fenotípica (Cooper *et al.*, 2023).

Para delimitar espacialmente a TPE, um polígono do tipo *convex hull* foi gerado com base em parcelas georreferenciadas de inventário florestal, garantindo o alinhamento entre os ambientes amostrados e a zona de inferência alvo por meio de ferramentas de GIS (Cruz *et al.*, 2025). A topografia foi caracterizada utilizando um Modelo Digital de Elevação (MDE) reprojetado para o datum *WGS 84*. Para a análise espacial, as elevações superiores a 400 m foram agrupadas em uma única classe terminal para representar as regiões de planalto sem causar dispersão excessiva dos dados.

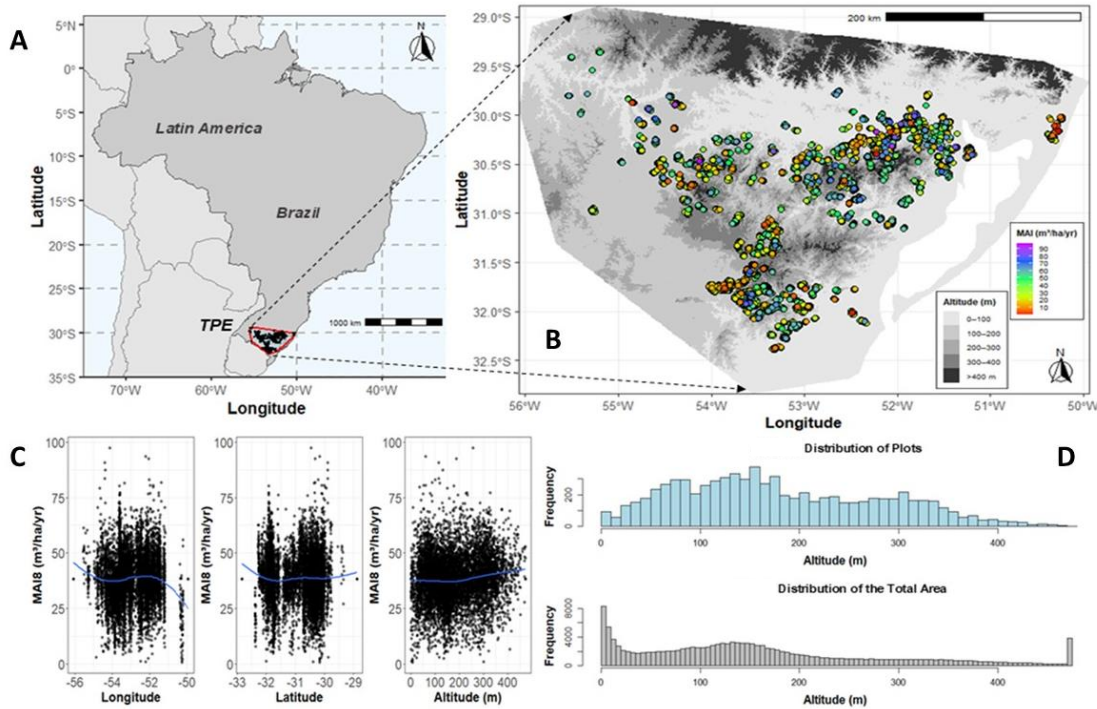


Figura 1. Caracterização da População de Ambientes Alvo (TPE) e análise exploratória dos direcionadores de produtividade em povoamentos de *Eucalyptus*. (A) Contexto geográfico da área de estudo no Brasil; o polígono

vermelho delimita a TPE, enquanto os pontos pretos representam as parcelas de inventário florestal. **(B)** Distribuição espacial do Incremento Médio Anual (IMA) sobreposto a um raster de elevação (tons de cinza); os pontos coloridos representam a produtividade observada variando de baixa (vermelho/laranja) a alta (azul/roxo), ilustrando que as altas produtividades ocorrem em diversos gradientes altimétricos. **(C)** Gráficos de dispersão com linhas de regressão *LOESS* (azul) avaliando a relação entre o IMA e os fatores geográficos (Longitude, Latitude e Altitude). **(D)** Comparação da distribuição de altitude entre as parcelas amostradas (histograma azul) e a área total da TPE (histograma cinza), na qual a barra mais à direita no histograma cinza representa uma classe terminal que agrupa todas as elevações acima de 400m para evitar a dispersão dos dados.

A variabilidade altimétrica permitiu avaliar a representatividade da rede de inventário florestal (Figura 1D). Enquanto as parcelas exibem uma distribuição concentrada em altitudes intermediárias (100 a 350 m), a área total da TPE apresenta um padrão bimodal com uma proporção significativa de áreas de baixa altitude (0 a 50 m). Embora as baixas altitudes estejam sub-representadas, todos os intervalos altimétricos estão presentes, o que garante cobertura suficiente para a modelagem espacial sem lacunas críticas de extrapolação (Wang *et al.*, 2025).

A análise exploratória (Figura 1C) fundamentada na dispersão dos pontos observados revelou a ausência de tendências geográficas ou padrões espaciais definidos para a produtividade volumétrica. O Incremento Médio Anual (IMA) exibe um comportamento marcadamente difuso e com alta dispersão ao longo de toda a amplitude das variáveis geográficas, as quais estão estritamente restritas aos limites da área de estudo. Esse padrão difuso é corroborado pela ocorrência de altos valores de produtividade distribuídos indistintamente tanto em baixas quanto em altas altitudes (Figura 1B), evidenciando uma relação com a altitude que se mostrou difusa (Figura 1C, iii), sem que se verifique qualquer efeito determinístico direto dos fatores fisiográficos locais sobre o rendimento florestal. Essa ausência de correlação linear forte confirma que fatores topográficos isolados são insuficientes para explicar a complexidade da produção florestal nessa região de transição *Cfa* / *Cfb*, o que destaca a necessidade de índices ambientais integrados (como o EIspace) para capturar a interação genótipos $\times$ ambientes ($G \times A$) e otimizar as recomendações clonais (Heinemann *et al.*, 2025; Marcatti *et al.*, 2017; Scolforo *et al.*, 2017).

2.2.2 Base de dados e material genético

Os dados são provenientes de uma rede de inventário florestal que totaliza 7.728 parcelas permanentes após a filtragem de consistência e a remoção de espécies não alvo. O estudo avaliou 53 genótipos elite de *Eucalyptus*, os quais foram categorizados em cinco grupos genéticos funcionais com base em seu histórico taxonômico e implantação comercial: (i) *E. dunnii* (DUS), (ii) *E. grandis* (GRS), (iii) *E. saligna* (SAC), (iv) híbridos interespecíficos,

principalmente *E. urophylla* × *E. grandis* (HIB), e (v) complexos de espécies ou seleções específicas (SAS). Esses genótipos representam a principal diversidade genética utilizada no programa de melhoramento regional, abrangendo um amplo espectro de potencial de crescimento e adaptações ambientais. O detalhamento do número de genótipos em cada grupo é apresentado no Material Suplementar. A estrutura de dados exibe um desbalanceamento amostral não aleatório, algo típico de inventários operacionais e programas integrativos de pré-melhoramento (Guevara-Escudero *et al.*, 2021), com genótipos distribuídos de forma irregular entre os locais. Esse desbalanceamento reforça a necessidade de modelagem estatística avançada para evitar vieses nas estimativas genéticas (Lado *et al.*, 2016).

2.2.3 Modelagem do Índice Ambiental (EI)

Para isolar a qualidade de sítio dos efeitos genéticos e silviculturais, a altura dominante (H_{dom}) foi utilizada como uma *proxy* de produtividade, uma vez que essa variável integra os efeitos acumulados do clima e do solo sobre o crescimento (Scolforo *et al.*, 2020). Um modelo não linear log-linearizado (Eq. 2) foi ajustado considerando o efeito fixo do material genético (MG), o inverso da idade (tendência de crescimento) e um polinômio de segundo grau do espaço individual de crescimento (representando o efeito do espaçamento e a resposta à densidade, conforme de Souza *et al.*, 2022):

$$\ln(H_{dom_i}) = \beta_{MG(i)} + \alpha \left(\frac{1}{Age_i} \right) + \gamma_1(Area_{Util}) + \gamma_2(Area_{Util})^2 + \varepsilon_i$$

Equação 2.

Em que o índice i representa a i -ésima observação individual obtida em nível de parcela de inventário florestal, $\ln(H_{dom_i})$ é o logaritmo natural da altura dominante medida na observação i , $\beta_{MG(i)}$ expressa o efeito fixo do material genético específico correspondente àquela observação, α é o parâmetro associado ao inverso da idade do povoamento $\left(\frac{1}{Age_i} \right)$, γ_1 e γ_2 constituem os coeficientes lineares estimados para o componente polinomial do espaço de crescimento útil por árvore ($Area_{Util_i}$) e ε_i representa o erro residual aleatório associado a cada medição.

O Índice Ambiental (EI) foi derivado como o resíduo do modelo na escala original, representando a variação local não capturada pelos fatores sistemáticos. Ele foi calculado como

a diferença entre a altura dominante observada e o valor predito retransformado a partir do modelo de logaritmo natural (Eq. 3):

$$EI_i = Hdom_{i(obs)} - \widehat{Hdom}_i$$

Equação 3.

A validação funcional do EI foi realizada ao correlacioná-lo com o Incremento Médio Anual (IMA) observado, o que confirmou sua capacidade de representar o gradiente produtivo e atuar como uma variável ambiental latente para a modelagem de normas de reação (Scolforo *et al.*, 2018).

2.2.4 Espacialização do Índice Ambiental (EIs_{pat})

Para viabilizar a predição em ambientes não amostrados, o EI pontual foi convertido em uma superfície contínua (EIs_{pat}) utilizando a regressão local ponderada multivariada (LOESS) sobre as coordenadas geográficas e a altitude. Um parâmetro de suavização (*span*) elevado de 0,95 foi estabelecido de forma intencional após testes prévios com janelas menores (0,25, 0,50 e 0,75), as quais geravam superfícies excessivamente fragmentadas e responsivas ao ruído de microssítio. A adoção desse valor robusto permitiu capturar de forma estável as tendências macroambientais regionais relevantes para o zoneamento em escala de paisagem, expandindo o conceito da regressão de Finlay e Wilkinson para covariáveis ambientais contínuas (Piepho e Blancon, 2023). A capacidade preditiva e a confiabilidade da extrapolação dessa superfície contínua foram avaliadas diretamente no processo de validação cruzada espacial detalhado adiante, no qual todo o procedimento de ajuste da regressão local foi reexecutado de maneira independente para cada grupo de teste. A predição para um *pixel* alvo ($x_0; y_0; z_0$) foi obtida minimizando a função de perda ponderada (Eq. 4), na qual β representa o vetor de coeficientes locais.

$$\widehat{(EI)}(x_0, y_0, z_0) = \arg \min_{\beta} \sum_{i=1}^n K\left(\frac{d_i}{h}\right) (EI_i - m_i(\beta; x_0, y_0, z_0))^2$$

Equação 4.

Nessa função, $m_i(\beta; x_0; y_0; z_0) = \beta_0 + \beta_x(x_i - x_0) + \beta_y(y_i - y_0) + \beta_z(z_i - z_0) + \beta_{xy}(x_i - x_0)(y_i - y_0) + \beta_{xz}(x_i - x_0)(z_i - z_0) + \beta_{yz}(y_i - y_0)(z_i - z_0) + \beta_{xyz}(x_i - x_0)(y_i - y_0)(z_i - z_0)$; nela, $K(\cdot)$ representa a função tricúbica de ponderação, d_i é a distância

euclidiana entre o ponto i e o ponto alvo, e h , o parâmetro associado ao *span* (0,95), define o tamanho efetivo da vizinhança para cada regressão local.

Dummy points foram inseridos nas bordas da TPE para evitar os efeitos de borda (Resende *et al.*, 2024). O *raster* resultante (Elspat) serviu como a covariável ambiental explícita para os modelos genéticos, o que permitiu uma caracterização ambiental de alta resolução análoga à *enviromics* baseada em satélites (Resende *et al.*, 2024; Marcatti *et al.*, 2017).

2.2.5 Modelagem da Interação G×A e Normas de Reação

A análise genética foi conduzida utilizando modelos lineares mistos por meio de Máxima Verossimilhança Restrita e Melhor Preditor Linear Não Viesado (REML/BLUP). Para estabelecer uma linha de base para a produtividade e o desempenho dos grupos genéticos, inicialmente ajustamos um modelo base (Eq. 5) para estimar os parâmetros genéticos e as médias dos grupos:

$$IMA_{ij} = \beta_{g(i)} + \beta_{EI} \cdot Elspat_j + \mu_i + \varepsilon_{ij}$$

Equação 5.

Nessa formulação, o índice i denota o i -ésimo genótipo avaliado e o índice j representa o j -ésimo pixel ambiental contínuo da área de estudo. A variável resposta IMA_{ij} expressa a produtividade estimada em Incremento Médio Anual para o genótipo i no ambiente j . Os efeitos fixos do modelo base compreendem os termos $\beta_{g(i)}$ e β_{EI} . O termo $\beta_{g(i)}$ representa o intercepto fixo associado ao g -ésimo grupo genético funcional ao qual o genótipo i pertence, capturando o comportamento médio daquela população taxonômica específica. O parâmetro β_{EI} constitui o coeficiente de regressão fixo populacional que quantifica a inclinação média da resposta volumétrica em função do Índice Ambiental espacializado (Elspat) medido no local j . Por sua vez, a estrutura de efeitos aleatórios é composta pelos termos μ_i e ε_{ij} . O termo μ_i expressa o efeito genético aleatório aditivo ou genotípico total do indivíduo i , assumido como normalmente distribuído com variância genotípica pura. Por fim, o parâmetro ε_{ij} representa o erro residual aleatório homocedástico associado a cada observação individual.

Os parâmetros genéticos foram estimados a partir dos componentes de variância deste modelo misto base. A herdabilidade no sentido amplo (H^2) foi calculada no nível individual como:

$$H^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \sigma_e^2}$$

Equação 6.

Na qual σ_g^2 é a variância genotípica (derivada do efeito aleatório μ_i) e σ_e^2 é a variância residual. Essa estimativa representa a proporção da variação fenotípica total atribuível a todo o potencial genético dos genótipos na população testada.

Posteriormente, a interação G×A foi modelada por meio de normas de reação utilizando uma estrutura de regressão aleatória (Eq. 7). O fenótipo alvo foi o Incremento Médio Anual na idade 8 (IMA8, sem casca, $m^3 ha^{-1} ano^{-1}$), o que garantiu que todos os genótipos fossem comparados em uma idade de referência padronizada para evitar vieses de estágio de crescimento:

$$IMA_{ij} = \beta_{g(i)} + \beta_{EI} \cdot Elspat_j + b_{0i} + b_{1i} \cdot Elspat_j + \varepsilon_{ij}$$

Equação 7.

Nesta formulação, IMA_{ij} é a produtividade do genótipo i no ambiente j na idade 8. A parte fixa do modelo inclui $\beta_{g(i)}$, que representa o intercepto para o g -ésimo grupo genético funcional, e β_{EI} , que é o coeficiente de regressão fixo (inclinação) que descreve a resposta geral da população ao gradiente ambiental (Elspat).

A parte aleatória contabiliza os desvios genéticos individuais: b_{0i} é o intercepto genético aleatório para o genótipo i , o qual representa o seu desempenho basal, e b_{1i} é a sensibilidade ambiental específica (inclinação aleatória). Esses efeitos aleatórios seguem uma distribuição normal bivariada:

$$\begin{bmatrix} b_{0i} \\ b_{1i} \end{bmatrix} \sim N(0, \Sigma), \text{ with } \Sigma = \begin{bmatrix} \sigma_{b_0}^2 & \sigma_{b_0b_1} \\ \sigma_{b_0b_1} & \sigma_{b_1}^2 \end{bmatrix}$$

Equação 8.

Nela, $\sigma_{b_0}^2$ é a variância genética para o intercepto, $\sigma_{b_1}^2$ é a variância para a inclinação e $\sigma_{b_0b_1}$ é a covariância genética entre eles. Adotamos uma estrutura de covariância não estruturada (Σ) para permitir total flexibilidade na captura da relação entre a produtividade basal e a responsividade ambiental.

Por fim, ε_{ij} representa o termo de erro residual, assumido como independente e normalmente distribuído como $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2\varepsilon)$, em que $\sigma^2\varepsilon$ denota um único componente de variância residual (homocedástico). Essa abordagem foi escolhida para manter a parcimônia do modelo e garantir a convergência ao longo do gradiente ambiental contínuo. Essa estrutura de modelagem permite que a plasticidade fenotípica seja quantificada como um componente de variância genética específico (Ozair *et al.*, 2025; Des Marais *et al.*, 2013).

2.2.6 Zoneamento e Validação Cruzada

A TPE foi segmentada operacionalmente em 12 regiões geográficas com base na delimitação oficial de Regiões Geográficas Imediatas estabelecida pelo Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), gerando subdivisões territoriais que funcionaram como um detalhamento refinado da área de estudo. Iterativamente, uma região inteira foi removida do conjunto de treinamento e utilizada exclusivamente para validação. Para garantir uma avaliação completamente imparcial e evitar o vazamento de informações, todo o processo de caracterização ambiental, incluindo a derivação do índice ambiental (Eq. 3) e a espacialização LOESS (Eq. 4), foi reexecutado de forma independente dentro de cada grupo da validação cruzada, utilizando apenas as regiões de treinamento. Essa estratégia rigorosa assegura que as regiões de validação sejam tratadas como ambientes não amostrados genuínos (Malosetti *et al.*, 2016; Callister *et al.*, 2024).

O mapa de recomendação genotípica baseado no princípio de identificação do melhor material por ambiente (*which-won-where*) foi gerado simulando a produtividade de todos os 53 genótipos em cada pixel do *raster* do índice ambiental. Esse valor predito representa o desempenho fenotípico esperado do IMA, sendo estimado matematicamente pela soma integral de todos os componentes fixos e aleatórios do modelo, o que inclui o intercepto do grupo genético, o efeito fixo do índice ambiental, o intercepto aleatório clonal e a inclinação da norma de reação. A partir dessa projeção fenotípica contínua, selecionamos o genótipo com o maior valor predito em cada localidade, com o objetivo de identificar variedades superiores dentro de classes específicas de interação (Smith *et al.*, 2021). A robustez global desse arranjo preditivo foi chancelada pelo procedimento de validação cruzada espacial *Leave-One-Region-Out* (LORO) descrito anteriormente.

A acurácia preditiva do modelo foi avaliada por meio de duas métricas complementares: o coeficiente de correlação de Pearson (r) e o coeficiente de correlação de postos de Spearman (ρ). O r de Pearson foi utilizado para avaliar a relação linear e a precisão numérica das

estimativas de produtividade. De forma complementar, o ρ de Spearman foi empregado para medir a consistência do *ranking* genotípico dentro de cada região. A inclusão da correlação de Spearman para a recomendação florestal foi feita, pois determina a confiabilidade do modelo em identificar e ordenar corretamente os genótipos superiores, independentemente da escala absoluta do IMA predito.

Por fim, zonas de similaridade produtiva, conhecidas como mega-ambientes, foram definidas por meio do agrupamento hierárquico da matriz de correlação genética inter-regional. Essa abordagem aplicou o conceito de *Mega-Environmental Design* para simplificar a logística de recomendação (González-Barrios *et al.*, 2019; Gauch *et al.*, 2008). Todas as análises foram realizadas no ambiente R (R Core Team, 2025), utilizando o pacote *lme4* para os dois modelos mistos e os pacotes *terra* e *sf* para o geoprocessamento.

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Caracterização Geral

A base de dados analítica processada totalizou 7.728 parcelas, com idade média de 9,18 anos e altura dominante (Hdom) média de 29,37 m, distribuídas em 7.723 locais distintos sob clima subtropical (*Cfa* / *Cfb*). A produtividade média observada (Incremento Médio Anual, IMA) foi de $38,16 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$. A estrutura de amostragem foi marcadamente desbalanceada entre os grupos funcionais (desbalanceamento amostral), o que demandou o uso de modelos lineares mistos (Melhor Preditor Linear Não Viesado, BLUP) para a predição não viesada dos valores genéticos (Lado *et al.*, 2016).

Os grupos genéticos funcionais, incluindo sua respectiva representatividade e estratégias biológicas, compreenderam: (i) SAC ($n = 3.064$), materiais relacionados a *E. saligna* e *E. camaldulensis*, historicamente selecionados por sua rusticidade; (ii) DUS ($n = 1.644$), derivados de *E. dunnii*, com foco em tolerância ao frio; (iii) HIB ($n = 1.488$), híbridos interespecíficos de *E. urophylla* $\times$ *E. grandis*, caracterizados pelo vigor e responsividade; (iv) SAS ($n = 1.213$), uma linhagem funcionalmente distinta, próxima a *E. saligna*; e (v) GRS ($n = 319$), o complexo *E. grandis*, visando alto potencial produtivo em locais favoráveis.

2.3.2 Modelagem de Qualidade de Sítio e Índice Ambiental (EI)

Site A modelagem da qualidade de sítio foi baseada no ajuste do crescimento da altura dominante (Hdom), que demonstrou um desempenho estatístico excepcionalmente alto

(R^2 ajustado = 0,999; $RMSE$ = 0,104 na escala logarítmica). As curvas preditas seguiram de perto a trajetória de crescimento ao longo do gradiente de idade (Figura 2A), e a forte concordância entre os valores observados e preditos (Figura 2B) confirmou que o modelo isola efetivamente os efeitos genéticos e edáficos (Scolforo *et al.*, 2020).

A alta precisão do modelo de crescimento permitiu a derivação do Índice Ambiental (EI) a partir de seus resíduos. Esses resíduos representam o componente ambiental latente isolado dos efeitos fixos de genótipo (MG), idade do povoamento ($1/Idade$) e espaço de crescimento individual ($\hat{Area}_{util}$). Ao separar esses fatores genéticos e silviculturais, o EI captura a qualidade ambiental do local como uma métrica independente de forma efetiva (de Souza *et al.*, 2022), fornecendo a base pontual para a subsequente espacialização na covariável EIspat.

A validação funcional do índice foi confirmada por uma correlação positiva significativa entre o EI e o Incremento Médio Anual (IMA) ($r = 0,61$; $p < 0,001$) (Figura 2C). Essa associação direta demonstra a validade ecofisiológica do índice, uma vez que locais com maiores valores de EI resultaram efetivamente em maior volume acumulado por hectare, independentemente do genótipo. Esse resultado consolida o EI proposto como uma covariável contínua robusta para dissecar a interação genótipos $\times$ ambientes ($G \times A$) e analisar a adaptabilidade em paisagens heterogêneas (Heinemann *et al.*, 2025; Marcatti *et al.*, 2017).

2.3.3 Espacialização (EIspat)

A conversão do índice pontual em uma superfície contínua (EIspat) por meio da suavização *LOESS* ($span = 0,95$) permitiu a caracterização da variação ambiental na escala da paisagem (Figura 2E). O mapa resultante revela um padrão espacial distinto, com os ambientes de melhor qualidade concentrados nas regiões norte e nordeste, enquanto as zonas de menor potencial predominam na área centro-sul. A suavização preservou a média global do índice original ($EI = 0,17$; $EIspat = -0,02$), indicando a ausência de viés, mas reduziu o desvio padrão de 2,81 para 0,70. Essa redução na variância é metodologicamente esperada e desejável, pois filtra o ruído de microssítio para focar nas tendências macroambientais necessárias para definir a População de Ambientes Alvo (TPE) (Cruz *et al.*, 2025; Marcatti *et al.*, 2017).

A relação entre o índice espacializado e a produtividade (Figura 2D) apresentou uma correlação menor ($r = 0,25$) em comparação ao índice pontual. Isso reflete a transição de um indicador local para um preditor regional, no qual a suavização intencional elimina as variações microambientais não replicáveis (Malosetti *et al.*, 2016). No entanto, a tendência positiva

significativa confirma que o Elspat captura os gradientes ambientais regionais essenciais para as recomendações de plantio (Callister *et al.*, 2024; Costa-Neto *et al.*, 2021). A distribuição de frequência do Elspat (Figura 2F) exibiu assimetria positiva, o que permitiu a estratificação da área em três mega-ambientes (Inferior, Intermediário e Superior) com base em quartis, fornecendo a base para a modelagem de normas de reação em ambientes não amostrados (Gauch & Zobel, 1997; Jarquín *et al.*, 2014; Resende *et al.*, 2024).

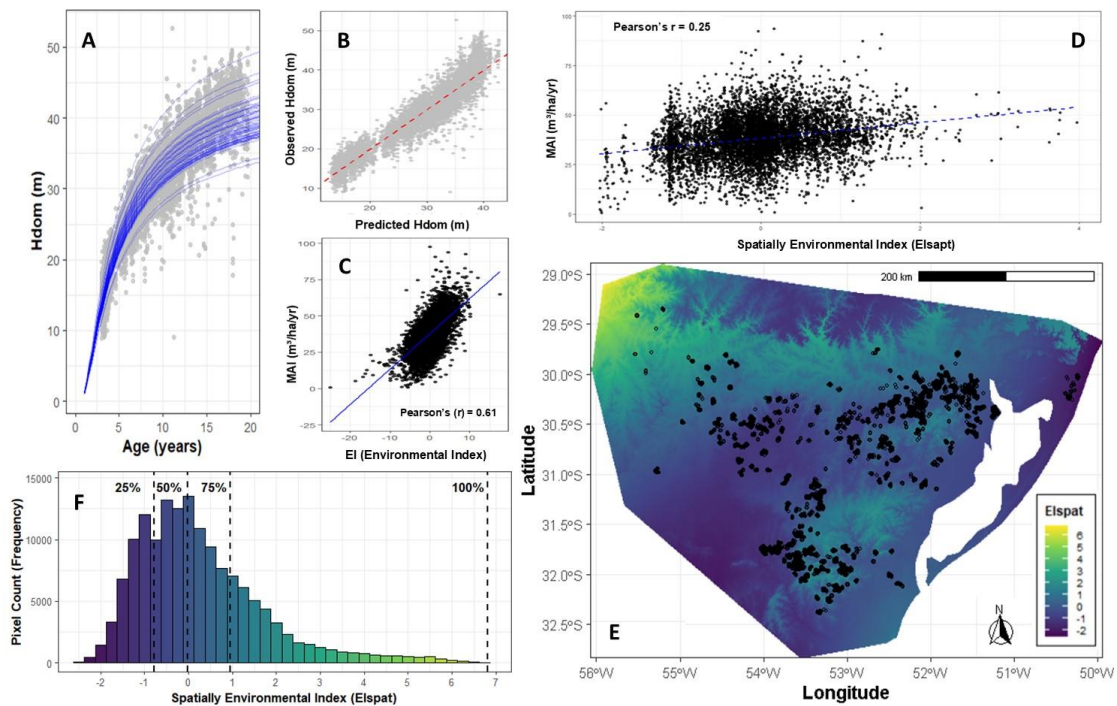


Figura 2. Derivação, validação e espacialização do Índice Ambiental (EI) com base na altura dominante (Hdom). **(A)** Curvas de crescimento da altura dominante, sobrepondo os valores observados (pontos cinzas) e as curvas preditas por genótipo (linhas azuis). **(B)** Capacidade do modelo de Hdom demonstrada pela relação Observado vs. Predito, na qual a linha tracejada vermelha representa a identidade 1:1. **(C)** Validação funcional do EI (resíduos do modelo) correlacionado à produtividade volumétrica (Incremento Médio Anual, IMA), o que confirma sua eficácia como uma proxy de qualidade de sítio ($r = 0,61$). **(D)** Gráfico de dispersão entre o IMA e o Índice Ambiental espacializado (Elspat), no qual a linha azul indica a tendência regional suavizada. **(E)** Mapa da superfície contínua do Elspat na TPE (via regressão LOESS), variando de locais de baixa qualidade (roxo) a locais de alta qualidade (amarelo), incluindo a localização das parcelas (pontos pretos). **(F)** Histograma de frequência dos valores de pixels do Elspat, destacando a assimetria da distribuição e os quartis (linhas verticais) para fins de zoneamento.

2.3.4 Parâmetros genéticos e efeito ambiental (Modelo Base)

O ajuste do modelo misto base (Eq. 5) confirmou uma variabilidade genética significativa dentro da população. A herdabilidade no sentido amplo (H^2) foi estimada em 0,273, o que indica que aproximadamente 27% da variação fenotípica é explicada por diferenças genéticas. Essa magnitude é considerada de moderada a alta para características de crescimento e é suficiente

para garantir ganhos de seleção (Cooper *et al.*, 2023). Esse valor relativamente alto de H^2 reflete a inclusão de componentes tanto interespecíficos quanto intraespecíficos, uma vez que a população abrange diversos grupos genéticos (híbridos e complexos de espécies puras). Embora o modelo base considere as médias de grupo como efeitos fixos, a variância genotípica aleatória captura efetivamente a ampla diversidade do germoplasma utilizado no estudo. É importante ressaltar que, embora as estimativas de herdabilidade provenientes de modelos base possa ser influenciadas por efeitos da interação $G \times A$ ainda não particionados em normas de reação, o valor observado indica um sinal genético robusto em toda a TPE.

A Tabela 1 apresenta as estimativas de efeitos fixos para os grupos genéticos e para o Índice Ambiental espacializado (Elspat). O coeficiente associado ao Elspat foi significativo ($t = 22,0$), sendo estimado em 3,775. Isso indica que, na ausência de interação, cada unidade adicional no Elspat resulta em um ganho médio de produtividade de $\approx 3,8 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$. Dentre os grupos genéticos, o GRS apresentou a maior média ajustada ($42,87 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$), seguido por SAS (41,67) e SAC (40,69), enquanto o grupo DUS obteve o menor desempenho (33,76).

Tabela 1. Estimativas de efeitos fixos (e seus erros padrão) para os grupos genéticos (DUS, GRS, HIB, SAC e SAS) e para a covariável fixa do Índice Ambiental espacializado (Elspat), obtidas a partir do modelo misto base e do modelo de interação $G \times A$.

Modelo	Termo	Estimativa	Erro Padrão	Estatística t
Base	DUS	33.765	2.365	14.278
	GRS	42.872	3.704	11.576
	HIB	37.001	1.125	32.897
	SAC	40.696	3.157	12.893
	SAS	41.670	3.908	10.664
	Elspat	3.775	0.172	22.008
$G \times A$	DUS	34.463	2.100	16.411
	GRS	40.709	3.309	12.303
	HIB	36.883	1.120	32.933
	SAC	44.405	2.828	15.702
	SAS	39.902	3.583	11.136
	Elspat	4.312	0.573	7.527

Elspat = Índice Ambiental Espacializado. MG = DUS, GRS, HIB, SAC, e SAS.

Os valores genéticos preditos (BLUPs) identificaram o genótipo HIB33 como o material de melhor desempenho ($55,76 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$), seguido pelo HIB27 ($48,74 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$). Vale ressaltar que o HIB33 exibiu um desempenho consistente e esteve bem representado ao longo do gradiente ambiental (Elspat), o que garante que sua posição superior no *ranking* não seja resultado de um viés localizado, mas sim um reflexo de seu alto potencial genético e plasticidade.

2.3.5 Plasticidade Fenotípica e Normas de Reação

A decomposição da variância (Tabela 2) revelou que a heterogeneidade da produtividade decorre simultaneamente do potencial basal dos genótipos e de suas respostas plásticas ao ambiente. A variância do intercepto genético explicou 25,23% da variação total, indicando diferenças pronunciadas no potencial produtivo intrínseco. A variância da inclinação (sensibilidade ambiental) representou 4,95% do total; embora numericamente menor, ela confirma que a plasticidade não é uniforme, constituindo um elemento central da interação. O componente residual permaneceu alto (63,06%), contudo, a inclusão do Elspat permitiu que parte do ruído ambiental fosse transformada em efeitos biologicamente interpretáveis.

Tabela 2. Componentes de variância estimados (e seus desvios padrão) a partir do modelo de normas de reação (modelo de interação $G \times A$), incluindo a proporção da variância fenotípica total explicada por cada componente.

Componente de Variância	Variância	Proporção de Variância (%)	Desvio Padrão
Intercepto Genotípico (σb_0)	39.912	26.54	6.318
Inclinação Genotípica (σb_1)	10.696	7.11	3.270
Residual ($\sigma^2 \varepsilon$)	99.777	66.35	9.989
Variância Fenotípica Total	150.385	100.00	NA
Covariância Genética ($\sigma b_0, b_1$)	7.830	NA	2.798

NA= Não Aplicado; Elspat = Índice Ambiental Espacializado; As variâncias do Intercepto Genotípico e da Inclinação referem-se aos efeitos aleatórios b_{0i} e b_{1i} da Equação 7, respectivamente.

Em relação aos efeitos fixos (Tabela 1), o coeficiente de regressão associado ao Elspat foi estimado em 4,31 ($p < 0,001$), o que indica que cada unidade adicional no índice ambiental resulta em um ganho médio de produtividade dessa magnitude. Entre os grupos genéticos, após o controle do gradiente ambiental, o grupo SAC destacou-se com o maior

intercepto basal ($44,4 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$), seguido pelos grupos GRS (40,7) e SAS (39,9), enquanto o DUS apresentou o menor desempenho médio ajustado (34,5).

A visualização das normas de reação (Figura 3A) destaca a inversão de ordenamento ao longo do gradiente ambiental. Os grupos GRS e SAS exibiram a maior responsividade ambiental, com inclinações médias acentuadas, o que resultou em uma produtividade superior na extremidade superior do gradiente do Elspat. Essa tendência é exemplificada pelos principais genótipos dentro desses táxons, os quais estabeleceram um claro *ranking* de desempenho em locais de alta qualidade ($GRS > HIB > SAS > SAC > DUS$).

Em contraste, o grupo DUS, particularmente o genótipo DUS02, demonstrou a maior estabilidade fenotípica, com o IMA predito variando apenas de 35 a $51 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ em todo o gradiente. O genótipo SAC02, embora parecesse visualmente estável em versões anteriores, mostrou uma amplitude de resposta mais pronunciada (32 a $60 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$), o que o posiciona como intermediário em termos de sensibilidade. O grupo HIB apresentou a maior heterogeneidade interna, englobando um amplo espectro de estratégias que variam desde materiais de elite altamente responsivos, como o HIB33, até genótipos caracterizados pela estabilidade.

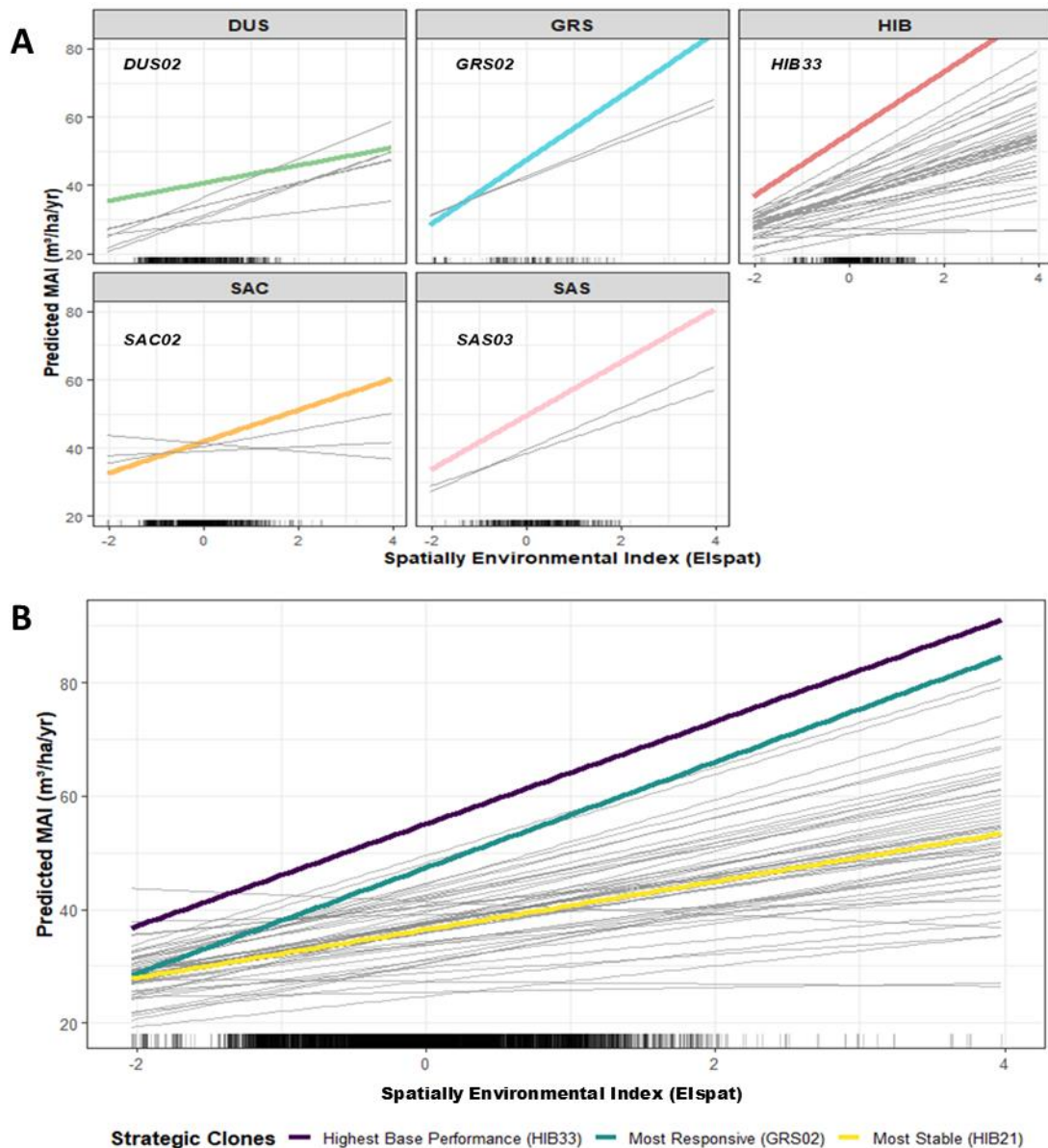


Figura 3. Normas de reação da produtividade volumétrica (IMA) em resposta ao gradiente ambiental (Elspat). **(A)** Resposta por Grupo Genético: linhas cinzas ilustram as respostas individuais, e as linhas coloridas destacam o genótipo superior para cada táxon (DUS, GRS, HIB, SAC, SAS). **(B)** Classificação Estratégica: destaques dos três ideótipos contrastantes identificados na população. HIB33 (roxo): alto desempenho basal e responsividade (Generalista Superior); GRS02 (verde-azulado): máxima responsividade (Especialista em ambientes favoráveis); HIB21 (amarelo): alta estabilidade estática (Ideal para ambientes de alto risco). A dispersão de fundo (linhas cinzas) representa a variabilidade total da população avaliada.

A análise conjunta dos BLUPs de intercepto e de inclinação permitiu classificar os genótipos em três perfis estratégicos distintos, cujas normas de reação são contrastadas na Figura 3B. O genótipo HIB33 (Maior Desempenho Basal) destacou-se com o maior intercepto basal ($BLUP = 18,2$) e alta inclinação (4,71), permanecendo sistematicamente acima da maioria dos materiais em quase toda a extensão do gradiente ambiental (Elspat). Em contraste,

o genótipo GRS02 (Mais Responsivo) apresentou a maior inclinação estimada no ensaio (5,01) combinada a um intercepto intermediário (6,66). A inclinação acentuada indica ganhos expressivos de produtividade em resposta ao aumento do Elspat, com curvas divergindo em ambientes de alta qualidade ($Elspat > 2$), o que forma um padrão de "leque" (Figura 3B). Por fim, o genótipo HIB21 (Mais Estável) exibiu uma inclinação praticamente nula (-0,06) e um intercepto levemente negativo (-0,40), o que resulta em uma norma de reação horizontal que denota invariabilidade produtiva frente à oscilação ambiental.

2.3.6 Zoneamento e recomendação espacial

A simulação de competição espacial pixel por pixel, fundamentada na seleção exclusiva do material posicionado em primeiro lugar no *ranking* de produtividade para cada ponto da paisagem, resultou em uma redução substancial da complexidade. Embora 53 genótipos tenham sido avaliados, apenas cinco alcançaram a primeira posição em pelo menos um pixel do território, demonstrando o maior valor predito necessário para ocupar áreas no mapa final (Figura 4A). A paisagem resultante é estruturalmente dominada por dois genótipos elite que, juntos, cobrem 89,1% da área total (Figura 4B). O genótipo HIB33 foi recomendado para 69.057 *pixels* (45,61%), prevalecendo principalmente nas regiões Norte e Nordeste, as quais estão associadas a ambientes de alta qualidade (alto Elspat). O genótipo SAS03 ocupou 65.850 *pixels* (43,49%), dominando as vastas extensões das regiões Centro, Sul e Leste caracterizadas por qualidade intermediária.

Os três genótipos restantes (HIB34, HIB10 e GRS02) ocuparam nichos ambientais restritos (Figura 4B). Notavelmente, o GRS02 foi recomendado para apenas 1.111 *pixels* (0,73%) no extremo Noroeste. Essa alocação restrita é consistente com sua norma de reação de alta inclinação (Figura 3B), o que exige condições ambientais de elite para que sua responsividade supere o desempenho basal dos generalistas. Os genótipos HIB34 (7,15%) e HIB10 (3,02%) ocuparam zonas de transição específicas.

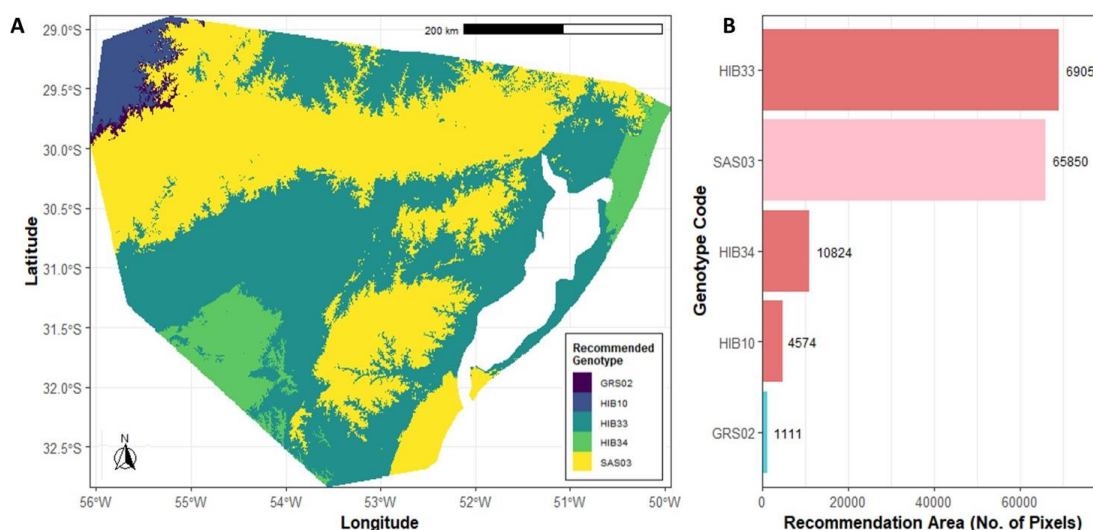


Figura 4. Recomendação genotípica espacialmente explícita para maximizar a produtividade na TPE. **(A)** Mapa de zoneamento indicando o genótipo com o maior Incremento Médio Anual (IMA) predito para cada *pixel* (1×1 km). As cores distinguem os materiais vencedores: o HIB33 (verde-azulado) predomina em zonas de alto potencial (Norte/Nordeste); o SAS03 (amarelo) domina as áreas intermediárias (Centro/Sul); e os genótipos HIB34, HIB10 e GRS02 ocupam zonas de transição e nichos específicos. **(B)** Quantificação da área de recomendação (número de *pixels*). HIB33 e SAS03 cobrem aproximadamente 89% da paisagem, contrasta com a ocupação restrita do especialista GRS02.

2.3.7 Validação cruzada e confiabilidade regional

A validação cruzada espacial (LORO) demonstrou que o modelo de normas de reação, integrado ao Elspat, possui uma robusta acurácia preditiva para ambientes não amostrados. Como o índice ambiental foi caracterizado de forma independente para cada grupo de validação, os resultados refletem uma avaliação verdadeiramente não viesada do desempenho do modelo.

A correlação de Pearson média no nível de genótipo em todas as regiões foi de 0,58. Altas acurácias preditivas foram observadas em regiões como Santana do Livramento ($r = 0,88$), Santa Maria ($r = 0,72$) e São Gabriel-Caçapava do Sul ($r = 0,72$), o que indica que o modelo captura efetivamente a resposta adaptativa dos genótipos de *Eucalyptus* aos gradientes ambientais. Mesmo em regiões com maior complexidade ambiental, como Bagé ($r = 0,20$), o modelo forneceu *insights* valiosos sobre o *ranking* genotípico dos materiais.

A correlação global entre o IMA médio observado e predito em todos os grupos de validação foi de $r = 0,61$ (Figura 5). Em contraste, regiões periféricas como Tramandaí-Osório (R11) e Uruguaiana (R12) apresentaram um número crítico de genótipos sobrepostos e densidade amostral mínima, o que resultou em correlações não significativas (NA). Notavelmente, Pelotas (R05) também resultou em NA para o processo LORO, o que indica que,

embora seja uma região rica em dados, seu conjunto genotípico específico carecia de conectividade de genótipos suficiente com os grupos de treinamento para permitir uma predição espacial não viesada.

O alinhamento entre os coeficientes de Pearson (r) e Spearman (ρ) ao longo dos grupos de validação (Tabela 3) indica que o modelo não é apenas numericamente preciso, mas também robusto para fins de *ranking*. Em regiões com alta densidade amostral, como São Gabriel-Caçapava do Sul (R10), a alta consistência de ordenação ($\rho = 0,74$) confirma que o modelo recupera efetivamente a hierarquia de desempenho genotípico, um pré-requisito para o posicionamento clonal espacializado confiável.

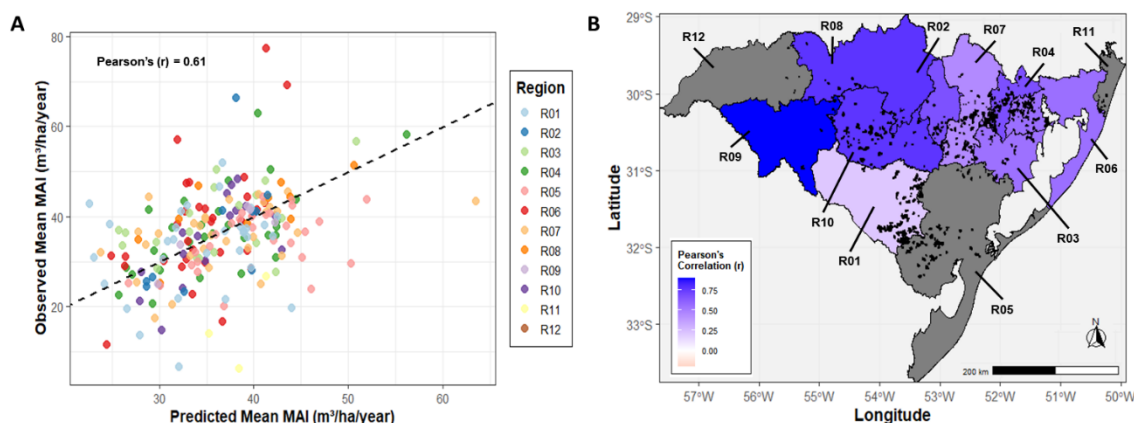


Figura 5. Acurácia preditiva do modelo em ambientes não amostrados avaliada por meio de validação cruzada espacial (*Leave-One-Region-Out*). **(A)** Gráfico de dispersão global entre a produtividade média (IMA) observada e predita para todas as combinações de genótipo x região; os pontos são coloridos por região para ilustrar a consistência espacial da correlação $r = 0,61$ em toda a TPE. **(B)** Distribuição espacial da acurácia preditiva (r de Pearson) por região geográfica. Tons azuis indicam alta acurácia preditiva ($r > 0,60$), enquanto as regiões exibidas em cinza ou como NA (R5, R11 e R12) representam áreas com correlações não significativas devido à conectividade genética limitada ou à baixa densidade amostral nos conjuntos de treinamento.

Tabela 3. Acurácia preditiva regional e esforço amostral para o esquema de validação *Leave-One-Region-Out*. Para cada região, o número de genótipos (nMG) também é reportado.

Região	Código	nMG	Parcelas para treinamento	Parcelas para validação	Pearson	Spearman
Charqueadas - Triunfo - São Jerônimo	R04	30	6.718	963	0.63	0.56
Porto Alegre	R06	33	6.747	934	0.52	0.43
São Gabriel - Caçapava do Sul	R10	17	6.769	912	0.72	0.74
Camaquã	R03	19	7.394	287	0.51	0.37
Santa Cruz do Sul	R07	30	6.634	1.047	0.42	0.42
Santa Maria	R08	10	7.527	154	0.72	0.66
Pelotas	R05	37	6.358	1.323	NA	NA
Cachoeira do Sul	R02	10	7.529	152	0.63	0.68
Bagé	R01	31	5.933	1.748	0.20	0.18
Santana do Livramento	R09	5	7.577	104	0.88	0.60
Uruguaiana	R12	3	7.664	17	NA	NA
Tramandaí - Osório	R11	4	7.641	40	NA	NA

NA (Não Aplicado) indica as regiões onde a conectividade genética com o conjunto de treinamento foi insuficiente para permitir uma correlação de postos não viesada durante o processo de validação.

2.3.8 Mega-ambientes

A análise estrutural das correlações genotípicas inter-regionais permitiu o agrupamento do território em zonas de resposta homogênea. A matriz de correlação (Figura 6A) revelou padrões de similaridade consistentes, em que pares de regiões como Cachoeira do Sul (R02) e Camaquã (R03) apresentaram uma correlação genotípica de $r = 0,96$ com base em 7 genótipos sobrepostos. Esse alto grau de associação sugere intercambialidade ambiental, indicando que a seleção realizada em um local permanece válida para o outro.

O histograma de frequência (Figura 6B) confirma que a maioria das combinações regionais compartilha um desempenho genotípico moderadamente similar (moda entre 0,5 e 0,7), o que favorece estratégias de adaptação ampla. O agrupamento hierárquico consolidou esses padrões em dois mega-ambientes principais (Figura 6C): Grupo 1 (azul), incluindo R01, R05, R07, R08, R09 e R10; e Grupo 2 (verde), compreendendo R02, R03, R04 e R06.

É importante destacar que, embora Pelotas (R05) não pudesse ser predita no esquema LORO (Seção 2.3.7) devido à falta de conectividade de treinamento, ela apresenta alta similaridade de *ranking* com os membros do Grupo 1 quando todos os dados são analisados simultaneamente. As regiões periféricas (R11, R12) permaneceram isoladas devido à escassez de dados e às correlações não significativas, o que indica uma falta de conectividade genética, devido à ausência de genótipos.

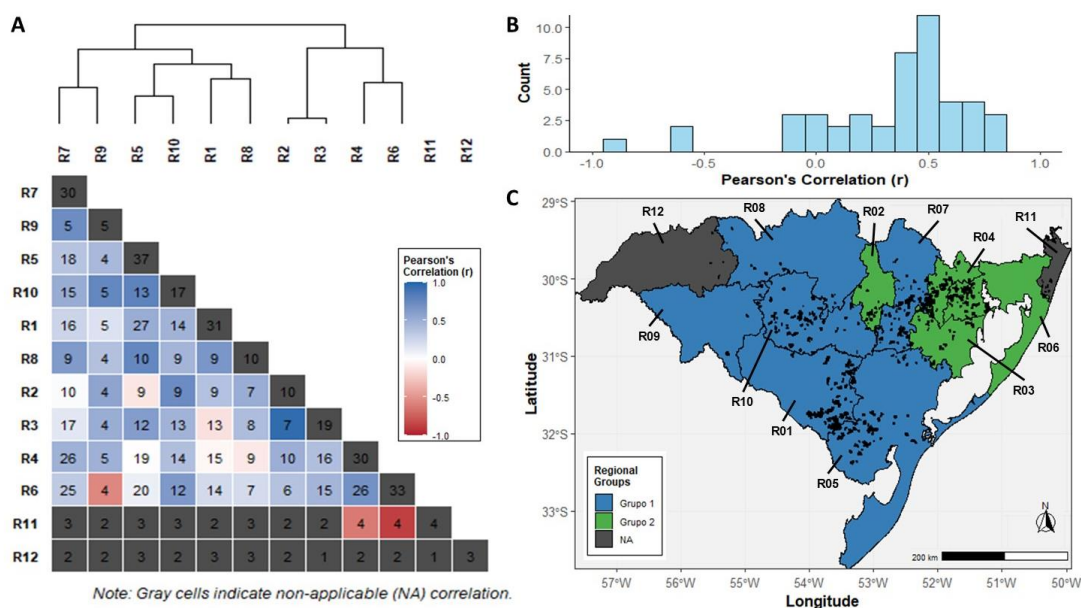


Figura 6. Identificação de zonas de similaridade produtiva (mega-ambientes) com base na correlação de *ranking* genotípico inter-regional. **(A)** Matriz de correlação e dendrograma de agrupamento hierárquico. O mapa de calor (azul = correlação positiva) exibe o coeficiente de Pearson (r) entre os pares de regiões, enquanto os números nas células indicam a quantidade de genótipos sobrepostos. **(B)** Histograma de correlações inter-regionais, destacando a predominância de associações positivas ($r > 0,5$). **(C)** Mapa dos macroambientes resultantes para recomendação: o Grupo 1 (azul) abrange a maior parte do interior e do sul; o Grupo 2 (verde) engloba o centro-leste; NA (Não Disponível) em cinza indica as regiões com dados insuficientes para um agrupamento robusto.

2.4 DISCUSSÃO

2.4.1 O Índice Ambiental como ferramenta para o particionamento da interação $G \times A$

A adoção de regressões aleatórias guiadas por covariáveis ambientais explícitas (EIs_{spat}) representa um avanço significativo em relação aos modelos discretos, pois transforma parte da interação $G \times A$ estocástica em componentes previsíveis (Jarquín *et al.*, 2014). A adoção de regressões aleatórias guiadas por covariáveis ambientais explícitas (EIs_{spat}) representa um refinamento em relação às abordagens estritamente discretas, uma vez que estrutura a complexidade da interação $G \times E$ como uma função contínua e previsível (Jarquín *et al.*, 2014).

Sob a ótica de inferência, esse modelo permitiu o particionamento da sensibilidade ambiental em um componente de variância genética específico para a inclinação da norma de reação ($\sigma^2 b1 = 7,11\%$). Enquanto as análises qualitativas tradicionais tratam a interação de forma robusta por meio de matrizes de covariâncias entre sítios predefinidos, a modelagem contínua resume essa variação de maneira funcional e diretamente atrelada ao gradiente biológico da paisagem. Esse particionamento explícito fornece uma base conceitual valiosa para a plasticidade observada, confirmando que uma fração significativa da variação fenotípica corresponde a uma resposta geneticamente direcionada ao longo do gradiente de qualidade de sítio, transformando uma parcela da interação que originalmente seria interpretada de forma puramente estocástica em um componente preditivo para o zoneamento florestal

Além disso, a incorporação de variáveis contínuas permitiu um refinamento da variação ambiental com consequente redução do sinal residual. Uma comparação dos componentes de variância mostra que a incorporação das inclinações aleatórias permitiu absorver de forma mais eficiente o ruído experimental da base de dados. Essa modelagem resultou em uma redução de aproximadamente 12% na variância residual ao passar do modelo base para o modelo de normas de reação, evidenciando que a abordagem contínua foi eficaz para capturar variações de micro-sítio que antes permaneciam infladas no erro não explicado. Essa redução resulta em estimativas de valores genéticos mais estáveis e biologicamente fundamentadas, uma vez que o modelo agora contabiliza a resposta diferencial dos genótipos ao longo do gradiente do Elspat (Heinemann *et al.*, 2025; Resende *et al.*, 2021).

Em relação à predição, o uso da Elspat permitiu estimar com precisão o desempenho em ambientes não amostrados via LORO. Embora Paludeto *et al.* (2026) tenham alcançado acurácias preditivas superiores a 0,90 em cenários controlados específicos, nosso resultado ($r = 0,61$ em um contexto operacional regional) confirma o poder do Elspat em capturar a interação $G \times A$ em paisagens heterogêneas de larga escala. Essa capacidade preditiva é essencial para a recomendação regional, na qual a extrapolação espacial depende da consistência ecofisiológica dos índices ambientais subjacentes (Lado *et al.*, 2016). Por fim, essa transição de uma classificação discreta de locais para uma abordagem contínua, fornece a estrutura de alta resolução necessária para a estratégia de zoneamento espacial *Which-won-where*.

2.4.2 Controle ambiental e potencial de seleção

A magnitude da herdabilidade ($H^2 = 0,27$) valida a viabilidade do programa de melhoramento, pois confirma a presença de variação genética explorável acima do ruído

ambiental, um pré-requisito para alcançar ganho genético por meio da equação do melhorista (Cooper *et al.*, 2023). Mais importante ainda, a significância estatística do coeficiente do Elspat, evidenciada pela alta estatística t no modelo misto base (Tabela 1; $t = 22,008$), prova que o índice derivado da altura dominante é um preditor robusto e consistente da qualidade de sítio para o volume.

A inclusão de covariáveis ambientais explícitas em modelos lineares mistos (*envirotyping-informed models*) atua como uma correção de tendência, removendo a influência ambiental sistemática e obtendo valores genotípicos mais fidedignos (Heinemann *et al.*, 2025). O coeficiente de 3,775 ($p < 0.01$) forneceu no modelo base validação biológica para o Elspat, pois capturou efetivamente o gradiente de recursos que impulsiona a produtividade (Piepho *et al.*, 2023). Essa correção é vital em conjuntos de dados com desbalanceamento amostral, nos quais a distribuição desigual dos genótipos (como visto na variação de n entre os grupos) poderia mascarar o verdadeiro mérito genético caso o efeito ambiental não fosse isolado (Lado *et al.*, 2016).

A superioridade de genótipos específicos dentro do grupo HIB (por exemplo, HIB33), apesar de a média do grupo ser intermediária, reforça a importância de explorar a heterose e a complementaridade interespecífica (*E. urophylla* $\times$ *E. grandis*), concentrando a seleção no nível individual, e não apenas de família ou grupo (Scolforo *et al.*, 2018).

2.4.3 Estratégias adaptativas: O *trade-off* entre produtividade e estabilidade

A análise conjunta dos interceptos aleatórios e das inclinações genéticas aleatórias (Figura 3A) revela perfis estratégicos distintos para o manejo florestal. Para essa classificação das estratégias adaptativas, avaliaram-se expressamente os desvios genéticos de inclinação (b_{1i}) de cada genótipo, permitindo identificar a sensibilidade específica de cada material em relação ao comportamento médio da população. Observa-se uma tendência na qual genótipos de alta produtividade basal, caracterizados por altos valores de intercepto aleatório, exibem maior sensibilidade ambiental por meio de desvios de inclinação positivos. Esse comportamento corrobora a clássica relação de compromisso adaptativo descrita no melhoramento de plantas, na qual materiais com elevado potencial produtivo demandam melhorias na qualidade do sítio para expressar sua superioridade (Ozair *et al.*, 2025).

A responsividade é observada em genótipos como o GRS02, o SAS03 e o híbrido HIB33, que combinam altos interceptos com inclinações acentuadas. Eles exemplificam a estabilidade dinâmica (van Eeuwijk *et al.*, 2016) e são ideais para locais sob manejo intensivo ou ambientes

de alta qualidade (alto EIs_{pat}), onde sua capacidade de resposta aos recursos maximiza o ganho genético (Annicchiarico, 1992).

Em contrapartida, a rusticidade do grupo DUS, particularmente do genótipo DUS02, ilustra a estabilidade estática (inclinação próxima a zero). Embora não maximize a produção nos melhores ambientes, sua robustez o torna preferível para zonas marginais, áreas de baixo aporte de insumos ou cenários de incerteza climática, o que garante a segurança produtiva (Cortés et al., 2020; Pour-Aboughadareh *et al.*, 2022). A identificação desses padrões permite direcionar os genótipos para zonas específicas (mega-ambientes) com base nos quartis do EIs_{pat}, otimizando o uso dos recursos ambientais disponíveis (Gauch & Zobel, 1997).

2.4.4 Estratégias adaptativas: Especialistas vs. Generalistas

A diversidade de normas de reação observada valida a existência de estratégias adaptativas contrastantes dentro da população de *Eucalyptus* avaliada. O comportamento do GRS02 reflete uma estratégia de especialistas em ambientes com elevado EIs_{pat}, maximizando a captação de recursos em condições de alta disponibilidade (Des Marais *et al.*, 2013). Biologicamente, essa alta plasticidade é vantajosa em cenários de manejo intensivo, nos quais o ambiente é modificado para dar suporte ao potencial genético. Por outro lado, a estabilidade do HIB21 caracteriza uma estratégia conservadora (homeostática) que é valiosa para garantir a segurança produtiva em locais marginais ou sob incerteza climática, onde a resiliência se sobrepõe à necessidade de maximização (van Eeuwijk *et al.*, 2016; Pour-Aboughadareh *et al.*, 2022). O genótipo HIB33, ao combinar uma média alta com uma resposta positiva, aproxima-se do ideótipo de adaptação ampla, o qual é desejável para a simplificação operacional, embora seja raramente alcançável em todas as condições.

Embora nossas análises tenham se concentrado na produtividade volumétrica como a principal variável resposta, é importante reconhecer que os programas operacionais de melhoramento florestal raramente focam em uma única característica de forma isolada. Na prática, os melhoristas buscam simultaneamente objetivos múltiplos e muitas vezes conflitantes, como crescimento, rendimento de polpa kraft, retidão do fuste e atributos de qualidade da madeira (White *et al.*, 2007; Apiolaza & Garrick, 2001). Esse contexto mais amplo de melhoramento tem implicações diretas na interpretação dos padrões de normas de reação aqui observados. Como o avanço genético é tipicamente guiado por índices de seleção multicaracterísticos que combinam atributos de acordo com sua relevância econômica (Hazel, 1943; Cotterill & Dean, 1990), a resposta à seleção obtida depende não apenas da característica

focal modelada com o Elspat, mas também das respostas correlacionadas mediadas por esse índice.

Além disso, as correlações genéticas entre as características não são constantes nos diferentes ambientes; elas podem variar ao longo dos gradientes ambientais, o que altera a estrutura de correlação entre locais favoráveis e limitantes (Calleja Rodríguez *et al.*, 2019). Essas mudanças dependentes do ambiente implicam que a contribuição relativa de cada característica para o objetivo geral do melhoramento pode variar espacialmente, mesmo quando os pesos econômicos formais são derivados de modelos bioeconômicos que refletem as prioridades dos produtores florestais, e não as condições ambientais em si (Ivkovic *et al.*, 2010; Ponzoni & Newman, 1989). Consequentemente, embora o Elspat forneça uma poderosa covariável ambiental unicaracterística para dissecar a interação G×A e orientar a alocação genotípica, sua interpretação em uma estrutura operacional de melhoramento deve ser contextualizada dentro da estratégia mais ampla de seleção para múltiplas características e do potencial de mudanças dos parâmetros genéticos em função de ambientes específicos.

2.4.5 Implicações para a recomendação silvicultural e o gerenciamento de riscos

A amplificação das diferenças genéticas em ambientes de alto Elspat (o padrão divergente mostrado na Figura 3B) confirma que a discriminação de fenótipos é maximizada sob condições favoráveis (Piepho *et al.*, 2023). No entanto, para fins de alocação operacional, a abordagem permite ir além do desempenho médio. A integração de mapas de Elspat com normas de reação possibilita a alocação genotípica espacial de precisão. Isso envolve direcionar genótipos responsivos (GRS02, SAS03) exclusivamente para manchas de potencial produtivo definidas pela Hdom mapeadas na paisagem, enquanto reserva materiais estáveis (HIB21, SAC02) para zonas de transição ou áreas de baixo aporte de insumos (Costa-Neto *et al.*, 2021; Marcatti *et al.*, 2017).

Essa diversificação de estratégias dentro do mosaico florestal atua como um mecanismo de mitigação de riscos. A abordagem pode ser ainda mais refinada integrando mapas específicos de risco climático, como zonas de probabilidade de geada, para penalizar a recomendação de genótipos suscetíveis em áreas críticas (Paludeto *et al.*, 2026). Essa silvicultura de precisão garante não apenas a produtividade, mas também a sobrevivência, reduzindo a vulnerabilidade associada à monocultura clonal estrita (Cortés *et al.*, 2020; Crossa *et al.*, 2021).

2.4.6 Eficiência Operacional e Mega-ambientes

A configuração espacial mostrada na Figura 4 materializa o conceito de *Mega-Environmental Design* (Desenho de Mega-ambientes), no qual genótipos específicos são alocados em grandes blocos contíguos de ambientes similares. Simplificar o portfólio de genótipos para apenas dois materiais dominantes (HIB33 e SAS03), cobrindo quase 89% da área, é uma estratégia ideal para otimizar a eficiência operacional e logística sem sacrificar a produtividade.

A consistência entre a resposta modelada (normas de reação) e a distribuição espacial observada reforça a robustez biológica do zoneamento, mesmo ao utilizar dados de parcelas de inventário operacional. A ampla dominância do HIB33 corrobora seu perfil de adaptação ampla (generalista de alto desempenho), o que proporciona retornos econômicos seguros e imediatos. Por outro lado, o nicho restrito do GRS02 valida a teoria de que genótipos altamente responsivos (especialistas) só justificam sua adoção em microssítios com maior potencial produtivo, onde o ganho marginal compensa a complexidade do manejo. O mapa final demonstra que a integração de modelos de crescimento baseados em processos com sistemas de informação geográfica (SIG) supera as limitações de recomendações regionais genéricas, consolidando uma estratégia silvicultural baseada na complementaridade.

2.4.7 Representatividade Amostral e Limites de Predição

A validação cruzada espacial confirmou que a capacidade preditiva dos modelos de Elspat é diretamente proporcional à representatividade da base amostral (rede de inventário) e à conectividade genotípica entre os ambientes. O corredor de alta predição observado no centro-oeste da TPE (Figura 5B, zonas azuis) coincide com as áreas de maior importância silvicultural, o que valida o uso operacional do modelo para as principais zonas de produção.

A correlação global de 0,61 para de predição espacial *Eucalyptus*, o que confirma que a inclusão do Elspat ancora a predição em fundamentos fisiológicos robustos. Notavelmente, esse resultado foi obtido por meio de um rigoroso processo de validação, no qual o índice ambiental foi recalculado de forma independente para cada grupo da validação para eliminar qualquer risco de vazamento de informação.

A ocorrência de correlações não significativas (NA) em regiões específicas, como Pelotas (R05), apesar de sua alta densidade amostral, é atribuída principalmente à desconexão fenotípica entre essa área e o restante da TPE. No esquema LORO, se os genótipos presentes em uma região de validação não estiverem representados nos grupos de treinamento, o modelo

identifica corretamente uma falta de informação para calibrar a sensibilidade ambiental. Esse fenômeno não representa uma falha do modelo, mas sim um diagnóstico estratégico da espacialização do Índice Ambiental (Elspat) ao sinalizar a implantação de genótipos ausentes nessas zonas desconectadas, atuando como um guia para a expansão da rede experimental e otimizando o fluxo de informação genotípica por toda a TPE.

Portanto, as falhas preditivas nas regiões periféricas (R11, R12) servem como uma ferramenta para planejar a expansão do inventário florestal. A identificação dessas áreas orienta a instalação de novas amostras e ensaios conectivos utilizando genótipos generalistas amplamente testados, como o HIB33, transformando a incerteza do modelo em uma ferramenta estratégica para otimizar o investimento em pesquisa.

2.5 CONCLUSÃO

A integração de um índice de qualidade de sítio espacializado (Elspat) com modelos de normas de reação provou ser uma estratégia eficaz para converter a complexidade da interação genótipos $\times$ ambientes ($G \times A$) em decisões silviculturais objetivas. A utilização da altura dominante como *proxy* ambiental, refinada por coordenadas geográficas, emergiu como uma alternativa robusta, similar à *enviromics* baseada em dados climáticos massivos. Essa abordagem capturou com precisão os gradientes de produtividade regionais e superou as limitações dos modelos baseados exclusivamente em médias locais ou classificações climáticas estáticas.

A modelagem revelou que a plasticidade fenotípica não é uniforme em toda a população de *Eucalyptus*, o que permitiu a identificação de estratégias adaptativas distintas. A classificação dos genótipos em perfis de "alta responsividade" (como o GRS02) e "alta estabilidade" (como o HIB21) fornece ferramentas práticas para o manejo de precisão: materiais exigentes devem ser alocados exclusivamente em microssítios com potencial H_{dom} para maximizar o teto produtivo, enquanto materiais rústicos devem ser priorizados em zonas de transição ou marginais para garantir a segurança da produção.

Operacionalmente, o zoneamento alcançou uma consolidação estratégica do portfólio de materiais genéticos ao identificar apenas dois genótipos elite (HIB33 e SAS03) capazes de cobrir aproximadamente 89% da área de plantio. Essa concentração representa uma estratégia deliberada para a mitigação de riscos logísticos e a redução substancial dos custos operacionais em toda a cadeia de suprimentos, estendendo-se do planejamento do viveiro até a logística de colheita. A validação cruzada espacial LORO confirmou a confiabilidade do modelo ($r =$

0,61) como uma plataforma preditiva robusta, fornecendo uma estrutura baseada em dados para a otimização do uso da terra e o posicionamento estratégico de materiais clonais em paisagens heterogêneas.

2.6 DECLARAÇÃO DE AUTORIA CRediT

Gustavo Strack Jager Pereira: Conceitualização, Metodologia, *Software*, Análise formal, Investigação, Redação - Rascunho original, Visualização. Rafael Tassinari Resende: Conceitualização, Metodologia, Supervisão, Administração do projeto, Redação - Revisão e Edição. Gustavo Eduardo Marcatti: Metodologia, *Software*, Supervisão. Osmarino Pires dos Santos: Recursos, Curadoria de dados, Investigação. Vanessa Oliveira: Recursos, Curadoria de dados, Investigação. Eduardo Pablo Cappa: Metodologia, Análise formal, Redação - Revisão e Edição. Jaroslav Klápště: Metodologia, Análise formal, Redação - Revisão e Edição.

2.7 REFERÊNCIAS

- Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., Gonçalves, J. L. M., & Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22(6), 711-728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>.
- Annicchiarico, P. (1992). Cultivar adaptation and selection for changing environments. *Plant Breeding*, 108(3), 197-209.
- Apiolaza, L. A., & Garrick, D. J. (2001). Breeding for wood quality: integrating the economics of pulp production. *Forest Genetics*, 8, 123–134.
- Calleja-Rodriguez, A., Andersson Gull, B., & Wu, H. X. (2019). Genotype-by-environment interactions and the dynamic relationship between tree vitality and height in northern *Pinus sylvestris*. *Tree Genetics & Genomes*, 15, 36. doi: 10.1007/s11295-019-1343-8.
- Callister, A.N., Costa-Neto, G., Bradshaw, B.P., Elms, S., Crossa, J., Brawner, J.T., 2024. Enviromic prediction enables the characterization and mapping of *Eucalyptus globulus* Labill breeding zones. *Tree Genetics & Genomes* 20, 3. <https://doi.org/10.1007/s11295-023-01636-4>.
- Cooper, M., Hammer, G. L., McLean, G., Podlich, D., & Chandra, S. (2023). Plant breeding has increased the genetic mean performance of crops over time. *Field Crops Research*, 182, 122-135.
- Cortés, A. J., Restrepo-Montoya, M., & Bedoya-Canas, L. E. (2020). Modern strategies to assess and breed forest tree adaptation to changing climate. *Frontiers in Plant Science*, 11, 583323. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.583323>.

- Cotterill, P. P., & Dean, C. A. (1990). *Successful Tree Breeding with Index Selection*. CSIRO Publishing.
- Costa-Neto, G., Fritsche-Neto, R., 2021. Enviromics: bridging different sources of data, building one framework. *Crop Breed. Appl. Biotechnol.* 21, e393521S12. <https://doi.org/10.1590/1984-70332021v21sa25>.
- Crossa, J., Fritsche-Neto, R., Montesinos-Lopez, O.A., Costa-Neto, G., Dreisigacker, S., Montesinos-Lopez, A., Bentley, A.R., 2021. The Modern Plant Breeding Triangle: Optimizing the Use of Genomics, Phenomics, and Enviromics Data. *Frontiers in Plant Science* 12.
- Cruz, D.D.M., Heinemann, A.B., Marcatti, G.E., Resende, R.T., 2025. Defining the target population of environments (TPE) for enviromics studies using R-based GIS tools. *Crop Breed. Appl. Biotechnol.* 25, e50822519. <https://doi.org/10.1590/1984-70332024v25n1s09>.
- de Souza, H. J., Miguel, E. P., Nascimento, R. G. M., Cabacinha, C. D., Rezende, A. V., & dos Santos, M. L. (2022). Thinning-response modifier term in growth models: An application on clonal *Tectona grandis* Linn F. stands at the Amazonian region. *Forest Ecology and Management*, 511, 120109. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120109>.
- Des Marais, D. L., Hernandez, K. M., & Juenger, T. E. (2013). Environmental variation is ubiquitous, but genetic variation for stress responses is not. *Trends in Plant Science*, 18(9), 567–574.
- Gauch, Hugh.G., Zobel, R.W., 1997. Identifying Mega-Environments and Targeting Genotypes. *Crop Sci.* 37, 311–326. <https://doi.org/10.2135/cropsci1997.0011183X003700020002x>
- Gauch, H.G. Jr., Piepho, H.P., Annicchiarico, P. (2008). Statistical Analysis of Yield Trials by AMMI and GGE: Further Considerations. *Crop Science*, 48(5), 866–889. <https://doi.org/10.2135/cropsci2007.09.051>.
- González-Barrios, P., Díaz-García, L., & Gutiérrez, L. (2019). Mega-environmental design: Using genotype $\times$ environment interaction to optimize resources for cultivar testing. *Crop Science*, 59(5), 1899–1915.
- Guevara-Escudero, M., Osorio, A. N., & Cortés, A. J. (2021). Integrative pre-breeding for biotic resistance in forest trees. *Plants*, 10(10), 2022. <https://doi.org/10.3390/plants10102022>.
- Hazel, L. N. (1943). The genetic basis for constructing selection indexes. *Genetics*, 28, 476–490.
- Heinemann, A. B., da Matta, D. H., Stone, L. F., Costa-Neto, G., Resende, R. T., de O. Gonçalves, P. A., & Justino, L. F. (2025). Envirotyping-informed mixed models to study the climatic drivers and yield seasonal variation for common beans in Brazil. *European Journal of Agronomy*, 171, 127821. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2025.127821>.
- Heslot, N., Akdemir, D., Sorrells, M.E., Jannink, J.-L., 2014. Integrating environmental covariates and crop modeling into the genomic selection framework to predict genotype by environment interactions. *Theor Appl Genet* 127, 463–480. <https://doi.org/10.1007/s00122-013-2231-5>.
- Ivkovic, M., Wu, H., & Kumar, S. (2010). Bio-economic Modelling as a Method for Determining Economic Weights for Optimal Multiple-Trait Tree Selection. *Silvae Genetica*, 59(1-6), 77–90.

- 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., 2014. A reaction norm model for genomic selection using high-dimensional genomic and environmental data. *Theor Appl Genet* 127, 595–607. <https://doi.org/10.1007/s00122-013-2243-1>.
- Lado, B., González Barrios, P., Quincke, M., Silva, P., & Gutiérrez, L. (2016). Modeling Genotype x Environment Interaction for Genomic Selection with Unbalanced Data from a Wheat Breeding Program. *Crop Science*, 56(5), 2165–2179.
- Malosetti, M., Bustos-Korts, D., Boer, M. P., & van Eeuwijk, F. A. (2016). Predicting Responses in Multiple Environments: Issues in Relation to Genotype $\times$ environment Interactions. *Crop Science*, 56(5), 2210–2222. doi:10.2135/cropsci2015.05.0311.
- Marcatti, G.E., Resende, R.T., Resende, M.D.V., Ribeiro, C.A.A.S., Dos Santos, A.R., Da Cruz, J.P., Leite, H.G., 2017. GIS-based approach applied to optimizing recommendations of *Eucalyptus* genotypes. *Forest Ecology and Management* 392, 144–153. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.03.006>.
- Ozair, F., Adak, A., Murray, S. C., Alpers, R. T., Aviles, A. C., Lima, D. C., Edwards, J., Ertl, D., Gore, M. A., Hirsch, C. N., Knoll, J. E., Schnable, J. C., Singh, M. P., Sparks, E. E., Thompson, A., Weldekidan, T., & Xu, W. (2025). Phenotypic plasticity in maize grain yield: Genetic and environmental insights of response to environmental gradients. *The Plant Genome*, 18, e70078.
- Paludeto, J. G. Z., Marcatti, G. E., Estopa, R. A., Klápště, J., Bessalho-Filho, J. C., & Resende, R. T. (2026). Integrating enviromics to predict performance and guide clonal deployment in *Eucalyptus* spp. *Forest Ecology and Management*, 608, 123604. doi: 10.1016/j.foreco.2026.123604.
- Pérez-Rodríguez, P., Crossa, J., Bondalapati, K., De Meyer, G., Pita, F., Campos, G. de los, 2015. A Pedigree-Based Reaction Norm Model for Prediction of Cotton Yield in Multienvironment Trials. *Crop Science* 55, 1143–1151. <https://doi.org/10.2135/cropsci2014.08.0577>.
- Pérez-Rodríguez, P., Crossa, J., Rutkoski, J., Poland, J., Singh, R., Legarra, A., Autrique, E., de los Campos, G., Burgueño, J., & Dreisigacker, S. (2017). Single-Step Genomic and Pedigree Genotype $\times$ environment Interaction Models for Predicting Wheat Lines in International Environments. *The Plant Genome*, 10(2). doi:10.3835/plantgenome2016.09.0089.
- Piepho, H.-P., & Blancon, J. (2023). Extending Finlay-Wilkinson regression with environmental covariates. *Plant Breeding*, 142(5), 621–631. doi: 10.1111/pbr.13130.
- Piepho, H.-P., & Williams, E. (2024). Factor-analytic variance-covariance structures for prediction into a target population of environments. *Biometrical Journal*, 66(6), e202400008. doi: 10.1002/bimj.202400008.
- Ponzoni, R. W., & Newman, S. (1989). Developing breeding objectives for livestock. *Animal Production*, 49, 35–47.

- Pour-Aboughadareh, A., Khalili, M., Poczai, P., & Olivoto, T. (2022). Stability Indices to Deciphering the Genotype-by-Environment Interaction (GEI) Effect: An Applicable Review for Use in Plant Breeding Programs. *Plants*, 11(3), 414.
- Resende, R.T., Soares, A.A.V., Forrester, D.I., Marcatti, G.E., dos Santos, A.R., Takahashi, E.K., Silva, F.F., Grattapaglia, D., Deon, M.V., Leite, H.G. (2018). Environmental uniformity, site quality and tree competition interact to determine stand productivity of clonal *Eucalyptus*. *Forest Ecology and Management*, 410, 76–83. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.12.038>.
- Resende, R. T., Chenu, K., Rasmussen, S. K., Heinemann, A. B., & Fritsche-Neto, R. (2022). Editorial: Enviromics in Plant Breeding. *Frontiers in Plant Science*, 13, 935380. doi:10.3389/fpls.2022.935380.
- Resende, R.T., 2025. How to enviromically predict breeding genotypes as if they were commercial cultivars? <https://doi.org/10.1101/2025.05.28.656616>.
- Resende, R.T., Xavier, A., Silva, P.I.T., Resende, M.P.M., Jarquin, D., Marcatti, G.E., 2024. GIS-based G×E modeling of maize hybrids through enviromic markers engineering. *New Phytologist* n/a. <https://doi.org/10.1111/nph.19951>.
- Resende, R.T., Hickey, L., Amaral, C.H., Peixoto, L.L., Marcatti, G.E., Xu, Y. (2024). Satellite-enabled enviromics to enhance crop improvement. *Molecular Plant*, 17, 848–866. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2024.04.005>.
- Resende, R. T., Piepho, H. P., Rosa, G. J. M., Silva-Júnior, O. B., e Silva, F. F., de Resende, M. D. V., Grattapaglia, D. (2021). Enviromics in breeding: applications and perspectives on envirotypic-assisted selection. *Theoretical and Applied Genetics*, 133(7), 1-17. <https://doi.org/10.1007/s00122-020-03684-z>.
- Scolforo, H. F., McTague, J. P., Burkhart, H., Roise, J., Campoe, O., & Stape, J. L. (2018). Yield pattern of *eucalypt* clones across tropical Brazil: an approach to clonal grouping. *Forest Ecology and Management*, 420, 141-151. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.01.042>.
- Scolforo, H.F., McTague, J.P., Burkhart, H., Roise, J., Alvares, C.A., Stape, J.L., 2020. Site index estimation for clonal *eucalypt* plantations in Brazil: A modeling approach refined by environmental variables. *Forest Ecology and Management* 466, 118079. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118079>.
- Scolforo, H.F., Scolforo, J.R.S., Stape, J.L., McTague, J.P., Burkhart, H., McCarter, J., De Castro Neto, F., Loos, R.A., Sartorio, R.C., 2017. Incorporating rainfall data to better plan *eucalyptus* clones deployment in eastern Brazil. *Forest Ecology and Management* 391, 145–153. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.02.025>.
- Valenzuela, S., Naidoo, S., & Brunner, A. (Eds.). (2022). Forests and their interactions with the environment. *Frontiers Media SA*. <https://doi.org/10.3389/978-2-88974-202-8>.
- van Eeuwijk, F. A., Bustos-Korts, D. V., & Malosetti, M. (2016). This paper attempts to provide plant breeding strategies for the future. *Euphytica*, 211(1), 1-16.

- Wang, T.-C., Rose, T., Zetzsche, H., Ballvora, A., Friedt, W., Kage, H., Léon, J., Lichthardt, C., Ordon, F., Snowdon, R. J., Stahl, A., Stützel, H., Wittkop, B., & Chen, T.-W. (2025). Multi-environment field trials for wheat yield, stability and breeding progress in Germany. *Scientific Data*, 12(1), 64. doi: 10.1038/s11297-024-04332-7.
- White, T. L., Adams, W. T., & Neale, D. B. (2007). *Forest Genetics*. CABI.
- Zhang, B., Hauvermale, A. L., Zhang, Z., Thompson, A., Neely, C., Esser, A., Pumphrey, M., Garland-Campbell, K., Yu, J., Steber, C., & Li, X. (2024). Harnessing enviromics to predict climate-impacted high-profile traits to assist informed decisions in agriculture. *Food and Energy Security*, 13, e544. doi: 10.1002/fes3.544.

3. CAPÍTULO 3: CONCLUSÕES GERAIS

A partir do desenvolvimento deste estudo e da aplicação da metodologia proposta à População Alvo de Ambientes (TPE) no sul do Brasil, conclui-se que:

A integração de um índice espacializado de qualidade de local (EIspat) com modelos de normas de reação demonstra ser uma estratégia preditiva altamente eficaz para decodificar a complexidade da interação genótipos $\times$ ambientes ($G \times A$). A utilização da altura dominante (H_{dom}) como *proxy* ambiental, refinada por coordenadas geográficas, constitui uma alternativa robusta e de menor custo operacional em comparação aos métodos dependentes de alta dimensionalidade de covariáveis climáticas.

A plasticidade fenotípica na população de *Eucalyptus* avaliada não é uniforme. A modelagem via regressão aleatória permitiu classificar os genótipos em estratégias adaptativas contrastantes, diferenciando materiais de "alta responsividade" (ideais para maximização produtiva em sítios favoráveis) daqueles com "alta estabilidade" (recomendados para a mitigação de riscos em zonas marginais ou sob estresse).

A aplicação do conceito de *Mega-Environmental Design* viabilizou um zoneamento espacial que simplifica substancialmente as operações silviculturais. A identificação de apenas dois genótipos de elite capazes de dominar aproximadamente 89% da paisagem produtiva otimiza a logística desde o viveiro até a colheita, reduzindo custos sem penalizar a produtividade média regional.

A validação cruzada espacial (*Leave-One-Region-Out*) atestou a confiabilidade e o poder de generalização do modelo para ambientes não testados. Dessa forma, o *framework* analítico desenvolvido consolida-se como uma plataforma orientada por dados, pronta para apoiar decisões de alocação clonal em esquemas de silvicultura de precisão e maximizar o retorno dos programas de melhoramento florestal.