

Documentos

ISSN 0104-6187

Dezembro 1999

Número, 98



Fungos Micorrízicos e Nutrição de Plantas

Embrapa

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária

Agrobiologia

Ministério da Agricultura e do Abastecimento

República Federativa do Brasil

Presidente

Fernando Henrique Cardoso

Ministério da Agricultura e do Abastecimento

Ministro

Marcus Vinicius Pratini de Moraes

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - Embrapa

Diretor Presidente

Alberto Duque Portugal

Diretores

Elza Ângela Battaggia Brito da Cunha

Dante Daniel Giacomelli Scolari

José Roberto Rodrigues Peres

Chefias da Agrobiologia

Chefe Geral: Maria Cristina Prata Neves

Chefe Adj. De Pesq e Desenvolvimento: Sebastião Manhães Souto

Chefe Adjunto Administrativo: Vanderlei Pinto

DOCUMENTO Nº 98

ISSN 0104-6187

Dezembro 1999

Fungos Micorrízicos e Nutrição de Plantas

Rosa Maria Barbosa Matos
Eliane Maria Ribeiro da Silva
Eduardo Lima

Seropédica – RJ

1999

Exemplares desta publicação podem ser solicitadas à :

Embrapa **Agrobiologia**

Caixa Postal: 74505

23851-970 – Seropédica – RJ

Telefone: (021) 682-1500

Fax: (021) 682-1230

e-mail: sac@cnpab.embrapa.br

Tiragem: 50 exemplares

Expediente:

Revisor e/ou ad hoc: Verônica Massena Reis

Normalização Bibliográfica/Confecção/Padronização: Dorimar dos Santos Felix
e/ou Sérgio Alexandre Lima

Comitê de Publicações: Sebastião Manhães Souto (Presidente)

Johanna Döbereiner

José Ivo Baldani

Norma Gouvêa Rumjanek

José Antonio Ramos Pereira

Paulo Augusto da Eira

Dorimar dos Santos Felix (Bibliotecária)

MATOS, R.M.B.; SILVA, E.M.R. da; LIMA, E. **Fungos micorrízicos e nutrição de plantas**. Seropédica: Embrapa Agrobiologia, dez. 1999 36p. (Embrapa-CNPAB. Documentos, 98).

ISSN 0104-6187

1. Fungo. 2. Micorriza. 3. Nutrição vegetal. I. Silva, E.M.R. da, colab. II. Lima, E., colab. III. Embrapa. Centro Nacional de Pesquisa de Agrobiologia (Seropédica, RJ). IV. Título. V. Série.

CDD 579.5

SUMÁRIO

1. NUTRIÇÃO DE PLANTAS	4
2. FUNGOS MICORRÍZICOS E NUTRIÇÃO DE PLANTAS	10
3. CONSIDERAÇÕES FINAIS	26
4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	26

Fungos Micorrízicos e Nutrição de Plantas

Rosa Maria Barbosa Matos
Eliane Maria Ribeiro da Silva
Eduardo Lima

1. Nutrição de Plantas

A importância da nutrição de plantas na produção mundial de alimentos é um fato inegável e que necessita da atenção de pesquisadores e técnicos de diferentes áreas para que se possa chegar a uma forma mais adequada e eficiente de produção. Este ponto constitui um desafio para a ciência, sendo estudadas e testadas diferentes alternativas para suplantar, com êxito, os diferentes problemas existentes.

Borlaug & Dowsell (1994), em estudos sobre os avanços na área da ciência do solo, ocorridos no século XX, enfatizaram a contribuição da nutrição de plantas como um ponto decisivo para o massivo aumento da produção e ressaltaram sua importância para o futuro. Este trabalho pode ser assim resumido: *em torno de 50 % do aumento da produção em todo mundo durante o século XX foi devido a adoção de fertilizantes químicos e no futuro, sem dúvida, o fator limitante de maior importância desta produção é a infertilidade dos solos.*

De forma similar, Loneragan (1997), coloca a nutrição de plantas com um papel chave no século XXI, principalmente nos países em desenvolvimento, como o Brasil, considerando como pontos básicos de estudo: *a diagnose de deficiência e de toxidez de nutrientes nas culturas, a correção dos solos inférteis com uma quantidade mínima de fertilizantes e o desenvolvimento de cultivares com alta eficiência de utilização de nutrientes e com uma alta tolerância aos elementos tóxicos naturais dos solos.*

No início do século, fisiologistas estabeleceram que as plantas não requeriam partículas sólidas do solo, matéria orgânica ou bactérias para se desenvolver e que poderiam crescer muito bem em água contendo, basicamente, sete elementos químicos. Destes elementos seis seriam requeridos em

quantidades relativamente grandes (N, P, K, S, Ca e Mg), sendo denominados de macronutrientes e o sétimo (Fe) em pequenas quantidades, constituindo-se um micronutriente. Este foi o início de uma época de descobertas marcantes, que permitiram avanços substanciais nas diferentes áreas da ciência do solo, possibilitando um aumento da produção de alimentos, destacando-se entre estas descobertas as seguintes: a de nutrientes essenciais novos (elementos traços ou micronutrientes), a de um sistema de simbiose em legumes para fixação de N atmosférico, na área de química e microbiologia do solo, na fisiologia e genética de plantas, na tecnologia de produção de fertilizantes e na habilidade de se diagnosticar e corrigir os problemas do solo (Loneragan, 1997).

Junto com estes avanços ocorreu um conhecimento mais profundo das necessidades das plantas por nutrientes, verificando-se a existência de diferenças amplas entre as espécies. Russel (1912), citado por Loneragan (1997), verificou que as plantas tinham requerimentos diferentes, podendo *o solo ser fértil para uma planta mas não para outra*.

Sabe-se que uma das principais limitações para a agricultura, em mais da metade das terras aráveis dos trópicos, reside na baixa fertilidade dos solos que são, em sua maioria, ácidos e com deficiências generalizadas de nutrientes, principalmente fósforo (P) (Goedert, 1983; Sanches & Salinas, 1981). De acordo com Vose (1983) cerca de 25 % das áreas cultiváveis do mundo tem severos problemas químicos.

No passado, estudos dos problemas de fertilidade do solo, enfatizavam mudanças no solo visando uma adaptação as plantas. Fatores de fertilidade do solo, como pH e disponibilidade de nutrientes, eram ajustados a níveis ótimos para uma dada espécie de planta. Entretanto, verificou-se que genótipos de *alto-input* apresentavam uma limitada adaptabilidade a condições químicas adversas, prevalentes nas regiões tropicais e subtropicais (Marchner, 1990). Por outro lado, sabe-se que estas condições não podem ser facilmente melhoradas devido a grande extensão destas áreas e ao alto custo envolvido (Vose, 1983).

A percepção destas dificuldades levou a pesquisa a buscar soluções mais eficientes e adequadas às condições existentes, de forma a otimizar o processo e obter melhores rendimentos na produção. Uma das soluções encontradas foi o desenvolvimento de programas de seleção e melhoramento de plantas, que

visavam a obtenção de genótipos com uma maior eficiência do uso de nutriente, alta tolerância a toxidez de alumínio e manganês, assim como a salinidade, problemas estes inerentes a grande parte dos solos tropicais (Marchner, 1990). Esta visão de baixo *input* e de adequação das plantas ao solo diverge, substancialmente, das linhas de trabalho preconizadas durante quase todo este século e mesmo, atualmente, há grandes divergências em relação a este ponto.

Estas pesquisas vieram acopladas a estudos da base genética da nutrição mineral, que visavam um melhor entendimento dos mecanismos envolvidos na eficiência de absorção de nutrientes, que pudessem explicar as diferenças de respostas encontradas entre as espécies e genótipos de uma mesma espécie. No estudo genético das principais características nutricionais das plantas verificou-se que, na maior parte dos casos, estas características estão sob o controle de um complexo sistema genético, fato este que explica as diferenças observadas entre as espécies e cultivares (Gerloff & Gabelman, 1983) verificando-se, também, que um mesmo genótipo pode apresentar mecanismos diferentes de resposta em função do ambiente em que está inserido (Graham, 1984).

Todas estas discussões levaram ao “uso eficiente de nutriente”, que do ponto de vista agrônômico é traduzido pela diferença no crescimento relativo ou na produção de plantas crescidas em um determinado solo (Marchner, 1990). A identificação de espécies ou genótipos que apresentam diferenças no uso eficiente de nutrientes, geralmente inclui pesquisas do potencial morfológico, fisiológico e dos mecanismos envolvidos nos diferentes processos. Segundo Graham (1984), para um dado genótipo, a eficiência de nutriente é refletida pela habilidade para produzir um alto rendimento num solo que é limitante para um ou mais nutrientes minerais para um genótipo padrão. Este é um tópico importante para a seleção e melhoramento de genótipos a solos com baixa disponibilidade de nutrientes e com uma alta eficiência de utilização.

Grande parte dos estudos nesta área baseou-se na avaliação de eficiência de P e N que são, de forma geral, os nutrientes mais requeridos pelas plantas. O quadro abaixo mostra, de forma sintética, a utilização mundial de fertilizantes, nos países desenvolvidos e em desenvolvimento (FAO, 1996).

Quadro 1. Utilização mundial de fertilizantes sintéticos por períodos de três anos e projeções para os países em desenvolvimento para os anos 2010 e 2025.

	1969/71	1979/81	1989/91	2010	2025
Países em desenvolvimento					
Total NPK *	14	38	65	123	169
Utilização NPK / ha **	22	57	89	147	191
Países desenvolvidos					
Total NPK	55	76	72		
Utilização NPK / ha	134	174	176		
Total mundial					
Total NPK	68	114	137		
Utilização NPK / há	65	100	121		

* Utilização de NPK em milhões de toneladas de N + P₂O₅ + K₂O.

** Utilização NPK/ha corresponde a kg N + P₂O₅ + K₂O por ha de superfície colhida.

Considerando-se o NPK total utilizado observa-se entre o primeiro e segundo período um aumento de 171 % nos países em desenvolvimento, estando, contudo, esse patamar ainda muito abaixo dos níveis utilizados pelos países desenvolvidos no mesmo período. Entretanto, considerando-se os períodos avaliados e as projeções pode-se verificar que está havendo um aumento gradativo de utilização de NPK pelos países em desenvolvimento, enquanto que nos países desenvolvidos observa-se uma queda de 5,3 % do segundo para o terceiro período avaliado. Este é um fato relevante quando considera-se o componente custo de produção dos fertilizantes sintéticos, principalmente para os países em desenvolvimento.

No estudo da eficiência de uso de nutrientes, deve-se levar em consideração as características físicas e químicas das raízes, assim como sua morfologia e geometria (Gourley *et al.*, 1993). Pesquisas desenvolvidas por Föhse *et al.* (1991) mostraram que na aquisição de nutrientes, o comprimento e a área superficial (raízes finas e micorrizas) das raízes são características mais importante do que a sua massa. Em decorrência disso, as raízes finas teriam um papel de grande relevância, sendo as responsáveis pela exploração de um maior volume de solo. No entanto, Gourley *et al.* (1993) sugere que estes pontos devem

ser bem avaliados e ponderados, porque muitas vezes as diferenças observadas em produção ou acumulação de nutrientes, reside na atividade metabólica da planta como um todo e não, especificamente, nas características das raízes ou da parte aérea.

Sabe-se que as plantas adaptadas a solos minerais ácidos têm uma variedade de mecanismos para enfrentar os fatores químicos adversos destes ambientes. Estes mecanismos são regulados separadamente (por exemplo, tolerância a alumínio e manganês) e outros são interrelacionados (tolerância a alumínio e eficiência a P). Do ponto de vista agrônômico, somente a soma dos mecanismos individuais é importante, porque determina os requerimentos por fertilizantes em geral e para a correção, em particular (Marchner, 1990).

Nas pesquisas sobre nutrição de plantas destaca-se o estudo do fósforo (P), que é um nutriente de grande importância nos solos tropicais, pois leva a grandes limitações nos rendimentos das culturas. Este fato decorre, entre outros fatores, da alta capacidade de fixação deste elemento nestes solos, devido, basicamente, a presença de grandes quantidades de minerais compostos de ferro e alumínio. A disponibilidade de P para microorganismos e raízes se constitui, frequentemente, um fator limitante das transformações de carbono (C) e nitrogênio (N) no ecossistema terrestre (Grant & Robertson, 1997). Desta forma, todas as variáveis que afetarem a absorção do P atuarão sobre as transformações destes elementos.

Segundo Cromer *et al.* (1993) o P tem importância decisiva no crescimento da planta, estando este elemento relacionado a diminuição do surgimento das folhas, a expansão foliar e a taxa de fotossíntese por unidade de área foliar (Jacob & Lawlor 1991, Rao & Terry 1989). Quando a disponibilidade deste elemento para a planta é limitada, o crescimento é geralmente mais reduzido do que a taxa de fotossíntese. Este fato pode sugerir que, sob condições de limitação de P, a disponibilidade de assimilados, pelo menos a nível de folha, pode não ser o principal fator responsável por reduções na área foliar e crescimento da folha. Rodriguez *et al.* (1998), em trabalho desenvolvido com girassol, observaram que a deficiência de P reduziu até em 50 % a taxa de fotossíntese de luz saturada por unidade de área foliar, em folhas novas, sendo que nas folhas que se encontravam mais baixas no dossel, esta taxa chegou a

85%, quando comparadas com as plantas que se encontravam sob condições de alto nível de P. Em trabalho desenvolvido com trigo, Gutiérrez-Boem & Thomas (1998) verificaram que a deficiência de P ocasionou o decréscimo da taxa de emissão foliar, com conseqüente diminuição do número de folhas e da área foliar da planta, influenciando, desta forma, diretamente no seu crescimento e produção.

Anghinoni & Barber (1980) reportaram que a absorção ativa de P dependia da densidade, da área e da cinética de absorção do sistema radicular da planta. Contudo, sabe-se que a densidade e a área são influenciados pelo crescimento da planta, assim como pelo pH do solo, concentrações de nutrientes e conteúdo de água, sendo a associação entre crescimento da raiz e absorção de P altamente sítio e tempo dependente (Grant & Robertson, 1997).

Römer *et al.* (1988), em trabalho realizado com trigo, observaram que as cultivares apresentavam uma variabilidade na sua capacidade de absorção de P, podendo estas diferenças estarem relacionadas a características morfológicas das raízes. Segundo Marchner (1990) no estudo da eficiência de P, a morfologia (número e comprimento de raízes finas) da raiz é o fator mais importante. Realmente, esta característica é de grande relevância, principalmente, na absorção de nutrientes presentes em baixas concentrações na solução do solo e para aqueles de difícil acesso pelo sistema radicular, como é o caso do P. Desta forma é de grande importância o desenvolvimento de cultivares mais eficientes na absorção e, ou, utilização do P possibilitando a minimização do problema com a diminuição da necessidade de adubação e, conseqüentemente, dos custos de produção da cultura (Abichequer & Bohnen, 1998).

No estudo da eficiência de utilização de nutrientes (matéria seca produzida por teor de nutriente no tecido) observa-se diferenças marcantes entre as variedades de uma mesma espécie vegetal. Na avaliação da eficiência de utilização do P pelas plantas, por exemplo, verifica-se que uma maior eficiência pode estar relacionada, entre outros fatores: à uma menor necessidade de fósforo para as reações bioquímicas, à uma maior redistribuição do nutriente para os pontos de crescimento, assim como a uma maior mobilização do P armazenado nos vacúolos, em situação de deficiência (Gerloff & Gabelman, 1983). Em trabalho desenvolvido com diferentes espécies de plantas, Föshe *et al.* (1988) verificaram que espécies de baixa eficiência (cebola, tomate e feijão) tinham

baixas taxas de influxo e baixa razão raiz-parte aérea, enquanto que espécies de média a alta eficiência tinham altas taxas de influxo (colza, espinafre) ou altas razões raiz-parte aérea (azevém, trigo).

Os estudos da relação entre concentração de nutriente na planta e taxa de crescimento relativo claramente indica que a taxa de remobilização de reservas de nutrientes varia com o status de nutriente da planta. Estes dados contrastam, entretanto, com os encontrados por Burns *et al.* (1997), que observaram uma relação linear entre a concentração de nutriente e a taxa de crescimento relativo da planta. Estes pesquisadores verificaram que as mudanças na concentração de N na planta ocorriam somente como uma resposta ao aumento da idade da planta ou quando cresciam sob condições fixas controladas, com taxas constantes de adição de nutrientes. Estas diferenças nos padrões de resposta provêm forte evidência, que a relação entre a taxa de crescimento relativo e a concentração de nutrientes da planta pode variar de acordo com o suprimento externo ou as reservas internas de um determinado nutriente, serem mais limitantes.

2. Fungos Micorrízicos e Nutrição de Plantas

A capacidade das plantas de estabelecer relações compatíveis com certos grupos de fungos do solo é um fenômeno generalizado na natureza, conhecido como micorrizas. Embora tenha surgido há mais de 400 milhões de anos, quando as plantas iniciaram o processo de colonização do *habitat* terrestre, esse fenômeno só foi reconhecido e tratado cientificamente em meados do século XIX, quando foram publicados os primeiros relatos detalhados da associação entre células radiculares e micélios fúngicos (Siqueira, 1986).

A evolução da micorriza arbuscular parece ter acontecido nos trópicos, mas sua ocorrência é generalizada nas plantas e nos diversos ecossistemas, sendo considerada uma simbiose universal (Pirozynski, 1981). Embora os fungos micorrízicos estejam presentes em quase todos os solos, sua população pode ser reduzida ou inexistente naqueles em pousio ou inundados e nos alterados pela agricultura intensiva ou mineração (Brundrett, 1991).

Sabe-se que os FMA podem aumentar a aptidão das plantas, assumindo, desta forma, importante papel na restauração ecológica, preservação e manutenção de espécies em extinção. Barroetavena *et al.* (1998) avaliaram, pela primeira vez, o status micorrízico em uma espécie rara, *Astragalus applegatei*, verificando a ocorrência de uma mortalidade de 100%, nas mudas não inoculadas. Allen (1996) assinalou como um ponto crítico na avaliação desta simbiose, o maior entendimento da evolução, ecologia e relações biológicas desta associação. Desta forma, esta pesquisa pode fornecer subsídios importantes para programas de conservação e restauração ambiental.

Estima-se que na faixa tropical haja quase dois bilhões de hectares em múltiplos estágios de degradação, em contraste com os 650 milhões hectares de áreas cultivadas (Jesus, 1994). Nestas áreas, o ponto crítico mais comum é a perda de matéria orgânica que acarreta problemas sérios na estrutura, disponibilidade de água e atividade biológica do solo. Em decorrência destes fatos ocorrem deficiências no suprimento de nutrientes essenciais como P, enxofre (S) e, principalmente, N às plantas (Franco *et al.*, 1995).

Em contraste com os distúrbios provocados pelo homem, as modificações naturais do ambiente são fundamentais para a manutenção, rejuvenescimento e evolução da vida nos ecossistemas, constituindo seu estudo a base científica para programas de recuperação de áreas degradadas (Kageyama *et al.*, 1994). Recentemente, tem-se reportado o importante papel dos microorganismos neste processo, destacando-se entre eles os fungos micorrízicos arbusculares e as bactérias fixadoras de N.

A utilização da micorriza tem sido considerada há três décadas, como uma alternativa para a redução no uso de insumos (fertilizantes e pesticidas) na agricultura, devido aos seus efeitos benéficos no crescimento de plantas de interesse agrônomo, florestal, hortícola e pastoril (Miranda & Miranda, 1997).

Contudo, para que estes benefícios sejam alcançados torna-se necessário uma melhor compreensão da ecologia destes microorganismos. Sabe-se, entretanto, que a manipulação da população de FMA requer mais pesquisas pois, ainda não está claro, de que forma pode-se obter o máximo benefício desta simbiose (Dodd *et al.*, 1990).

Em geral, a população dos fungos micorrízicos arbusculares (FMA) é alta nos agrossistemas que englobam, principalmente, uso reduzido de agroquímicos, cultivo mínimo e rotação de culturas (Jasper *et al.*, 1989). Essa população natural é também diversificada, podendo ser encontrada em torno de cinco a seis espécies ou isolados convivendo na mesma rizosfera (Brundrett, 1991).

Os efeitos nutricionais são os mais evidentes e consistentes daqueles atribuídos às micorrizas, estando relacionados diretamente ao crescimento e a produção das plantas. Este fato resulta, principalmente, da ação direta do fungo na absorção de nutrientes e indireta na fixação biológica de nitrogênio, mineralização e/ou solubilização de nutrientes da rizosfera, assim como a modificações na translocação, partição e eficiência de uso de nutrientes absorvidos pelas raízes ou micorrizas. Estudos em espécies vegetais diversas, em várias partes do mundo, mostram que plantas micorrizadas geralmente absorvem maiores quantidades de macro e micronutrientes, como também outros elementos como Br, Cl, Na, Al, Si e metais pesados. Entretanto, é importante ressaltar, que a redução dos teores de nutrientes nas plantas micorrizadas, resulta, na maioria dos casos, de efeitos de diluição, visto que as plantas micorrizadas acumulam mais matéria seca (Siqueira & Franco, 1988).

Trabalhos desenvolvidos com citrus e sorgo (Ratnayake *et al.*, 1978) mostraram que plantas com baixo *status* de P apresentavam uma maior permeabilidade das raízes, permitindo uma maior perda de metabólitos. Sob estas condições observou-se um maior crescimento de fungos micorrízicos. Por outro lado, Bowen (1969), em pesquisa desenvolvida com pinus, verificou em plântulas P-deficientes um aumento da exudação de amidas e aminoácidos, podendo-se inferir a ocorrência de uma mais alta concentração destes compostos nas raízes e não uma alteração da permeabilidade da membrana.

No estudo da avaliação de custo/benefício desta simbiose para as plantas é importante levar em consideração, que para a formação, manutenção e funcionamento das estruturas fúngicas, há necessidade de cerca de 10 a 20 % do fotossintato líquido produzido pela planta hospedeira (Jakobsen & Rosendahl, 1990). A competição entre os fungos e as raízes da planta por fotossintatos é a principal responsável por uma maior relação entre peso de parte aérea e raízes secas em plantas micorrizadas (Berta *et al.*, 1990). O impacto deste dreno para o

crescimento da planta depende de fatores do solo, do ambiente e, em particular, da capacidade do fungo de compensar ou superar as funções da raiz na absorção de nutrientes e água. Com relação a esses aspectos é importante ressaltar que existem diferenças marcantes entre ectomicorriza (ECM), micorriza ericóide (EM) e micorriza arbuscular (FMA) (Marchner & Dell, 1994).

A transferência bidirecional de nutrientes é típica da ectomicorriza, micorriza arbuscular e da ericóide, constituindo-se a base das interações compatíveis prolongadas, típicas destas associações. Este transporte ocorre através de interfaces especializadas apresentando-se, no entanto, sob forma diferenciada, nos diferentes tipos de micorriza. Observa-se, entretanto, pouca variação entre estas associações, em relação ao arranjo espacial das membranas e dos componentes de paredes (Smith *et al.*, 1994).

Nos diferentes tipos de micorriza, a interface celular é composta de membranas de ambos os simbiontes, separadas por uma região apoplástica. As diferenças entre estes tipos reside, basicamente, na localização destas interfaces (inter, intra-celular ou ambos os tipos), no seu processo de desenvolvimento, complexidade estrutural e no grau de modificações destas estruturas que possibilita uma área de contacto maior e mais especializada entre os simbiontes (Smith & Smith, 1990). A micorriza arbuscular destaca-se dos outros tipos de micorriza por apresentar um grau mais elevado de especialização na interface planta-fungo, com o desenvolvimento de estruturas mais complexas, que possibilitam um aumento de 20 vezes da superfície de contacto planta-fungo (Alexander *et al.*, 1988).

Em relação ao transporte de nutrientes, a mais importante modificação da associação micorrízica é na atividade da ATPase, encontrada na membrana do hospedeiro, que se desenvolve ao redor dos arbúsculos. Na micorriza arbuscular, parte desta atividade é atribuída a H-ion ATPase presente na membrana periarbuscular, mas citoquimicamente não detectável em outras membranas adjacentes as hifas ou em plasmamembranas adjacentes a paredes de células do parênquima, infectadas ou não infectadas (Gianinazzi-Pearson *et al.*, 1991).

Na avaliação dos sítios de transferência de nutrientes entre a planta e o fungo não há um consenso se as trocas ocorrem no mesmo ponto ou em pontos diferentes (Smith & Smith, 1995). Segundo Ayling *et al.*, (1997), as hipóteses

atuais sobre estes processos baseiam-se na extrapolação de pesquisas em plantas não micorrizadas e fungos, assim como em estudos citotóxicos e moleculares, limitados, desenvolvidos em raízes colonizadas por FMA.

No estudo da absorção eficiente de nutriente avalia-se além das trocas na interface fungo/raiz, a extensão, a viabilidade e a capacidade de transporte das hifas externas. Estudos mostram que a atividade das hifas externas pode variar, consideravelmente, com a distância da superfície da raiz, como também com o tempo de infecção (Sylvia, 1988). Entretanto, é preponderante seu papel na maior absorção de nutrientes observada em plantas micorrizadas.

De acordo com o tipo de micorriza considerado, observa-se a predominância da transferência de um tipo determinado de nutriente. Nas micorrizas ecto e ericóide observa-se, principalmente, a absorção de N e em menor intensidade de P. Ao passo que na micorrizas arbusculares a situação é inversa, com absorção predominante de P (Smith *et al.*, 1994).

Sabendo-se que os fungos micorrízicos arbusculares são dependentes obrigatórios da planta para a consecução de energia (C) para seu desenvolvimento, a avaliação da capacidade de absorção de nutriente, assim como os mecanismos envolvidos neste processo, só pode ser feita em associação com a planta hospedeira. Esta é uma importante limitação, ainda hoje, para uma melhor compreensão do papel do FMA e da quantificação de sua contribuição na absorção de nutrientes.

Na micorriza arbuscular o transporte de P é mediado pela absorção e translocação deste elemento pelas hifas externas e sua transferência para a planta através da interface simbiótica. No sistema solo-planta, entretanto, é pouco conhecido e diferenciado o transporte de nutrientes pelas hifas, daquele feito diretamente pelas raízes, assim como sua importância relativa na nutrição da planta. No contexto deste estudo, deve-se levar em consideração a ampla gama de fatores ambientais, bióticos e abióticos, que afetam, direta ou indiretamente, estes sistemas de transporte (Jakobsen, 1994).

Pesquisas mostraram que a viabilidade de esporos de FMA no campo é, frequentemente, muito baixa (Read *et al.*, 1976), constituindo-se, desta forma, o micélio fúngico a forma de inóculo predominante nos solos. Trabalhos de campo e de casa de vegetação demonstraram que em solos perturbados há a

fragmentação da rede de hifas, ocorrendo a redução ou eliminação do desenvolvimento destes organismos (Evans & Miller, 1988; Jasper *et al.*, 1989). Em consequência, observou-se nestes solos um menor crescimento das plantas com níveis reduzidos de P na parte aérea, quando comparados com solos não perturbados (Evans & Miller, 1990; McLellan *et al.*, 1995).

Em trabalho desenvolvido com fungos micorrízicos arbusculares (*Scutellospora* e *Acaulospora*), sob condições de campo, Merryweather & Fitter (1998) verificaram diferenças significativas entre eles na capacidade de responder a modificações da estrutura do solo. A *Scutellospora* mostrou, inicialmente, uma reduzida infecção ocorrendo uma recuperação do poder infectivo do fungo, no decorrer do crescimento da planta. No entanto, a *Acaulospora* apresentou uma infecção mais tardia, não possibilitando a recuperação do seu poder infectivo. Estes pesquisadores ressaltaram as dificuldades de se avaliar e diferenciar as estruturas fúngicas das raízes, sob condições de campo, considerando a importância dos estudos moleculares, na compreensão da dinâmica da população micorrízica.

Kabir *et al.* (1999), sob condições controladas, verificaram que a perturbação do solo induzia uma redução na absorção de nutrientes e no crescimento das plantas nos tratamentos com FMA. Observaram, ainda, que quando os solos não eram alterados, as plantas apresentavam um maior peso de parte aérea e um maior conteúdo de Zn e Cu em relação àquelas dos solos modificados. Estas diferenças advieram, basicamente, da quebra da integridade da rede de hifas extraradiculares, ocorrida como consequência das alterações a que os solos foram submetidos. Este fato é de grande relevância no estudo da aplicabilidade dos fungos micorrízicos sob condições de campo adversas.

Segundo Abbott & Gazey (1994) os fungos diferem na maneira e na extensão de colonização das raízes, assim como na sua capacidade de formar propágulos, não sendo bem compreendida a relação entre colonização de raízes e formação, distribuição e abundância de propágulos, sob condições de campo. Esses pesquisadores verificaram a relativa tolerância de vários fungos a perturbações do solo, havendo a necessidade de identificar aqueles que persistem em condições ambientais específicas. A extensão pela qual um determinado fungo pode dominar sob diferentes condições do solo, não é ainda

conhecida. O estudo dos processos e mecanismos envolvidos nesta tolerância, assim como a avaliação da efetividade destes fungos, precisa de estudos mais profundos.

Sabe-se que o crescimento dos componentes da associação micorrízica é influenciado pelo genótipo da planta, pela espécie e ecótipo de FMA e pelo solo. Entretanto, não se observa, necessariamente, uma relação direta com a fertilidade do solo ou com a percentagem de infecção da raiz (Vierheilig & Ocampo, 1991).

Em relação a morfologia do fungo dentro das raízes verifica-se que pode ocorrer mudanças das estruturas fúngicas com o hospedeiro (Daniels-Hetrick *et al.*, 1985), com a idade da planta (Hepper *et al.*, 1988) e com os fatores edáficos a que estão submetidos (Amije *et al.*, 1989).

Quando se estuda o emprego eficiente da micorriza deve-se levar em consideração as alterações induzidas pelas práticas agrícolas na disponibilidade e na absorção de nutrientes pela planta (Miranda & Miranda, 1997), assim como na estruturação do solo. Li *et al.* (1997) observaram em trabalho desenvolvido em solos compactados, que as hifas dos fungos micorrízicos possibilitavam uma maior estabilização dos agregados do solo, levando, com o tempo, a sua melhor estruturação. As melhores condições do solo possibilitaram uma melhor absorção de nutriente, particularmente em solos com inadequado fornecimento de oxigênio. Neste modelo experimental observou-se, também, que a colonização micorrízica diminuiu o crescimento das raízes mas aumentou a absorção de nutrientes, devido a ação das hifas dos fungos, que absorveram nutrientes de regiões distantes das raízes.

Solos com alta capacidade de adsorção de P, apresentam uma baixa concentração deste elemento em solução e, conseqüentemente, uma lenta difusão para as raízes. Neste tipo de solo torna-se de grande relevância o emprego mais eficiente da simbiose micorrízica, já que os fungos micorrízicos possibilitam o aumento da absorção de nutrientes, principalmente daqueles que se movem por difusão, como é o caso do fósforo, zinco e cobre. Este fato se deve, entre outras coisas, a uma maior e melhor distribuição da área de absorção, uma geometria mais favorável das hifas em relação às raízes da planta, uma

cinética de absorção diferente e a alterações químicas na área de rizosfera/hifosfera (Bolan, 1991).

O complexo comportamento do P no sistema solo-raiz tem levado os pesquisadores a busca de modelos simulatórios que possibilite um maior conhecimento e a capacidade de prever a absorção de P pelo sistema radicular. Grant & Robertson (1997) propuseram um modelo que acoplava os processos de transformação, transporte e absorção de P dentro dos ecossistemas, assim como a dinâmica destes mecanismos nas raízes e na associação micorrízica. Este trabalho mostrou que, em teoria, estes modelos são capazes de simular a absorção deste elemento, sob uma ampla gama de tipos de solos e climas.

As espécies e cultivares podem diferir em seus requerimentos devido, basicamente, a diferenças nas taxas de crescimento e da habilidade de captar e utilizar o P do solo (Barrow, 1977). Na maioria dos casos, o aumento da absorção de P, acarreta uma melhor nutrição nas plantas, sendo considerada a causa primária do crescimento e do aumento da produção nas plantas micorrizadas. É interessante ressaltar, contudo, que este aumento de crescimento pode acarretar, de uma maneira geral, uma mais rápida absorção de outros nutrientes minerais (Marchner, 1990).

De acordo com estudos desenvolvidos com plantas micorrizadas e não micorrizadas verificou-se que o influxo (taxa de absorção por unidade de comprimento de raiz) de P do solo para as raízes micorrizadas é maior do que para as não micorrizadas (Smith *et al.*, 1986). Este fato decorre, basicamente, de uma maior área de absorção das raízes micorrizadas, que pode chegar a vários centímetros de distância da superfície da raiz (Rhodes & Gerdemann, 1975). Este fato é relevante porque na absorção de nutrientes pouco móveis como P e, em menor extensão, K^+ e NH_4^+ , o crescimento e o raio das raízes, assim como o desenvolvimento de raízes finas e a concentração inicial dos elementos na solução do solo são fatores mais determinantes da taxa de absorção do que as propriedades cinéticas do sistema de absorção (Clarkson, 1985).

Em relação as raízes finas, já foi discutido o importante papel destas estruturas na absorção de nutrientes, principalmente P. Este fato foi reportado por Baon *et al.* (1994) em trabalho desenvolvido com duas linhagens de centeio, uma com raízes finas longas e outra com raízes finas curtas. Neste estudo foi

evidenciado que a infecção micorrízica aumentou a concentração de P na parte aérea e nas raízes, especialmente em linhagem com raízes finas longas, em solos como baixo P. Observou-se, contudo, que a infecção micorrízica reduziu a eficiência de utilização de P, particularmente em plantas com raízes finas curtas, que foram agronomicamente menos eficientes, não sendo observadas interações significativas entre infecção micorrízica e comprimento de raízes finas.

Trabalhos de diferentes pesquisadores mostraram em solos com baixa disponibilidade de P, um aumento da taxa de crescimento assim como das concentrações de P total nos tecidos das plantas micorrizadas, nos estágios iniciais de desenvolvimento da planta (Smith & Gianinazzi-Pearson, 1988). Verificando-se, ainda, uma razão mais baixa de raiz:parte aérea e mais alta de peso de matéria fresca:peso de matéria seca de parte aérea.

Segundo Marchner (1990) os principais efeitos da micorriza na nutrição de P residem nas elevadas taxas de absorção de P de fontes de baixa-solubilidade. Em fungos ectomicorrízicos, verifica-se que a alta atividade da fosfatase na superfície da hifa pode ser um fator adicional para o aumento de solubilização e utilização de P (Dighton, 1983).

Azcón *et al* (1976) verificaram, em trabalho desenvolvido com FMA e bactérias rizosféricas, que o “ transporte a longa-distância” do P na hifa e o maior fornecimento de energia do hospedeiro para o fungo, são as principais razões para a contribuição maior das micorrizas do que de bactérias rizosféricas na nutrição de P nas plantas.

É geralmente aceito que o transporte de nutrientes e carboidratos entre planta-fungo, ocorrem em direções opostas, na interface dos dois simbioses. Isto parece ser correto para ectomicorriza, onde não há uma diferenciação clara entre a complexa rede de Hartig e as células da planta (Smith, 1993). Contudo, em relação aos FMAs, este princípio pode não ser verdadeiro. Neste tipo de micorriza, os arbúsculos são considerados os sítios preferenciais de troca de nutrientes, tendo sido relevado, o papel das hifas intercelulares. Entretanto, segundo Smith (1993), há uma possibilidade que estas estruturas estejam envolvidas em sistemas de transporte diferentes, especialmente separados. Esta hipótese baseia-se em indicações citoquímicas que as membranas fúngicas, na interface da hifa, sempre apresentam atividade ATPase. Já na interface

arbuscular, esta atividade é frequentemente fraca ou ausente, enquanto que na membrana periarbuscular da planta, esta atividade é uniformemente alta. Assumindo que a atividade da ATPase indica uma membrana energizada, capaz de absorção ativa do apoplasto, Gianinazzi-Pearson *et al.* (1991) levantaram a hipótese que os carboidratos podem ser transportados da planta para o fungo na interface intercelular e o fosfato do fungo para a planta na interface arbuscular.

De acordo com Smith (1993) a eficiência da transferência entre planta e fungo é um fator chave, determinante da resposta dos simbioses em termos de eficiência de aquisição de nutrientes, crescimento e aptidão na complexa relação da planta com os microorganismos. Essencialmente, a eficiência micorrízica é a habilidade do fungo de aumentar a fotossíntese e o crescimento do hospedeiro, através de um melhor fornecimento de nutrientes, principalmente P. Em estudos desta associação, verificou-se que o C alocado para o microsimbionte constitui de 5 a 20 % do fotossintato do hospedeiro (Jakobsen & Rosendahl, 1990).

Thomson *et al.* (1990) verificaram que plantas colonizadas com *Scutellospora calospora* apresentavam concentrações mais baixas de C nas raízes do que as colonizadas com outros FMAs. Estes dados sugerem que *S. calospora* utiliza uma maior proporção de substratos de C do que outros fungos estudados (Pearson *et al.*, 1993). Por outro lado, Jakobsen *et al.* (1992) observaram, em plantas de trevo, que plantas colonizadas com *S. calospora* apresentavam maiores quantidades de hifas externas do que as plantas colonizadas com *Acaulospora laevis* e *Glomus sp.*, mostrando, no entanto, uma menor taxa de transporte de P. Desta forma, as diferenças na habilidade dos fungos de aumentar a absorção de P, podem advir de variações na razão e na distância entre as hifas e as raízes (Jakobsen *et al.*, 1992), assim como na capacidade de transporte de P por unidade de comprimento de hifa (Pearson & Jakobsen, 1993).

Sabe-se que a absorção de P pelas raízes é regulada por mecanismos de feedback, os quais podem operar a nível da planta como um todo ou a nível celular (Clarkson, 1985). Pesquisas desenvolvidas por Pearson & Jakobsen (1993) evidenciaram a influência do fungo micorrízico na absorção de P, assim como a variação deste efeito entre as espécies fúngicas, observando que determinado isolado de *Glomus* parecia suprimir, completamente, a absorção

direta de P. Este trabalho é de grande importância, por estudar a eficiência da simbiose micorrízica arbuscular, tendo como base o C usado por unidade de P transportado pela hifa. Este método se constitui uma ferramenta valiosa, que possibilita identificar os fungos micorrízicos arbusculares mais eficientes. Entretanto, vale ressaltar que o conhecimento dos mecanismos envolvidos neste processo, ainda é limitado.

Amijee *et al.* (1990) verificaram que raízes de plantas micorrizadas continham mais alta concentração de carboidratos solúveis do que as plantas não micorrizadas, sob idêntica concentração de P na parte aérea. Este fato sugere que a infecção aumenta o fornecimento de carboidrato para as raízes de plantas micorrizadas mudando, desta forma, os padrões de translocação de assimilados do hospedeiro.

Nos últimos anos, pesquisadores (Capaccio & Callow, 1982; Smith & Gianinazzi-Pearson, 1988) têm dado ênfase ao estudo do metabolismo de P nas hifas do fungo micorrízico arbuscular (FMA), entretanto os mecanismos bioquímicos de transferência de nutrientes do fungo para o hospedeiro não são ainda bem conhecidos (Gianinazzi, 1991).

Observações cito-histoquímicas verificaram a presença de uma fosfatase alcalina em arbúsculos e hifas intra-radiculares (Gianinazzi *et al.*, 1979), correlacionando a presença da fosfatase em hifas intraradiculares com o aumento do crescimento das plantas (Tisserant *et al.*, 1993), sendo a medição da atividade desta enzima um bom índice do efeito da associação micorrízica no crescimento da planta hospedeira. Segundo Kojima *et al.* (1998) a purificação e a caracterização da fosfatase pode prover uma compreensão mais ampla dos mecanismos de transferência do P do FMA para o planta hospedeira. Entretanto, a dificuldade desta pesquisa reside em obter uma grande massa de hifas intraradiculares para o processo de purificação, o que leva a trabalhos ainda não conclusivos nesta área.

Revisões de literatura sugerem que a função do FMA na aquisição de N pela planta é variável. Enquanto alguns pesquisadores (Rhodes & Gerdeman, 1980) consideraram a contribuição do FMA pouco significativa na absorção deste elemento, outros acreditavam que as associações micorrízicas podem ser importantes na nutrição de N das plantas. A importância destes microsimbiontes

estaria relacionada a forma como este elemento é encontrado no solo (Smith, 1980). Se o N estiver sob a forma de nitrato, que constitui a maior parte do pool de N mineral do solo, o FMA pode não ter nenhum efeito na sua aquisição pela planta (Harley & Smith, 1983). Entretanto, se o N estiver sob a forma de amônio, o FMA pode desempenhar um papel relevante no seu fornecimento a planta. É interessante ressaltar que o amônio é uma forma menos móvel que o nitrato, sendo encontrando no solo, geralmente adsorvido as partículas de argila.

Johansen *et al.* (1994) verificaram, em trabalho desenvolvido com pepino e com o fungo micorrízico *Glomus intraradices*, a capacidade das hifas de transportar N em quantidade suficiente para aumentar, significativamente, o crescimento das plantas. Observaram, também, um controle da absorção deste elemento, em função do *status* de N da planta.

Em trabalho desenvolvido num sistema de crescimento de dois compartimentos, Frey & Schüepp (1993) verificaram que as hifas dos fungos micorrízicos contribuíram para a maior absorção de N pelas plantas sendo responsáveis, provavelmente, pelo aumento do fornecimento de N para a superfície da raiz, por fluxo de massa. Estes pesquisadores observaram, ainda, que as espécies de fungos micorrízicos podem apresentar absorção, preferencial, por diferentes formas de N, sendo encontradas fortes evidências que os FMAs são incapazes de utilizar fontes de nitrogênio orgânico. Em contraste, estudos têm mostrado que a ectomicorriza e a micorriza ericóide podem utilizar N na forma orgânica, através a produção de proteinases ácidas extracelulares (Leake & Read, 1990; Zhu *et al.*, 1990). Desta forma, a infecção por estes fungos pode possibilitar o acesso a fontes de N, as quais seriam normalmente indisponíveis a raízes não micorrizadas (Finlay *et al.*, 1992).

O fungo micorrízico pode atuar, também, de forma indireta na absorção de N, através de relações sinérgicas com microorganismos fixadores de nitrogênio atmosférico, principalmente, com o rizóbio (Linderman, 1988). Nos trópicos, onde os solos são deficientes em N e P, a relação entre os FMA e o rizóbio é de grande importância, pois a eficiência da fixação biológica do N depende de um balanço nutricional adequado na planta hospedeira, representando o P um importante papel, já que este elemento interfere diretamente no “status” micorrízico da planta (Diederichs, 1990).

Estudos realizados por Sylvia & Neal (1990), em condições controladas, sugerem que o mais importante fator que governa a colonização micorrízica é a razão P:N da solução nutritiva. Em solos, entretanto, esta avaliação é impraticável devido a diferentes capacidades de adsorção de P dos solos.

Nas culturas agrícolas observa-se, com frequência, a deficiência em zinco (Zn), que é considerada uma das mais comum dentre os micronutrientes. A deficiência em Zn está usualmente associada com alto pH ou solos calcários, tendo sido reportada sua indução após a aplicação de P nos solos. Sabe-se que o Zn move-se para as raízes principalmente por difusão, verificando-se diferenças entre os gradientes de difusão devido, basicamente, a fatores da planta. Em trabalho desenvolvido com milho e FMA, Faber *et al.* (1990) observaram que a micorriza pode melhorar a absorção de Zn em solos naturais, que apresentam, normalmente, baixos valores deste elemento. Estes pesquisadores sugerem, ainda, que esta simbiose pode ser manejada de forma a melhorar a nutrição deste micronutriente pelo hospedeiro.

Em relação ao Fe, relatos da literatura mostraram que os efeitos da colonização micorrízica na absorção deste elemento são inconsistentes, observando-se uma grande variabilidade nos resultados encontrados. Caris *et al.* (1998), entretanto, em trabalho desenvolvido com amendoim e sorgo, obtiveram uma evidência preliminar da capacidade da hifa do FMA mobilizar e\ou tomar Fe da solução do solo e transportá-lo para a planta. De acordo com estes pesquisadores esta contribuição depende de combinações planta-fungo, como também das condições químicas, físicas e biológicas do solo.

Um ponto de grande relevância a ser considerado quando se fala em nutrição de plantas é o da água no sistema solo-planta. A água tem um papel primordial em todos os processos químicos e físicos do solo, sendo o condutor natural dos nutrientes para as plantas. Trabalhos com diferentes espécies vegetais têm sido desenvolvidos para a avaliação da resistência a seca, de forma a compreender e estudar os processos envolvidos nestes mecanismos.

Estudos têm mostrado que o FMA pode aumentar a resistência a seca de diferentes espécies vegetais. O mecanismo primário deste processo poderia ser o aumento da absorção de P antes e durante a seca (Sylvia *et al.* 1993, Subramanian & Charest 1997), particularmente quando o conteúdo de água do

solo é baixo e a difusão de íons fosfato para a superfície da raiz é extremamente reduzida (Gahoonia *et al.* 1994).

Green *et al.* (1998) observaram que a colonização com FMA significativamente aumentou a condutância estomática e as taxas de transpiração de folhas intactas de plantas de feijão, sob adequado suprimento de água. Já em folhas destacadas, o efeito do FMA não se manteve, verificando-se alterações das taxas de transpiração em tratamentos com diferentes pH. Entretanto, em experimento idêntico com folhas de rosa excisadas verificou-se um efeito residual do FMA, com a manutenção de taxas mais altas de transpiração, idênticas as observadas em plantas intactas. Os dados encontrados estão coerentes com os estudos prévios realizados com rosa, onde verificou-se que o FMA alterava o balanço hídrico da planta, em condições de umidade adequada (Augué *et al.* 1986) ou de limitação de água (Henderson & Davies 1990).

Em pesquisa desenvolvida com diferentes isolados de fungos micorrízicos, Ruiz-Lozano *et al.* (1995) verificaram que estes organismos foram capazes de induzir vários graus de ajustamento osmótico em plantas de alface micorrizadas, sob condições de seca. Os resultados observados expressaram a capacidade destes simbiossomas de afetarem a fisiologia das plantas e promoverem seu crescimento, sob condições adversas. Estas adaptações podem estar relacionadas ao desenvolvimento de um sistema de hifas extraradulares mais extenso (Davies *et al.*, 1992), que formariam como pontes entre o solo e as raízes, mantendo desta forma a condutividade hidráulica do solo (Fitter, 1985).

Al-Karaki (1998) fez um estudo da eficiência do uso da água (gramas de matéria seca produzida por quilograma de água evapotranspirada), em dois genótipos de trigo, verificando que as plantas micorrizadas foram mais eficientes no uso da água do que as não micorrizadas, apresentando, também, um maior peso de raízes secas. Este fato pode indicar a habilidade das raízes micorrizadas de absorverem uma maior quantidade de água do solo, possibilitando a manutenção dos estômatos abertos e o aumento da produção de matéria seca. Desta forma a avaliação do custo/benefício desta associação, sob condições de estresse de água, se constituiria um critério útil para a seleção de genótipos “eficientes”.

Sánchez-Díaz *et al.* (1990) no estudo da simbiose tripla *Medicago-Rhizobium-Glomus*, verificaram que em condições de estresse de água, as plantas micorrizadas apresentavam uma maior área foliar por unidade de peso de planta seca, ocorrendo um aumento da atividade fotossintética, como também dos nódulos. Estes fatos são interessantes pois ilustram situações que ocorrem na natureza, onde várias associações coexistem de forma harmoniosa ou não, sob uma ampla gama de condições edafo-climáticas.

Em *Bouteloua gracilis* ocorreu um aumento significativo na absorção de água e fosfato, como também na atividade fotossintética, como resposta a infecção micorrízica (Allen *et al.*, 1981). Muitas destas respostas podem ser reguladas, em parte, por alterações nos níveis de fitohormônios (Allen *et al.*, 1982). Em trabalho desenvolvido com a mesma espécie vegetal, estes pesquisadores verificaram uma elevação dos níveis de substâncias idênticas a giberelinas e um decréscimo de substâncias semelhantes ao ácido abscísico em folhas dos tratamentos com FMA, o que pode levar a uma alteração, substancial, da fisiologia de *B. gracilis*.

Nos últimos anos, com o aumento da importância dada a sustentabilidade da agricultura, está sendo redefinido, entre outros pontos, o papel do FMA no sistema planta-solo. Até bem pouco tempo, a maioria dos trabalhos com FMA utilizavam como parâmetros de avaliação, basicamente, o crescimento da planta para avaliar o *input* deste microsimbionte no sistema solo-planta. Na última década, contudo, houve necessidade de um estudo mais abrangente desta simbiose, visando integrar os conhecimentos existentes num contexto mais amplo de biologia do solo e de sistemas planta-solo estáveis e sustentáveis (Gianinazzi & Schüepp, 1994).

Com base nesta visão mais abrangente da função desempenhada pelos FMAs nos sistemas agrícolas, Schreiner *et al.* (1997) procuraram integrar aspectos pouco estudados, como as hifas do FMAs, bactérias do solo e estabilidade dos agregados, visando um melhor entendimento das interações que ocorrem nos sistemas agrícolas. Neste experimento conduzido sob condições controladas, verificou-se que os FMAs funcionavam como mediadores das interações entre as plantas e o solo, observando-se, ainda, níveis significativamente mais altos de agregados estáveis em água, assim como um

efeito inibitório sobre algumas bactérias do solo nos tratamentos com estes microsimbiontes.

Azcón (1989) observou que a associação de fungos micorrízicos e algumas bactérias rizosféricas de vida livre pode ter um efeito positivo no crescimento e nutrição das plantas, podendo ocorrer, também, o mútuo desenvolvimento dos organismos envolvidos. Schreiner *et al.* (1997) observaram uma relação negativa entre o número de nódulos e a colonização por FMAs, relacionando este fato a competição por nutrientes e compatibilidade seletiva entre os microsimbiontes. Estes pesquisadores verificaram, também, diferenças significativas entre *Glomus etunicatum* e *Glomus mosseae* em relação a população total de bactérias Gram negativas e de *Pseudomonas*, deduzindo-se que as bactérias do solo e os FMAs podem formar associações preferenciais. Este dado é particularmente importante a nível de campo, contudo devido a dificuldades encontradas neste tipo de trabalho, poucos estudos são desenvolvidos nesta área.

No estudo das associações bacterianas em micorizosfera e hifosfera de FMA, Andrade *et al.* (1998) observaram que o status micorrízico do solo pode, seletivamente, influenciar a persistência de bactérias inoculadas, assim como, o número de bactérias nativas. Num sistema multifatorial como é o solo, os resultados encontrados devem ser avaliados, cuidadosamente, pois inferências advindas de dados insuficientes podem ter pouco valor, na medida que os efeitos observados podem ser devidos ou influenciados por fatores pouco conhecidos ou desconhecidos.

Apesar do longo tempo de estudos, ainda é problemático a utilização dos fungos micorrízicos em ecossistemas manejados, verificando-se o seu benefício, basicamente, em áreas onde a população de fungos indígenas é baixa. Atualmente, com a ênfase dada a sustentabilidade da agricultura, o papel do FMA está sendo redefinido, sendo maior a importância dada ao manejo sob condições de campo.

Para Miller *et al.* (1994) para que se possa prever, com segurança, os efeitos da associação micorrízica na produção de uma cultura, é necessário um estudo mais aprofundado dos seguintes pontos: determinação das espécies e isolados infectivos sob diferentes sistemas de manejo, utilização de técnicas

moleculares e imunológicas, maior compreensão das relações entre as hifas intra e extra-radulares, avaliação da efetividade da micorriza, assim como a relação destes simbioses com outros organismos rizosféricos.

3. Considerações Finais

O estudo das associações micorrízicas tem aproximadamente um século, sendo esta simbiose considerada a mais durável, extensa e importante da Terra. Dentre os tipos de micorrizas conhecidos, a micorriza arbuscular (MA) é, certamente, a mais antiga e ampla. Atualmente, os organismos que existem e a sua dinâmica funcional são o resultado de uma história evolucionária, que precisa ser entendida para que se possa entender o comportamento destes organismos, nos dias de hoje (Allen, 1996).

Apesar de todos os avanços da ciência e o desenvolvimento de tecnologias, cada vez mais sofisticadas, não se compreende, ainda hoje, a base genética da formação e ação dos FMAs. No momento, entende-se muitas das razões pelas quais esses organismos existiram no passado, entretanto, não se pode prever sua importância no futuro, em decorrência das grandes mudanças criadas na Terra, pelos homens (Allen, 1996).

4. Referências Bibliográficas

- ABICHEQUER, A.D.; BOHNEN, H. Eficiência de absorção, translocação e utilização de fósforo por variedade de trigo. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v.22, n.1, p.21-26, 1998.
- ABBOTT. L.K.; GAZEY. C. An ecological view of the formation of VA mycorrhizas. **Plant and Soil**, v.159, p.69-78, 1994.
- ALEXANDER, T.; MEIER, R.; TOTH, R.; WEBER, H.C. Dynamics of arbuscule development and degeneration in mycorrhizas of *Triticum aestivum* L. and *Avena sativa* L. with reference to *Zea mays* L.. **The New Phytologist**, v.110, p.363-370, 1988.

- AL-KARAKI, G.N. Benefit, cost and water-use efficiency of arbuscular mycorrhizal durum wheat grown under drought stress. **Mycorrhiza**, v.8, n.1, p.41-45, 1998.
- ALLEN, M.F.; SMITH, W.K.; MOORE, T.S.; CHRISTENSEN, M. Comparative water relations and photosynthesis of mycorrhizal and nonmycorrhizal *Bouteloua gracilis* H.B.K. Lag ex Steud. **The New Phytologist**, v.88, p.683-693, 1981.
- ALLEN, M.F.; MOORE, T.S.; CHRISTENSEN, M. Phytohormone changes in *Bouteloua gracilis* infected by vesicular-arbuscular mycorrhizae. II. Altered levels of gibberellin-like substances and abscisic acid in the host plant. **Canadian Journal of Botany**, v.60, p.468-471, 1982.
- ALLEN, M.F. The ecology of arbuscular mycorrhizas: a look back into the 20 th century and a peek into the 21 st. **Mycological Research**, v.100, p.769-782, 1996.
- AMIJEE, F.; TINKER, P.B.; STRIBLEY, D.P. The development of endomycorrhizal root systems VII A detailed study of effects of soil phosphorus on colonization. **The New Phytologist**, v.111, p.435-446, 1989.
- ANDRADE, G.; LINDERMAN, R.G.; BETHLENFALVAY, G.J. Bacterial associations with the mycorrhizosphere and hyphosphere of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. **Plant and Soil**, v.202, p.79-87, 1998.
- ANGHINONI, I.; BARBER, S.A. Phosphorus influx and growth characteristics of corn roots as influenced by phosphorus supply. **Agronomy Journal**, v.72, p.685-688, 1980.
- AYLING, S.M.; SMITH, S.E.; SMITH, F.A.; KOLESIK, P. Transport processes at the plant-fungus interface in mycorrhizal associations: physiological studies. **Plant and Soil**, v.196, p.305-310, 1997.
- AUGÉ, R.M.; SCHEKEL, K.A.; WAMPLE, R.L. Greater leaf conductance of well-watered VA mycorrhizal rose plants is not related to phosphorus nutrition. **The New Phytologist**, v.103, p.107-116, 1986.
- AZCÓN, R.; BAREA, J.M.; HAYMAN, D.S. Utilization of rock phosphate in alkaline soils by plants inoculated with mycorrhizal fungi and phosphate solubilizing bacteria. **Soil Biology and Biochemistry**, v.8, p.135-138, 1976.

- AZCÓN, R. Selective interaction between free-living rhizosphere bacteria and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. **Soil Biology and Biochemistry**, v.21, p.639-644, 1989.
- BAON, J.B.; SMITH, S.E.; ALSTON, A.M. Growth response and phosphorus uptake of rye with long and short root hairs: interactions with mycorrhizal infection. **Plant and Soil**, v.167, p.247-254, 1994.
- BARROETAVENA, C.; GISLER, S.D.; LUOMA, D.L.; MEINKE, R.J. Mycorrhizal status of the endangered species *Astragalus applegatei* Peck as determined from a soil bioassay. **Mycorrhiza**, v.8, n.2, p.117-119, 1998.
- BARROW, N.J. Phosphorus uptake and utilization by tree seedlings. **Australian Journal of Botany**, v.25, p.571-, 1977.
- BERTA, G.; FUSCONI, A.; TROTTA, A.; SCANNERINI, S. Morphogenetic modifications induced by the mycorrhizal fungus *Glomus* strain E in the root system of *Allium porrum* L. **The New Phytologist**, v.114, p.207-215, 1990.
- BOLAN, N.S. A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. **Plant and Soil**, v.134, p.189-207, 1991.
- BORLAUG, N.E.; DOWSWELL, C.R. Feeding a human population that increasingly crowds a fragile planet. 15 th World Congress of Soil Science, July 10-16, 1994, Acapulco, México. Supplement to Transactions. 2 p. Internacional Society of Soil Science and Mexican Society of Soil Science.
- BOWEN, G.D. Nutrient status effects on loss of amides and amino acids from pine roots. **Plant and Soil**, XXX, p.139-142, 1969.
- BRUNDETT, M. Mycorrhizas in natural ecosystems. **Advanced Ecological Research**, v.21, p.171-313, 1991.
- BURNS, I.G.; WALKER, R.L.; MOORBY, J. How do nutrient drive growth. **Plant and Soil**, v.196, n.2, p.321-325, 1997.
- CAPACCIO, L.C.M.; CALLOW, J.A. The enzymes of polyphosphate metabolism in vesicular-arbuscular mycorrhizas. **The New Phytologist**, v.91, p.81-91, 1982.
- CARIS, C.; HÖRDT, W.; HAWKINS, H-J; RÖMHELD, V.; GEORGE, E. Studies of iron transport by arbuscular mycorrhizal hyphae from soil to peanut and sorghum plants. **Mycorrhiza**, v.8, n.1, p.35-39, 1998.

- CLARKSON, D.T. Factors affecting mineral nutrient acquisition by plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v.36, p.77-115, 1985.
- CROMER, R.N., KRIEDEMANN, P.E., SANDS, P.J., STEWART, L.G. Leaf growth and photosynthetic response to nitrogen and phosphorus in seedling trees of *Gmelia arborea*. **Australian Journal of Plant Physiology**, v.20, p.83-98, 1993.
- DAVIES, F.T.Jr.; POTTER, J.R.; LINDERMAN, R.G. Mycorrhiza and repeated drought exposure affect drought resistance and extraradical hyphae development of pepper plants independent of plant size and nutrient content. **Journal of Plant Physiology**, v.139, p.289-294, 1992.
- DIEDERICHS, C. Improved growth of *Cajanus cajan* (L.) Millsp. in an unsterile tropical soil by three mycorrhizal fungi. **Plant and Soil**, v.123, p.261-266, 1990.
- DIGHTON, J.. Phosphatase production by mycorrhizal fungi. **Plant and Soil**, v.71, p.455-462, 1983.
- DODD, J.C.; ARIAS, I.; KOOMEN, I.; HAYMAN, D.S. The management of populations of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in acid-infertile soils of a savanna ecosystem. **Plant and Soil**, v.122, p.241-247, 1990.
- EVANS, D.G.; MILLER, M.H. Vesicular-arbuscular mycorrhiza and the soil-disturbance-induced reduction of nutrient absorption in maize. I. Causal relations. **The New Phytologist**, v.110, p.67-74, 1988.
- EVANS, D.G.; MILLER, M.H. The role of the external mycelial network in the effect of soil disturbance upon vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization of maize. **The New Phytologist**, v.114, p.65-71, 1990.
- FABER, B.A.; ZASOSKI, R.J.; BURAU, R.G.; URIU, K. Zinc uptake by corn as affected by vesicular-arbuscular mycorrhizae. **Plant and Soil**, v.129, n.2, p.121-130, 1990.
- FAO, Yearbook. **Production**. Rome. Food and Agriculture Organization of the United Nations, 1996. v.9, n.1/2.
- FINLAY, R.D.; FROSTEGARD, A.; SONNERFELDT, A.M. Utilization of organic and inorganic nitrogen sources by ectomycorrhizal fungi in pure culture and in symbiosis with *Pinus contorta* Dougl. ex. Loud. **The New Phytologist**, v.120, p.105-115, 1992.

- FITTER, A.H. Functioning of vesicular-arbuscular mycorrhizas under field conditions. **The New Phytologist**, v.99, p.257-265, 1985.
- FÖHSE, D.; CLAASSEN, N.; JUNGK, A. Phosphorus efficiency of plants. I. External and internal P requirement and P uptake efficiency of different plant species. **Plant and Soil**, v.110, p.101-109, 1988.
- FÖHSE, D.; CLAASSEN, N.; JUNGK, A. Phosphorus efficiency of plants. II. Significance of root radius, root hairs and cation-anion balance for phosphorus influx in seven plant species. **Plant and Soil**, v.132, p.261-272, 1991.
- FRANCO, A.A.; CAMPELLO, E.F.C.; DIAS, L.E.; FARIA, S.M. de. Use of nodulated and mycorrhizal legume trees for revegetation of residues from bauxite mining. In: International Symposium on Sustainable Agriculture for the Tropics-Nitrogen Fixation. Angra dos Reis, 1995. **Abstracts**. Angra dos Reis, EMBRAPA-CNPAB; UFRRJ; Brazilian Academy of Sciences, 1995a p.80.
- FREY, B.; SCHÜEPP, H. Acquisition of nitrogen by external hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Zea mays* L. **The New Phytologist**, v.124, p.221-230, 1993.
- GAHOONIA, T.S.; RAZA, S.; NIELSEN, N.E. Phosphorus depletion in the rhizosphere as influenced by soil moisture. **Plant and Soil**, v.159, p.213-218, 1994.
- GERLOFF, G.C.; GABELMAN, W.H. Genetic basis of inorganic plant nutrition. In: LÄUCHLI, A.; BIELESKI, R.L., eds. **Encyclopedia of Plant Physiology**, New Series, Springer-Verlag, v.15 B, 1983, p.453-480.
- GIANINAZZI, S. Vesicular-arbuscular (endo-) mycorrhizas: cellular, biochemical and genetic aspects. **Agricultural, Ecosystem and Environmental**, v.35, p.105-119, 1991.
- GIANINAZZI, S.; GIANINAZZI-PEARSON, V.; DEXHEIMER, J. Metabolism of vesicular-arbuscular mycorrhiza. III. Ultrastructural localization of acid and alkaline phosphatase in onion roots infected by *Glomus mosseae* (Nicol & Gred). **The New Phytologist**, v. 82, p.127-132, 1979.

- GIANINAZZI-PEARSON, V.; SMITH, S.E.; GIANINAZZI, S.; SMITH, F.A.
Enzymatic studies on the metabolism of vesicular-arbuscular mycorrhizas. V. Is H⁺ - ATPase a component of ATP-hydrolysing enzyme activities in plant-fungus interface ? **The New Phytologist**, v.117, p.61-74, 1991.
- GOEDERT, W.J. Management of the Cerrado soils of Brazil: a review. **Journal of Soil Science**, v.34, p.405-428, 1983.
- GOURLEY, C.J.P.; ALLAN, D.L.; RUSSELLE, M.P. Defining phosphorus efficiency in plants. **Plant and Soil**, v.155/156, p.289-292, 1993.
- GRAHAM, R.D. Breeding for nutritional characteristics in cereals. **Advances in Plant Nutrition**, v.1, p.57-102, 1984.
- GRANT, R.F.; ROBERTSON, J.A. Phosphorus uptake by root systems: mathematical modelling in ecosys. **Plant and Soil**, v.188, p.279-297, 1997.
- GREEN, C.D.; STODOLA, A.; AUGÉ, R.M. Transpiration of detached leaves from mycorrhizal and nonmycorrhizal cowpea and rose plants given varying abscisic acid, pH, calcium, and phosphorus. **Mycorrhiza**, v.8, n.2, p.93-99, 1998.
- GUTIÉRREZ-BOEM, F.H.; THOMAS, G.W. Phosphorus nutrition affects wheat response to water deficit. **Agronomy Journal**, v.90, p.166-171, 1998.
- HARLEY, J.L. & SMITH, S.E. Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, London, 483 p. 1983.
- HENDERSON, J.C.; DAVIES, Jr.F.T. Drought acclimation and the morphology of mycorrhizal *Rosa hybrida* L. cv "Ferdynand" is independent of leaf elemental content. **The New Phytologist**, v.115, p.503-510, 1990.
- HEPPER, C.M.; AZCON-AGUILAR, C.; ROSENDHAL, S.; SEN, R. Competition between three species of *Glomus* used as spatially separated introduced and indigenous mycorrhizal inocula for leek (*Allium porrum* L.). **The New Phytologist**, v.110, p.207-215, 1988.
- HETRICK, B.A.D.; BLOOM, J.; FEYERHERM, S.M. Root colonization pattern of *Glomus epigaeum* in nine host species. **Mycologia**, v.77, p.825-828, 1985.
- JACOB, J.; LAWLOR, D.W. Stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in phosphate deficient sunflower, maize and wheat plants. **Journal Experimental of Botany**, v.42, p.1003-1011, 1991.

- JAKOBSEN, I.; ROSENDAHL, L. Carbon flow into soil and external hyphae from roots of mycorrhizal cucumber plants . **The New Phytologist**, v.115, p.77-83, 1990.
- JAKOBSEN, I.; ABBOTT, L.K.; ROBSON, A.D. External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterraneum* L. I. Spread of hyphae and phosphorus inflow into roots. **The New Phytologist**, v.120, p.371-380, 1992.
- JAKOBSEN, I. Research approaches to study the functioning of vesicular-arbuscular mycorrhizas in the field. **Plant and Soil**, v.159, p.141-147, 1994.
- JASPER, D.A.; ABBOTT, L.K.; ROBSON, A.D. Soil disturbance reduces the infectivity of external hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. **The New Phytologist**, v.112, p.93-99, 1989.
- JESUS, R.M. Revegetação: da teoria a prática. Técnicas de implantação. In: Simpósio Sul Americano, 1., e Simpósio Nacional de Recuperação de Áreas Degradadas, 2., Foz do Iguaçu, 1994. **Anais**. Curitiba, FUPEF, 1994. p. 123-134.
- JOHANSEN, A.; JAKOBSEN, I.; JENSEN, E.S. Hyphal N transport by a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus associated with cucumber grown at three nitrogen levels. **Plant and Soil**, v.160, p.1-9, 1994.
- KABIR, Z.; O'HALLORAN, I.P.; HAMEL, C. Combined effects of soil disturbance and fallowing on plant and fungal components of mycorrhizal corn (*Zea mays* L.). **Soil Biology & Biochemistry**, v.31, n.2, p.307-314, 1999.
- KAGEYAMA, P.; SANTARELLI, E.; GANDARA, F.B.; GONÇALVES, J.C.; SIMIONATO, J.L.; ANTIQUEIRA, L.R.; GERES, W.L. Revegetação de áreas degradadas: modelos de consorciação com alta diversidade. In: Simpósio Sul Americano, 1., e Simpósio Nacional de Recuperação de Áreas Degradadas, 2., Foz do Iguaçu, 1994. **Anais**. Curitiba, FUPEF, 1994. p.569-576.
- KOJIMA, T.; HAYATSU, M.; SAITO, M. Intraradical hyphae phosphatase of the arbuscular mycorrhizal fungus, *Gigaspora margarita*. **Biology and Fertility of Soils**, v.26, p.331-335, 1998.

- LEAKE, J.R.; READ, D.J. Proteinase activity in mycorrhizal fungi I. The effect of extracellular pH on the production and activity of proteinase by ericoid endophytes from soils of contrasted pH. **The New Phytologist**, v.115, p.243-250, 1990.
- LI, X-L.; GEORGE, E.; MARSCHNER, H.; ZHANG, J-L. Phosphorus acquisition from compacted soil by hyphae of a mycorrhizal fungus associated with red clover (*Trifolium pratense*). **Canadian Journal of Botany**, v.75, p.723-729, 1997.
- LINDERMANN, R.G. Mycorrhizal interactions with the rhizosphere microflora: the mycorrhizosphere effects. **Phytopathology**, v.78, p.366-371, 1988.
- LONERAGAN, J.F. Plant nutrition in the 20 th and perspectives for the 21st century. **Plant and Soil**, v.196, p.163-174, 1997.
- MCLELLAN, A .J.; FITTER, A.H.; LAW, R. On decaying roots, mycorrhizal connections and the design of removal experiments. **Journal Ecology**, v.83, p.225-230, 1995.
- MARCHNER, H. Adaptation of plants to adverse chemical conditions. In: MARCHNER, H., ed. **Mineral nutrition of higher plants**. London: Academic Press, 1990. p 477-483.
- MARCHNER, H. The soil-root interface (rhizosphere) in relation to mineral nutrition. In: MARCHNER, H., ed. **Mineral nutrition of higher plants**. London: Academic Press, 1990. p 469-476.
- MARCHNER, H. & DELL, B. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. **Plant and Soil**, v.159, n.1, p.89-102, 1994.
- MERRYWEATHER, J.W.; FITTER, A.H. Patterns of arbuscular mycorrhiza colonisation of the roots of *Hyacinthoides non-scripta* after disruption of soil mycelium. **Mycorrhiza**, v.8, p.87-91, 1998.
- MILLER, M.; McGONIGLE, T.; ADDY, H. An economic approach to evaluate the role of mycorrhizas in managed ecosystems. **Plant and Soil**, v.159, p.27-35, 1994.
- MIRANDA, J.C.C. de; MIRANDA, L.N.de. Micorriza arbuscular. In: VARGAS, M.A.T.; HUNGRIA, M., eds. **Biologia dos Solos dos Cerrados**. Panaltina: EMBRAPA-CPAC, 1997, p.67-111.

- PEARSON, J.N.; ABBOTT, L.K.; JASPER, D.A. Mediation of competition between two colonizing VA mycorrhizal fungi by the host plant. **The New Phytologist**, v.123, p.93-98, 1993.
- PEARSON, J.N.; JAKOBSEN, I. Symbiotic exchange of carbon and phosphorus between cucumber and three arbuscular mycorrhizal fungi. **The New Phytologist**, v.124, n.3, p.481-488, 1993.
- PIROZYNSKI, K.A. Interactions between fungi and plants through the ages. **Canadian Journal of Botany**, v.59, p.1824-1827, 1981.
- RAO, I.M. & TERRY, N. Leaf phosphate status, photosynthesis and carbon partitioning in sugar beet. I. Changes in growth, gas exchange and Calvin cycle enzymes. **The Plant Physiology**, v.90, p.814-819, 1989.
- RATNAYAKE, M.; LEONARD, R.T.; MENGE, J.A. Root exudation in relation to supply of phosphorus and its possible relevance to mycorrhizal formation. **The New Phytologist**, v.81, p.543-552, 1978.
- READ, D.J.; KOUCHEKI, H.K.; HODGSON, J. Vesicular-arbuscular mycorrhiza in natural vegetation systems. I. The occurrence of infection. **The New Phytologist**, v.77, p.641-653, 1976.
- RHODES, L.H.; GERDEMANN, J.W. Nutrient translocation in vesicular-arbuscular mycorrhizae. In: Cook CB, Pappas PW, Rudolph ED, eds. **Cellular interactions in symbiosis and parasitism**. Columbus: Ohio State University Press, 1980. p.173-195.
- RHODES, L.H.; GERDEMANN, J.W. Phosphate uptake zones of mycorrhizal and non-mycorrhizal onions. **The New Phytologist**, v.75, p.555-561, 1975.
- RODRIGUEZ, D.; ZUBILLAGA, M.M.; PLOSCHUK, E.L.; KELTJENS, W.G.; GOUDRIAAN, J.; LAVADO, R.S. Leaf area expansion and assimilate production in sunflower (*Helianthus annuus* L.) growing under low phosphorus conditions. **Plant and soil**, v.202, p.133-147, 1998.
- RÖMER, W.; AUGUSTIN, J.; SCHILING, G. The relationship between phosphate absorption and root length in nine wheat cultivars. **Plant and Soil**, v.111, p.199-201, 1988.
- RUIZ-LOZANO, J.M.; AZCON, R.; GOMEZ, M. Effects of arbuscular-mycorrhizal *Glomus* species on drought tolerance: physiological and nutritional plant responses. **Applied and Environmental Microbiology**, v.61, p.456-460, 1995.

- SANCHES, P.A.; SALINAS, J.G. Low-input technology for managing Oxisols and Ultisols in tropical America. **Advances in Agronomy**, v.34, p.279-406, 1981.
- SÁNCHEZ-DÍAZ, M.; PARDO, M.; ANTOLÍN, M.; PEÑA, J.; AGUIRREOLEA, J. Effect of water stress on photosynthetic activity in the *Medicago-Rhizobium-Glomus* symbiosis. **Plant Science**, v.71, p.215-221, 1990.
- SCHREINER, R.P.; MIHARA, K.L.; McDANIEL, H.; BETHLENFALVAY, G.J. Mycorrhizal fungi influence plant and soil functions and interactions. **Plant and Soil**, v.188, n.2, p.199-209, 1997.
- SIQUEIRA, J.O. Micorrizas: formas e função. In: REUNIÃO BRASILEIRA SOBRE MICORRIZAS, I., Anais. Lavras, FAEPE, 1986. p.5-32.
- SIQUEIRA, J.O.; FRANCO, A.A. Micorrizas. In: SIQUEIRA, J.O.; FRANCO, A.A., eds. **Biotechnologia do Solo: fundamentos e perspectivas**, Brasília-MEC, 1988, p.125-177.
- SMITH, S.E. Mycorrhizas of autotrophic higher plants. **Biological Review**, v.55, p.475-510, 1980.
- SMITH, S.E.; JOHN, B.J. St.; SMITH, F. A.; BROMLEY, J.L. Effects of mycorrhizal plants of infection on plant growth, nitrogen and phosphorus nutrition in glasshouse-grown *Allium cepa* L. **The New Phytologist**, v.103, p.359-373, 1986.
- SMITH, S.E.; GIANINAZZI - PEARSON, V. Physiological interactions between vesicular-arbuscular mycorrhizal plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.39, p.221-244, 1988.
- SMITH, S.E.; SMITH, F.A. Structure and function of the interfaces in biotrophic symbioses as they relate to nutrient transport. **The New Phytologist**, v.114, p.1-38, 1990.
- SMITH, S.E. Transport at the mycorrhizal interface. **Mycorrhiza News**, v.5, n.1, p.1-4, 1993.
- SMITH, S.E.; GIANINAZZI-PEARSON, V.; KOIDE, R.; CAIRNEY, J.W.G. Nutrient transport in mycorrhizas: structure, physiology and consequences for efficiency of the symbiosis. **Plant and Soil**, v.159, p.103-113, 1994.
- SMITH, F.A.; SMITH, S.E. Nutrient transfer in vesicular-arbuscular mycoorrhizas: a new model based on the distribution of ATPases on fungal and plant membranes. **Biotropia**, v.8, p.1-10, 1995.

- SUBRAMANIAN, K.S. & CHAREST, C. Nutritional, growth and reproductive responses of maize (*Zea mays* L.) to arbuscular mycorrhizal inoculation during and after drought stress at tasselling. **Mycorrhiza**, v.7, p.25-32, 1997.
- SYLVIA, D. Activity of external hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. **Soil Biology and Biochemistry**, v.20, p.39-43, 1988.
- SYLVIA, D.M. & NEAL, L.H. Nitrogen affects the phosphorus response of VA mycorrhiza. **The New Phytologist**, v.115, p.303-310, 1990.
- SYLVIA, D.M.; HAMMOND, L.C.; BENNETT, J.M.; HAAS, J.H.; LINDA, S.B. Field response of maize to a VAM fungus and water management. **Agronomy Journal**, v.85, p.193-198, 1993.
- THOMSON, B.D.; ROBSON, A.D.; ABBOTT, L.K. Mycorrhizas formed by *Gigaspora calospora* and *Glomus fasciculatum* on subterranean clover in relation to soluble carbohydrate concentrations in roots. **The New Phytologist**, v.114, p.217-225, 1990.
- TISSERANT, B.; GIANINAZZI-PEARSON, V.; GIANINAZZI, S.; GOLLOTTE, A. In planta histochemical staining of fungal alkaline phosphatase activity for analysis of efficient arbuscular mycorrhizal infections. **Mycological Research**, v.97, p.245-250, 1993.
- VIERHEILIG, H.; OCAMPO, J.A. Receptivity of various wheat cultivars to infection by VA-mycorrhizal fungus influenced by inoculum potencial and the relation of VAM-effectiveness to succinic dehydrogenase activity of the mycelium in the root. **Plant and Soil**, v.133, p.291-296, 1991.
- VOSE, P.B. Rationale of selection for specific nutritional characters in crop improvement with *Phaseolus vulgaris* L. as a case of study. **Plant and Soil**, v.72, p.351-364, 1983.
- ZHU, H.; GUO, D.; DANKIK, B.P. Purification and characterization of an extracellular acid proteinase from the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma crustuliniforme*. **Applied and Environmental Microbiology**, v.56, p.837-843, 1990.