

Borr. Mecan. de Plantas
3.0/04

SELEÇÃO PARA ESTRESSES ABIÓTICOS COMO FATOR DE REDUÇÃO DE RISCOS NA EXPLORAÇÃO AGRÍCOLA: INTERAÇÃO MELHORAMENTO DE PLANTAS, FISILOGIA VEGETAL E BIOLOGIA MOLECULAR

Sidney Netto Parentoni (sidney@cnpms.embrapa.br), Pesquisador em Genética e
Melhoramento de Milho, Embrapa Milho e Sorgo, Caixa Postal 151, CEP 35701-970 Sete
Lagoas, MG

ESTRESSES X DISTRIBUIÇÃO DAS CULTURAS

Os diversos estresses ambientais tem sido os principais fatores responsáveis pela atual distribuição das culturas nas várias regiões do globo. A tendência histórica tem indicado que os hábitos alimentares preferenciais das populações locais são conseqüências mais da adaptação das culturas às limitações do ambiente do que o inverso (hábitos alimentares levando a seleção para adaptação das culturas ao ambiente).

Múltiplos estresses são em grande parte responsáveis pela diferença entre potencial de produção e produtividade observada ao nível de produtor/lavoura. Existem duas visões básicas do trabalho de seleção para adaptação de plantas a estresses: a) produzir cultivares direcionados para melhor desempenho em agricultura de alto risco: áreas marginais/emprego de baixos níveis de insumos; b) tolerância a múltiplos estresses é vista como forma de reduzir o diferencial entre produção potencial e produção real das culturas ao nível de propriedade rural.

GRANDES GRUPOS DE ESTRESSES ABIÓTICOS

Dudal (1976) afirma que a maior parte das terras cultiváveis do mundo encontra-se sob algum tipo de estresse ambiental, sendo que somente cerca de 10% delas podem ser consideradas livres destes estresses. Os principais grupos de estresses abióticos podem ser listados como:

- 1) Estresse de disponibilidade hídrica (falta-seca, excesso-encharcamento/deficiência de oxigênio). O estresse de seca é conseqüência do nível de disponibilidade de água no solo ao longo do ciclo da cultura o qual por sua vez depende de fatores tais como: a) precipitação (volume/distribuição); b) capacidade de armazenamento de água no solo; c) impedimentos físico/químicos ao desenvolvimento do sistema radicular; d) capacidade intrínseca da cultura de extrair/utilizar água existente no solo; e) diferenças na necessidade de água entre culturas e em diferentes estádios fenológicos de uma mesma cultura.
- 2) Estresses nutricionais (dependentes de propriedades químico-físicas dos solos – pH, CTC, mineralogia, presença de toxidez/deficiências minerais, impedimento ao desenvolvimento radicular, etc). Podem ser divididos em dois

- grandes sub-grupos compostos por fatores de toxidez (Al, metais pesados, salinidade, etc.) e fatores de deficiência.
- 3) Temperatura (regime térmico) – variando da faixa de congelamento até altas temperaturas. Para uma mesma cultura, valores diferentes de temperaturas ótimas para o desenvolvimento ocorrem em diferentes estágios fenológicos da cultura. Em valores limites tanto o congelamento quanto temperaturas elevadas levam à morte da planta. Em níveis sub-letais, mas sob valores extremos, altas temperaturas causam principalmente redução no acúmulo de matéria seca e abortamento de frutos, enquanto baixas temperaturas (geadas) podem levar a redução do estande inicial da cultura, morte de partes da planta (redução de área foliar) e redução no acúmulo de massa seca e ou redução na translocação da mesma para partes economicamente úteis da planta.

OBJETIVO DOS ESTUDOS DE ESTRESSE ABIÓTICOS SOB A ÓTICA DO FISILOGISTA DE PLANTAS E DO MELHORISTA DE PLANTAS

O fisiologista vegetal busca entender como os fatores químicos (CTC, pH, deficiências/toxidez de nutrientes, etc.), os fatores físicos (textura do solo x capacidade de armazenamento de água x precipitação, compactação, temperatura, etc.) ou os fatores biológicos (microbiologia do solo influenciando disponibilidade de nutrientes) vem limitando a produtividade das culturas. O melhorista de plantas busca desenvolver cultivares que associem elevadas médias de produção com uma baixa interação genótipo x ambiente (G x E) associados ainda a uma alta adaptabilidade e estabilidade de produção.

AMBIENTES QUE LEVARIAM A UMA MAIOR EFICIÊNCIA NO PROCESSO DE SELEÇÃO SERIAM AQUELES COM OU SEM ESTRESSE? MEIO SÉCULO DE CONTROVÉRSIAS

A questão de aumento nos ganhos de seleção quando a mesma é realizada em ambientes com ou sem estresse vem sendo discutida por geneticistas desde a primeira metade do século passado. Hammond (1947), concluiu que seleção para produtividade é mais eficiente quando feita em condições favoráveis de ambiente. Já Falconer e Latyszewski (1952) usando como critério de seleção o peso corporal de camundongos, chegou à conclusão de que seleção para esta característica era mais eficiente quando conduzida em ambientes com regime nutricional desfavorável. Atualmente, alguns pontos se tornaram mais claros nesta questão: a) ambientes de estresses levam a uma redução no componente da variância genética e na herdabilidade para produção, limitando o progresso genético alcançado via seleção neste tipo de ambiente e ainda fazendo com que, em geral, genótipos mais adaptados a condição de estresse tenham produtividades médias a baixas na ausência do estresse (Blum, 1988); b) redução na variância genética (Rosiele e Hamblin, 1981; Resende *et al.*, 1997) e nos valores de herdabilidade (Frey, 1964; Johnson e Frey, 1967) obtidos em ambiente de estresse são em grande parte devidos aos altos valores do erro experimental encontrados nestes

ambientes (Blum, 1988); c) esta redução na variância genética e nos valores de herdabilidade em geral serão tanto maiores quanto maior for o grau do estresse, indicando a importância da escolha de níveis adequados de estresse de forma a permitir obter erros experimentais dentro de limites aceitáveis (Rumbaugh *et al.*, 1984). No caso de estresses abióticos como deficiências nutricionais, por exemplo, deve-se ter em mente que, nos ambientes com baixa quantidade ou alta toxidez de determinado elemento, pequenas variações de disponibilidade de nutrientes entre parcelas tenderão a ter um efeito muito mais dramático sobre o erro experimental neste ambiente do que em geral seria encontrado em avaliação feita em ambiente sem aquele tipo de estresse. Pode-se antever então que, em área sob estresse mineral, ocorre uma “amplificação” da variabilidade natural existente dentro da área experimental, se comparada a outra área onde não ocorra este estresse. Uma consequência lógica desta observação é que, em ambiente sob estresse, deve-se buscar formas de reduzir o erro experimental como por exemplo aumentando o tamanho da parcela e o número de repetições (Resende *et al.*, 1997).

SELEÇÃO SOB ESTRESSE X ESTABILIDADE

Quando os fatores do ambiente que irão/poderão afetar a produção de determinada cultura são completamente desconhecidos do melhorista (“estresse invisível”), a interação genótipo x ambiente (G x E) tem sido a única ferramenta utilizada na busca por estabilidade de produção. O genótipo ideal seria então aquele com níveis mínimos de interação G x E, alta média de produção e que mostre desempenho superior na maioria/em todas as situações.

Um pequeno número de cultivares em diferentes culturas tem mostrado o comportamento descrito acima (ex. cultivar de soja Amcor – Walker e Cooper, 1982).

Duas correntes de pensamento tem abordado de maneira distinta a questão da busca por adaptação ampla/estabilidade de produção no sentido de adaptação às diversas restrições à produção impostas em diferentes ambientes.

- a) tolerância a múltiplos estresses pode ser atingida de maneira indireta via avaliação em múltiplos ambientes ou: “a busca por adaptação ampla, associando altas médias de produção, baixos valores de interação G x E e coeficientes de regressão próximos de 1, pode ter como consequência a obtenção de genótipos que também mostrem performance superior em ambientes de baixas médias de produção, ambientes estes que devem representar condições não definidas de estresses “ ;
- b) seleção inicial para diferentes tipos de estresses (estresses múltiplos), seguida de avaliação em larga escala pode aumentar a chance de se identificar cultivares com média alta, baixos valores de interação G x E e coeficientes de regressão próximos de 1.

Alguns exemplos na literatura confirmando a hipótese “a” acima seriam: Deficiência de Mn é fator limitante à produção de trigo em larga área cultivada com este cereal na Austrália. Graham, citado por Blum (1988) encontrou que muitas

das variedades australianas de trigo de ampla adaptação, possuíam níveis médios a altos de adaptação à deficiência de Mn, apesar de não terem sido selecionadas para esta característica. Outro exemplo é dado por Lafever *et al.* (1977) e Mugwira *et al.* (1981). Estes autores encontraram que variedades de trigo desenvolvidas no sul dos EUA em regiões onde ocorre alta frequência de solos ácidos, mostraram maior tolerância a Al. O mesmo foi verificado por Magnavaca (1982) comparando tolerância a Al em variedades e linhagens de milho tropicais e temperadas. Foi verificada a superioridade das primeiras em relação às variedades temperadas para a característica estudada. Manutenção da tolerância a Al em genótipos de soja adaptados ao Brasil Central e não selecionados diretamente para esta característica é relatada por Spehar (1994).

Duvick (1996) afirma que “a causa primária dos ganhos em produtividade dos híbridos de milho desenvolvidos em Iowa (USA) nos últimos 70 anos foi o incremento em tolerância a múltiplos estresses (seca, altas ou baixas temperaturas e baixa fertilidade do solo), apesar de não haver sido praticada seleção dirigida para estas características.

Já a abordagem descrita no item “b” acima (seleção para adaptação a determinado tipo de estresse seguida de avaliação em múltiplos ambientes como forma de identificar genótipos superiores) tem sido relatada em culturas como trigo (Camargo, 1995), milho (Magnavaca *et al.* 1988; Parentoni, 1999), sorgo (Borgonovi *et al.* 1986) e arroz (Ziegler *et al.*, 1995).

Uma metodologia de seleção independente para múltiplos estresses abióticos em milho (toxidez de Al., eficiência no uso de P, avaliação e solos com diferentes níveis de acidez), seguida por avaliação em larga escala dos genótipos previamente selecionados é descrita por Parentoni *et al.* (1999). A seqüência de etapas utilizada neste trabalho tem sido: a) avaliação da tolerância a Al em solução nutritiva (alta herdabilidade ao nível de médias de famílias e facilidade de execução); b) a seguir é feita avaliação da eficiência de uso de P (kg de grãos produzidos por kg de P absorvido em ambiente com baixa disponibilidade de P). Esta última característica tem mostrado média/alta herdabilidade, mas avaliação é realizada no nível de campo e a planta tem que crescer até a maturação fisiológica; c) avaliação em solos com diferentes níveis de acidez; d) avaliação em larga escala em múltiplos ambientes. Em 99/2000, um híbrido simples experimental de milho resultante do processo de seleção descrito acima (HS 16B) foi o cultivar mais produtivo na Rede de Ensaios Nacionais de Avaliação de Cultivares de Milho Precoce, conduzidos em 30 locais do país.

ABORDAGEM MULTIDISCIPLINAR COMO FORMA MAIS EFICIENTE DE BUSCAR REDUÇÃO NO RISCO DA EXPLORAÇÃO AGRÍCOLA VIA SELEÇÃO PARA ESTRESSES ABIÓTICOS

A medida que o potencial genético/fisiológico das culturas aumenta, cresce na mesma proporção a importância do estresse ambiental como fator limitante ao desenvolvimento das mesmas (Blum, 1988). O uso simultâneo dos conhecimentos em genética e melhoramento, fisiologia vegetal, nutrição mineral de plantas e mais recentemente bioquímica/biologia molecular, pode levar a um aumento na

eficiência do processo de adaptação de plantas a estresses múltiplos, levando a uma redução no risco da exploração agrícola. A elucidação da base fisiológica de uma adaptação ampla e de uma mínima interação com ambientes específicos encontradas nos cultivares que associam altas médias com alta adaptabilidade e estabilidade de produção é possivelmente uma das mais intrigantes áreas do conhecimento em genética e fisiologia das culturas.

PARCERIA MELHORISTA X FISILOGISTA VEGETAL: MENOS PRODUTIVA AO LONGO DOS ANOS DO QUE PARCERIA MELHORISTA X FITOPATOLOGISTA

Os resultados alcançados pelo trabalho conjunto entre melhoristas e fitopatologistas têm mostrado impacto superior na redução de riscos do que aqueles obtidos em parcerias entre melhoramento de plantas e fisiologia vegetal. Existem algumas explicações óbvias para este fato e outras não tão evidentes tais como: a) controle gênico da resistência a estresses bióticos em geral é mais simples que aquele encontrado para estresses abióticos; b) número de estudos/volume de conhecimento em herança dos diversos estresses bióticos tem sido muito superior àqueles referentes aos estresses abióticos (ex. identificação do número de genes, tipo de ação gênica envolvida, número de alelos, presença de modificadores, etc); c) fitopatologistas tem sido mais eficientes do que fisiologistas vegetais em traduzir o conhecimento básico para formas aplicáveis, mediante o desenvolvimento de técnicas simples e rápidas de “screening” (exemplo de sucesso dos fisiologistas nesta área seria por ex. a identificação do índice ASI – diferenças na duração do intervalo entre florescimento masculino e feminino em milho como indicador de tolerância a seca); d) estudos de fisiologia vegetal muitas vezes utilizam pequeno número de genótipos e nível único de estresse. Este fato faz com que as conclusões obtidas sejam de aplicabilidade limitada (ex. herança da tolerância a Al. em trigo variável de acordo com o cruzamento e com o nível de estresse utilizado, conforme citado por Camargo, 1984 ou ainda, secreção de ácidos orgânicos explicam tolerância diferencial a Al entre algumas linhagens de milho e não em outras, conforme verificado por Alves (2001, comunicação pessoal); f) a escala utilizada na mensuração do estresse pode vir a influenciar resultados em estudos de herança como verificado por exemplo para tolerância a Al em milho. Neste caso, quando se tem utilizado como critério de seleção a variável contínua CRRS tem sido encontrada herança quantitativa para tolerância ao Al (Magnavaca, 1982; Lima *et al.*, 1995). A mesma característica avaliada por variável discreta (escala de notas), indicou herança monogênica para tolerância a Al em outro cruzamento de milho (Moon *et al.*, 1997); g) vários estudos de herança da tolerância a estresse utilizam genótipos com baixa adaptação ao estresse estudado (ex. Magnavaca, 1987 a, avaliou genética da tolerância a Al. em linhagens temperadas com média a baixa tolerância a este estresse); h) tipificação/caracterização de determinado estresse biótico é em geral mais simples comparada com a complexidade encontrada nas inter-relações entre diferentes tipos de estresses abióticos (ex. pequenos déficits hídricos x deficiência de P x deficiência de N, conforme descrito por Novais e Smith, 1999). Isto torna

difícil o estudo em separado de cada uma destas variáveis e dificulta o desenvolvimento de técnicas adequadas de "screening" (dificuldade de caracterização do tipo de estresse ocorrendo em determinado ambiente; i) fisiologista vegetal muitas vezes não trabalha em associação com especialistas em solos e nutrição mineral de plantas; j) efeito da fração microbiológica do solo sobre o estresse estudado é em geral desconsiderado (ex. fixação simbiótica de N ou aumento da disponibilidade de P via micorrizas).

De qualquer forma, uma das lições que podem ser aprendidas a partir do sucesso em maior ou menor grau da associação entre melhoristas e fitopatologistas, é que a mesma tem se fundamentado no seguinte binômio: a) fitopatologista identifica nível de resistência às principais doenças no conjunto de genótipos estudados; b) melhorista introduz/utiliza esta característica em seu programa de melhoramento e baseado em avaliações conduzidas em múltiplos ambientes, seleciona aqueles genótipos desejáveis (alta produtividade x alta adaptabilidade e estabilidade), e que possuam maior nível de resistência às várias doenças. O mesmo conceito deveria se aplicar no caso de estresses abióticos, obviamente tendo em mente o maior grau de dificuldade deste trabalho.

Exemplos de estudo mostrando como os conhecimentos de fisiologia vegetal podem levar a um maior entendimento dos níveis de adaptabilidade e estabilidade das culturas podem ser encontrados. Por exemplo, Saeed e Francis (1983), trabalhando com 54 cultivares de sorgo granífero avaliados em 48 ambientes em Nebraska e Kansas chegaram às seguintes conclusões: a) metade da variação na resposta linear dos cultivares aos ambientes foi explicada pela variação em ciclo dos mesmos; b) em geral, cultivares precoces/intermediários foram mais estáveis que os tardios; c) usando simulação, Jordan *et al.* (1983), demonstraram que cultivares de ciclo precoce/intermediário levavam vantagem em anos de baixo suprimento de água e que o oposto ocorria com cultivares tardios; d) suprimento irregular de umidade tem sido o principal estresse abiótico influenciando produtividade das culturas.

Estabilidade de produção em trigo de primavera cultivado em ambientes com alta variação de temperatura nos diferentes estágios fenológicos da cultura, mostrou associação positiva com cultivares que apresentaram baixas alterações na duração da fase fenológica GS2 (Shpiler e Blum, 1986).

Em milho, germoplasma da raça Tuxpeno avaliado em conjunto com cultivares representando diferentes raças de milho, mostrou altas médias de produção associadas a um coeficiente de regressão menor que 1 (Fischer *et al.*, 1982). Uma boa correlação entre produtividade e índices pluviométricos foi observada nos diversos locais de avaliação. Estudos posteriores (Fischer e Maurer 1978), mostraram que Tuxpeno era menos sensível ao estresse hídrico que as variedades avaliadas. Da mesma maneira, Keim e Kronstad (1979), mostraram que a cultivar de trigo McDermid, com altas médias de produção e b próximo de 1 apresentava boa tolerância a seca.

Estes são apenas alguns exemplos das inúmeras possibilidades de associação entre melhoramento e fisiologia vegetal, na busca de um maior entendimento da base fisiológica dos processos que levem a uma redução nos riscos da atividade agrícola.

BIOLOGIA MOLECULAR: PARCEIRO DO BINÔMIO MELHORAMENTO/FISIOLOGIA DO ESTRESSE ABIÓTICO OU CIÊNCIA INDEPENDENTE ?

A biologia molecular na minha visão cometeu um erro estratégico de "marketing" junto ao grupo dos chamados "geneticistas/melhoristas tradicionais". No advento desta nova disciplina, a mesma se apresentou como "uma nova ciência". Vendeu-se a imagem de que sozinha ela seria capaz de resolver todos os problemas aos quais um grande número de cientistas, de diversas áreas da biologia, tem dedicado suas vidas neste último século. Obviamente, mais de 20 anos após o domínio da tecnologia do DNA recombinante, uma nova sinalização pode ser percebida por parte dos profissionais atuando neste ramo da ciência. Esta sinalização indica que, como em qualquer área do conhecimento, multidisciplinariedade é fundamental para se obter avanços significativos. Dois pontos têm se mostrado chaves para o sucesso da abordagem de estresses abióticos via biologia molecular: a) o melhorista deve fornecer ao biólogo molecular germoplasma bem caracterizado (contrastante) para os diversos tipos de estresses; b) o fisiologista de plantas deve oferecer metodologia de aferição do nível de estresse com um alto grau de controle das condições ambientais, de forma que permita reproduzir de maneira fidedigna o estresse abiótico a ser estudado. Estes pontos trazem algumas implicações para os programas de melhoramento como, por exemplo, a importância de se manter não só os genótipos tolerantes, mas também aqueles de alta susceptibilidade ao estresse. É também enfatizada a importância de se desenvolver estruturas de famílias (como por exemplo, linhas recombinantes) obtidas a partir de genótipos contrastantes para determinado estresse, as quais se constituem em verdadeiros "tesouros" para o entendimento da "biologia molecular do estresse".

Alguns exemplos do conhecimento de biologia molecular que podem causar impacto nos programas de melhoramento tem sido: a) identificação de regiões cromossômicas associadas a caracteres quantitativos de interesse do melhorista, o que antes era impossível tanto para a biometria quanto para a citogenética; b) determinação do efeito relativo de cada uma destas regiões (QTLs) sobre o fenótipo estudado; c) observação a nível genômico de relações de pleiotropia previamente identificadas por estudos biométricos; d) em geral o número de genes/QTLs encontrados para a maioria das características quantitativas estudadas utilizando marcadores moleculares tem sido muito menor que aquele esperado por modelos biométricos utilizados em genética quantitativa. O significado biológico desta incongruência está longe de ser explicado isoladamente por qualquer uma das duas disciplinas. Entretanto, a recente finalização do seqüenciamento do genoma humano mostrou que o número de genes existentes na espécie humana é 4 a 5 vezes inferior àquele originalmente esperado. Com certeza as duas disciplinas terão muito a colaborar entre si nos próximos anos.

Talvez a maior contribuição da biologia molecular ao binômio melhoramento x fisiologia vegetal venha a ser a possibilidade de testar hipóteses do efeito isolado de determinado gene sobre a adaptação a um estresse específico. Um

exemplo claro disto pode ser encontrado no trabalho de Fuentes et. al., 1997. Estes autores super-expressaram um gene da enzima citrato-sintase em plantas de fumo e mamão, levando a uma super-produção de ácido cítrico por estas plantas. Foi verificado então que as mesmas se tornaram tolerantes a níveis tóxicos de Al. Como excreção de ácidos orgânicos tem sido um dos principais mecanismos fisiológicos postulados para explicar tolerância a Al em plantas, este experimento demonstrou de forma elegante o enorme potencial de uso da biologia molecular para responder questões na área de estresses abióticos. Outro exemplo nesta mesma linha é a super-expressão de transportadores de fosfato em raízes de *Arabidopsis*. Esta estratégia tem levado a um aumento de cerca de 3 vezes na capacidade das plantas transformadas em absorver fósforo (Mitsukawa *et al.*, 1997). Obviamente, os efeitos desta estratégia de transformação de plantas com genes específicos, como forma de impactar positivamente o trabalho do melhorista de plantas visando adaptação a estresses abióticos estão longe de serem comprovados na prática. Entretanto, uma nova e excitante linha de pesquisa deve vir a ser explorada, a partir da associação entre estas áreas do conhecimento.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Blum, A. 1988. Plant breeding for stress environments. CRC Press, Inc. Corporate Blvd., N.W. 223 pg.

Borgonovi, R.A.; Schaffert, R.E.; Snatos, H.L.; Pitta, G.V.E. 1986. Introdução e avaliação de germoplasma de sorgo para tolerância a toxicidade de alumínio. Relatório Técnico Anual do Centro Nacional de Pesquisa de Milho e Sorgo, 1981-1984, v.4, p.140, 1986.

Camargo, C.E.O. 1984. Melhoramento do trigo: VI. Hereditariedade da tolerância a três concentrações de alumínio em solução nutritiva. *Bragantia*, v.43, p.279-291.

Camargo, C. E. O.; Felício, J. C.; Neto, A. T.; Ferreira-Filho, A. W. P.; Pettinelli-Junior, A. ; Castro, J. L. 1995 Wheat breeding: XXVIII. New genotypes obtained by selection in a segregating interspecific population submitted to gamma irradiation. *Bragantia*, v.54, p.51-85.

Dudal, R. 1976. Inventory of major soils of the world with special reference to mineral stress. In *Plant Adaptation to Mineral Stress in Problem Soils*, Wright, M.J., Ed., Cornell Univ. Agric. Exp. Stn., Ithaca, N.Y., pg. 3

Duvick, D. 1996. What is Yield ? In: Proceedings of a Symposium on "Developing Drought-and low N- Tolerant Maize. March 25-29, 1996. CIMMYT, El Batán, México. G.°Edmeades, M.Banziger, H.R.Mickelson and C.B. Pena-Valdivia, editors. 566p. 332-335.

Falconer, D. S. and Latyszewski, M. 1952. The environment in relation to selection for size in mice. *J.Genet.*, 51, 67.

- Fischer, R.A. and Maurer, R. 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars. I Grain yield responses. Aust. J. Agric. Res. 29, 897.
- Fischer, K.S., Johnson, E.C., and Edmeades, G.O. 1982 Breeding and selection for drought resistance in tropical maize. In: Drought Resistance in Crop Plants with emphasis on Rice. International Research Institute, Los Banos, Philippines, 377.
- Frey, K.J. 1964 Adaptation reaction of oat strains selected under stress and non-stress environmental conditions, crop Sci. 4, 55.
- Fuente, J.M.; Ramirez-Rodríguez, V.; Cabrera-Ponce, J.L.; Herrera-Estrella, L. 1997. Aluminum tolerance in transgenic plants by alteration of citrate synthesis. Science, v.276, p.1566-1568.
- Hammond, J. 1947. Animal breeding in relation to nutrition and environmental conditions. Biol. Ver., 22, 195.
- Johnson, G.R and Frey, K.J. 1967. Heritabilities of quantitative attributes of oat (*Avena*, sp.) at varying levels of environmental stress. Crop Sci. 7, 43.
- Jordan, W.R., Dugas, W. A. and Shouse, P.J. 1983. Strategies for crop improvement for drought-prone regions, Agric. Water Manage. 7, 281.
- Keim, D.L. and Kronstad, W.E. 1979. Drought resistance and dryland adaptation in winter wheat. Crop Sci. 19, 574.
- Lafever, H.N., Campbell, L.G., and Foy, C.D. 1977. Differential response of wheat cultivars to Al. Agron. J., 69, 563.
- Lima, M.; Miranda-Filho, J. B.; Furlani, P. R. 1995. Diallel cross among inbred lines of maize differing in aluminum tolerance. Brazilian Journal of Genetics, v.8, p.579-584.
- Magnavaca, R. 1982. Genetic variability and the inheritance of aluminum tolerance in maize (*Zea mays L.*). Lincoln: Nebraska University. Tese, Doutorado
- Magnavaca, R.; Gardner, C.O.; Clark, R.B. 1987a. Evaluation of maize inbred lines for aluminum tolerance in nutrient solution. In: GABELMAN, H.W.; LONGHMAN, B.C. Genetic aspects of plant mineral nutrition. Dordrecht: Martinus Nijhoff, 1987a. p.255-265
- Magnavaca, R.; Gama, E.E.G.; Bahia Filho, A.F.C.; Ferandes, F.T. 1988. Obtenção de híbridos duplos de milho para tolerância a toxidez de alumínio. Pesquisa Agropecuaria Brasileira, v.23, p.971-977.
- Mitsukawa N *et al.* 1997. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 94: 7098-7102.

Moon, D. H.; Ottoboni, L. M. N.; Souza, A. P.; Sibov, S. T.; Gaspar, M.; Arruda, P. 1997 Somaclonal-variation-induced aluminum-sensitive mutant from an aluminum-inbred maize tolerant line. *Plant Cell Reports*. V.16, n.10, p. 686-691.

Mugwira, L.M., Sapra, V.T., Patel, S.U. and Choudry, M.A. 1981. Aluminum tolerance of triticale and wheat cultivars developed in different regions. *Agron. J.*, 73, 470.

Novais,R.F.; Smyth, T.J. 1999. Fósforo em solo e planta em condições tropicais. Viçosa, MG: UFV. 399p.

Parentoni, S.N., Gama,E.E.G., Santos, M.X., Lopes,M.A., Alves,V.M.C., Bahia Filho,A.F.C., Vasconcelos, C.A., Magnavaca,R., Pacheco,C.A.P. 1999. Adaptação de milho a solos ácidos: tolerância a toxidez de alumínio e eficiência no uso de nutrientes no Programa de Pesquisa da EMBRAPA-Milho e Sorgo. In: REUNION LATINOAMERICANA DEL MAIZ, 18., 1999, Sete Lagoas, 1999. Memórias... Sete Lagoas: EMBRAPA-CNPMS/México-CIMMYT, 684p. p. 179-202.

Resende, M.D.V., Souza Júnior, C.L., Gama, E.E.G., Magnavaca, R. 1997. Análise quantitativa da seleção envolvendo progênies de milho (*Zea mays* L.) em solos sob cerrado e fértil. *Pesq. agrop. Bras.*, Brasília, v.32, n5 – p.495-507.

Rosielle, A. A. and Hamblin, 1981 J. theoretical aspects of selection for yield in stress and non-stress environments. *Crop Sci.* 21, 943.

Rumbaugh, M.D., Assay, K.H., and Johnson, D.A. 1984. Influence of drought stress on genetic variances of alfafa and wheatgrass seedlings. *Crop Sci.* 24, 297.

Saeed M. and Francis, C.A. 1983. Yield stability in relation to maturity in grain sorghum. *Crop Sci.* 23, 683.

Spehar, C. R. 1994. Screening soybean germplasm for aluminum tolerance using cluster analysis. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v.29, p.113-122.

Shpiler, L. and Blum. A.1986. Differential reaction of wheat cultivars to hot environments. *Euphytica*, 35, 483.

Walker, K.A. and Cooper, R.L. 1982. Adaptation of soybean cultivars to low yield environments, *Crop Sci.* 22, 678.

Zeigler, R.S.; Pandey, S.; Miles, J.; Gourley, L.M. And Sarkarung, S. 1995. Advances in the selection and breeding of acid-tolerant plants: Rice, maize, sorghum and tropical forages. In: DATE, R.A.; GRUNDON, N.J.; RAYMENT, G.E.; PROBERT, M.E. (Eds.) *Plant Soil Interactions at Low pH: principles and management*. London: Kluwer Academic, p.391-406.