

ASPECTOS DA SIMBIOSE MICORRÍZICA ARBUSCULAR

UIDED MAAZE TIBURCIO CAVALCANTE
BRUNO TOMIO GOTO
LEONOR COSTA MAIA

Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco.

RESUMO

ASPECTOS DA SIMBIOSE MICORRÍZICA ARBUSCULAR

A micorriza arbuscular, de ocorrência generalizada, é a mais disseminada nos trópicos, sendo formada pelos fungos micorrízicos arbusculares (FMA) pertencentes ao Filo Glomeromycota, que se associam simbioticamente a espécies de Briófitas, Pteridófitas, Gimnospermas e Angiospermas. Hoje são conhecidas 215 espécies de FMA, distribuídas em 19 gêneros. Aspectos gerais, dependência, efeitos e fatores que influenciam a simbiose micorrízica arbuscular serão abordados nesta revisão.

Termos para indexação: fungos micorrízicos arbusculares, FMA, Glomeromycota, dependência micorrízica.

ABSTRACT

GENERAL ASPECTS OF ARBUSCULAR MYCORRHIZAL SYMBIOSIS

The arbuscular mycorrhiza, widely distributed and the most common in the tropics, is formed by arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), classified in the Phylum Glomeromycota, symbiotically associated to species of Briophyta, Pteridophyta, Gymnospermae and Angiospermae. Today, 215 species of AMF, belonging to 19 genera are known. General aspects, effects and factors that affect the arbuscular mycorrhizal symbiosis are discussed in this review.

Index terms: arbuscular mycorrhizal fungi, AMF, Glomeromycota, mycorrhizal dependency.

1. INTRODUÇÃO

Micorrizas são associações simbióticas, de ocorrência generalizada, formadas

por plantas e fungos. Entre os vários tipos de micorriza, a arbuscular é a mais disseminada nos trópicos, sendo constituída pelos fungos micorrízicos arbusculares (FMA), do Filo Glomeromycota (Schüßler *et al.*, 2001) e espécies de Briófitas, Pteridófitas, Gimnospermas e Angiospermas.

A partir da colonização do ambiente terrestre, as plantas desenvolveram estratégias para enfrentar estresses bióticos e abióticos em conseqüência do ciclo de vida sedentário que possuem. As micorrizas podem ser consideradas uma das mais bem sucedidas estratégias de bioproteção, tanto para a planta quanto para o próprio fungo (Gianinazzi–Pearson, 1996).

Nas regiões tropicais, que tradicionalmente apresentam solos com níveis baixos de fósforo (P), as associações micorrízicas merecem mais atenção considerando que, do ponto de vista econômico, podem minimizar os gastos com insumos, tais como fertilizantes minerais, irrigação e pesticidas (Sieverding, 1991).

Nessa simbiose, os fungos podem receber mais de 10% dos fotossintatos produzidos pela planta hospedeira e estas se beneficiam por meio da melhoria do estado nutricional, especialmente em solos onde o suprimento de nutrientes é baixo. Como conseqüência, ocorrem maiores taxas de crescimento, sobrevivência e alocação de biomassa, entre outros benefícios. Os FMA também têm sido estudados em relação ao seu potencial como agentes biocontroladores de doenças e pragas (Fitter & Gorbaye, 1994; Zambolim *et al.*, 1992; Maia *et al.*, 2005) e pela capacidade que têm de aumentar a densidade do sistema radicular, ajudando na recuperação, quando as plantas são submetidas a estresse hídrico (Bryla & Duniway, 1997).

Do ponto de vista agrônômico, a simbiose micorrízica tem sido objeto de estudos, a maioria em condições de casa de vegetação (Anjos *et al.*, 2005; Cavalcante *et al.*, 2002a, 2002b ; Costa *et al.*, 2005; Silva *et al.*, 2004), tendo em vista que as investigações em condições de campo são dificultadas pela interferência de fatores que não podem ser controlados. Entretanto, trabalhos realizados por Sieverding (1991) com mandioca, Siqueira *et al.* (1993), com cafeeiro e Silva (2006) com maracujá–doce, entre outros, mostram que inoculação com FMA também favorece às plantas em condições de campo e que mudas de fruteiras ou espécies florestais, produzidas em casa de vegetação ou viveiro, quando associadas ao FMA, apresentam diminuição do estresse causado pelo transplantio.

Em todos os casos, o sucesso da inoculação micorrízica dependeu das relações fungo–planta–solo, que devem ser previamente estudadas, pois as espécies de FMA atuam diferentemente, de acordo com as plantas hospedeiras e condições do

solo. Nesta revisão, são apresentados aspectos gerais sobre simbiose micorrízica arbuscular, destacando-se os benefícios trazidos às plantas parceiras.

2. POSIÇÃO TAXONÔMICA DOS FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES

A classificação dos FMA evoluiu consideravelmente nos últimos dez anos, devido, principalmente, a evidências moleculares. Agrupados em uma única ordem (Glomales), dentro do filo Zygomycota (Morton & Benny, 1990), os FMA passaram a constituir o novo filo Glomeromycota (Schüßler *et al.*, 2001). Antes disto, eram reconhecidas apenas três famílias e seis gêneros de FMA: Acaulosporaceae (*Acaulospora* e *Entrophospora*); Glomaceae (*Glomus* e *Sclerocystis*); Gigasporaceae (*Gigaspora* e *Scutellospora*). Hoje são conhecidas 215 espécies de FMA, distribuídas em quatro ordens, treze famílias (Acaulosporaceae, Ambisporaceae, Archaeosporaceae, Dentiscutataceae, Diversisporaceae, Entrophosporaceae, Geociphonaceae, Gigasporaceae, Glomeraceae, Pacisporaceae, Paraglomeraceae, Racocetraceae e Scutellospora) e 19 gêneros (Schüßler *et al.*, 2001; Oehl & Sieverding, 2004; Sieverding & Oehl, 2006; Walker *et al.*, 2007; Oehl *et al.*, 2008; Palenzuela *et al.*, 2008; Walker, 2008). *Geosiphon* é o único gênero que não forma associação micorrízica arbuscular típica, vivendo em simbiose com cianofíceas (Tabela 1).

Mesmo sendo recente, esta classificação é preliminar, pois novas evidências devem surgir modificando a posição das espécies e dos gêneros de FMA, principalmente aqueles que constituem hoje gêneros com maior número de espécies, tais como *Glomus* e *Acaulospora*, conforme recentemente evidenciado por Oehl *et al.* (2008).

3. ASPECTOS GERAIS DA SIMBIOSE MICORRÍZICA ARBUSCULAR

Embora simbiose micorrízica ocorra há mais de 400 milhões de anos, conforme constatado por evidências fósseis do Devoniano (Pirozinski & Dalpé, 1989), o termo micorriza só foi introduzido em 1885, pelo botânico alemão Albert Bernard Frank (Bagyaraj, 1991). Mesmo assim, só a partir de 1980, os estudos demonstrando os benefícios trazidos pela micorrização passaram a despertar maior interesse.

A micorriza arbuscular ocorre em plantas de interesse agrícola, em pastagens e florestas tropicais, praticamente em todos os ecossistemas terrestres. Com ampla distribuição, os FMA não apresentam especificidade quanto ao hospedeiro, o que indica que os requerimentos nutricionais não são específicos (Bagyaraj, 1991). Assim, uma espécie de planta pode ser colonizada por qualquer espécie de FMA, mas os

Tabela 1. — Classificação dos fungos micorrízicos arbusculares (filo Glomeromycota)

Ordem	Família	Gênero (Nº de espécies)
Archaeosporales	Archaeosporaceae	<i>Archaeospora</i> J.B. Morton & Redecker (1) <i>Intraspora</i> Oehl & Sieverd. (1)
	Ambisporaceae	<i>Ambispora</i> C. Walker, Vestberg & Schuessler (8)
	Geosiphonaceae	<i>Geosiphon</i> F. Wettst. (1)
Diversisporales	Acaulosporaceae	<i>Acaulospora</i> Gerd. & Trappe emend. Berch (35) <i>Kuklospora</i> Oehl & Sieverd. (2)
	Diversisporaceae	<i>Diversispora</i> C. Walker & Schuessler (2) <i>Otophora</i> Oehl, J. Palenzuela & N. Ferrol (1)
	Gigasporaceae	<i>Gigaspora</i> Gerd. & Trappe emend. Oehl, de Souza & Sieverd. (8)
	Scutellosporaceae	<i>Scutellospora</i> Walker & Sanders emend. Oehl, F.A. de Souza & Sieverd. (11)
	Dentiscutataceae	<i>Dentiscutata</i> Oehl, F.A. de Souza & Sieverd. (7) <i>Fuscutata</i> Oehl, F.A. de Souza & Sieverd. (4) <i>Quatunica</i> Oehl, F.A. de Souza & Sieverd. (1)
	Racocetraceae	<i>Racocetra</i> Oehl, F.A. de Souza & Sieverd. (9) <i>Cetraspora</i> Oehl, F.A. de Souza & Sieverd. (5)
	Entrophosporaceae	<i>Entrophospora</i> Ames & Schneid. emend. Oehl & Sieverd. (2)
	Pacisporaceae	<i>Pacispora</i> Sieverd. & Oehl (8)
	Glomerales	Glomeraceae
Paraglomerales	Paraglomeraceae	<i>Paraglomus</i> Morton & Redecker (3)

efeitos da simbiose podem diferir conforme a combinação solo–hospedeiro–fungo. Cultivares de determinado hospedeiro podem também responder diferentemente a determinadas espécies de FMA (Costa *et al.*, 2001).

As populações de FMA nativas do solo podem ser ou não efetivas em estimular crescimento da planta. Em determinado solo, esses fungos podem estar em baixas densidades, ou podem estabelecer colonização extensa, sem proporcionar melhoria no crescimento da hospedeira. Em geral, um mesmo isolado de FMA pode estar associado a muitas espécies de plantas, mas a efetividade dessa combinação pode variar, considerando a habilidade de algumas espécies fúngicas em desenvolver extensa rede micelial, aumentando a absorção do fósforo (Cavalcante *et al.*, 2002a; Sylvia *et al.*, 1993).

Para avaliar a efetividade de FMA, diversas variáveis que dependem do objetivo da pesquisa, podem ser utilizadas, sendo importantes o crescimento da planta, a absorção de P, o comprimento e a colonização da raiz (Allen, 1991). A colonização

pode variar em condições naturais; com algumas raízes apresentando-se mais colonizadas que outras, e essas diferenças podem ocorrer entre espécies e cultivares de uma mesma cultura, sendo influenciadas por condições ambientais.

Segundo Bagyaraj (1991), a colonização micorrízica é controlada pela quantidade de P absorvida pela planta, porém o papel do P na regulação da simbiose não está bem esclarecido, em parte, devido a resultados experimentais conflitantes (Schachtman *et al.*, 1998). Outros fatores também atuam no processo de colonização e na efetiva atuação do fungo. Dados mostram que em tomateiros e em maracujazeiro-amarelo, a efetividade dos FMA foi controlada, principalmente, pelo nível de P disponível no solo (Araújo *et al.*, 1994; Cavalcante *et al.*, 2002a). Em aceroleiras, maior influência foi exercida pela espécie do fungo (Costa *et al.*, 2001), em maracujazeiro o principal fator foi a desinfestação do solo (Cavalcante *et al.*, 2002a), sendo sugerido na ocasião que o aumento do potencial hídrico também pode estar envolvido no processo (Araújo *et al.*, 1994).

4. DEPENDÊNCIA MICORRÍZICA

A dependência micorrízica é propriedade intrínseca de cada espécie de planta, determinando a magnitude do benefício da micorrização e o nível crítico de P para responder à inoculação (Allen, 1991; Siqueira & Franco, 1988). Gerdemann (1975) definiu dependência micorrízica (DM) como “o grau no qual uma planta é dependente da condição micorrízica para produzir seu máximo desenvolvimento em um dado nível de fertilidade” e que pode variar entre espécies e até cultivares de uma mesma espécie. Variações em dependência foram encontradas em cultivares de citros, aceroleiras e bananeiras associadas a diferentes espécies de FMA (Graham *et al.*, 1997; Declerck *et al.*, 1995; Oliveira & Coelho, 1995; Menge *et al.*, 1982). A variação de dependência entre as plantas é governada pela demanda e habilidade de absorver fosfato do solo havendo indícios de que as plantas que requerem maiores níveis de fertilização fosfatada beneficiam-se mais da associação micorrízica (Plenchette *et al.*, 1983).

Antigos trabalhos procuraram classificar as plantas de acordo com sua condição micorrízica. Assim, como mencionado por Allen (1991), Stahl, em 1900, dividiu as plantas em não micotróficas (nunca formam micorriza), micotróficas facultativas (sobrevivem com e sem a simbiose) e micotróficas obrigatórias (precisam da micorriza para sobreviver). Esse pesquisador acreditava que a espessura das raízes poderia ser indicativo de dependência, sendo micotróficas facultativas as plantas com raízes finas

e micotróficas obrigatórias as de raízes grossas. No entanto, plantas micorrízicas obrigatórias podem se tornar independentes com a maturidade (Hayman, 1987). Para alguns autores, os termos “obrigatório” e “facultativo” não são apropriados, especialmente quando se deseja extrapolar dados obtidos em potes para situações de campo (Francis & Read, 1994), pois, em geral, as respostas são obtidas durante algum estágio não definido do ciclo de vida da planta. Em geral, os níveis de esporos de FMA são maiores na rizosfera de plantas micorriza-dependentes ou micotróficas obrigatórias do que na rizosfera de plantas não dependentes (Menge *et al.*, 1982).

Embora os estudos em casa de vegetação tenham mostrado pouca especificidade dos FMA com a planta hospedeira (Sanders *et al.*, 1996), aparentemente, existem associações preferenciais entre espécie do fungo e da planta. Tal preferência pode se tornar mais ou menos estável com o passar do tempo (Pellet & Sieverding, 1986). No entanto, é importante distinguir a especificidade (habilidade natural para colonizar) da infectividade (quantidade de colonização) e da efetividade (representa a atuação positiva do fungo).

Uma associação bem sucedida depende da presença de combinações apropriadas entre fungo-planta-condições ambientais (Rheinheimer *et al.*, 1997; Bagyaraj, 1991). As plantas podem apresentar associações micorrízicas compatíveis ou incompatíveis, de acordo com as variações das condições ambientais, tais como, nível de fósforo, conteúdo de água, pH, salinidade, temperatura, qualidade e intensidade luminosa, entre outras (Mehrota, 2005). As condições ambientais também incluem fertilidade do solo e a resposta da planta, que é utilizada para medir a efetividade fúngica. A resposta pode apresentar variações, podendo ser alta, caso da mandioca, ou baixa, como os estilosantes. Uma planta considerada micotrófica facultativa também pode mostrar alta ou baixa resposta à micorrização, caso do milho e sorgo, respectivamente. Essas respostas podem ser alteradas se outra espécie de FMA for utilizada (Sieverding, 1991).

Entre as famílias agronomicamente importantes, leguminosas e gramíneas têm se mostrado altamente micorrízicas sob condições normais de cultivo, havendo registros da alta ocorrência de FMA em outras plantas economicamente importantes, incluindo-se frutíferas, medicinais e aromáticas, além das plantas xerofíticas (Mehrota, 2005).

5. EFEITOS DA SIMBIOSE ARBUSCULAR

Os fungos micorrízicos arbusculares são capazes de colonizar praticamente todas as plantas cultivadas. Porém, devido as dificuldades em se demonstrar a função desses fungos em condições de campo, os estudos têm sido em maior parte realizados em casa de vegetação e laboratório, sendo, em geral, pesquisados por meio de comparações com plantas controle.

A efetividade micorrízica é geralmente estudada em termos de crescimento e absorção de nutrientes, em relação à planta não micorrizada, com variações de acordo com a espécie hospedeira e o FMA utilizado. Plantas micorrizadas podem aumentar a absorção de P de fontes pouco solúveis tais como o fosfato de alumínio e fosfato de rocha (Bolan, 1991). A absorção de P do solo é realizada pelas raízes, mas pode ser feita também pelo micélio externo dos FMA, como mostrado em estudos com *G. etunicatum* em raízes de *Lolium perene* L. (Martins & Read, 1997). Entretanto, nem sempre plantas micorrizadas apresentam maior quantidade de P nos tecidos, com efeito, plantas de trigo mantidas em cultura hidropônica e inoculadas com *G. mosseae* não apresentaram diferenças na concentração de P, em relação às plantas controle nas pesquisas de Hawkins & George (1997). No entanto, em trema e fedegoso, árvores florestais, inoculação com *G. etunicatum*, juntamente à aplicação de P, promoveu o crescimento de mudas em solo com baixa fertilidade (Paron *et al.*, 1997).

Mudas de cafeeiro variedade “Mundo Novo” inoculadas com FMA apresentaram comportamento diferenciado, de acordo com a espécie e isolado do fungo e o nível de P do solo; os tratamentos em que houve inoculação com isolados de *G. margarita* e *G. etunicatum*, apresentaram maiores respostas de crescimento quando fertilizados com 200 e 400 µg de P (Saggin–Junior *et al.*, 1994).

Plântulas de cacau responderam bem a populações de fungos nativos, entre os quais *S. calospora*, com aumento significativo em altura, biomassa seca e maior teor foliar de P, Cu e Zn. As inoculações com *G. occultum* e *Acaulospora appendicula* Spain, Sieverding & Schenck apresentaram o dobro da absorção de P (Cuenca *et al.*, 1990). Em batata–doce, maior absorção de P ocorreu nas primeiras quatro semanas após a inoculação com *G. etunicatum* e *Acaulospora rugosa* Morton; porém, ao final de oito semanas, foi observada redução do influxo de P (O’Keefe & Sylvia, 1992).

A inoculação de feijoeiro com *G. etunicatum* proporcionou maior resposta na produção de biomassa seca e no conteúdo de P e N da parte aérea, com o FMA atuando também no processo de transferência de N do feijoeiro para plantas de milho (Cruz & Martins, 1997). Plantas de soja associadas com *Glomus macrocarpum* Tulasne

Tabela 2. — Respostas de várias espécies vegetais à associação micorrízica.

Hospedeiro	Grau de Resposta	Referências
Abacate (<i>Persea americana</i> L.)	Alta	Siqueira & Franco (1988)
Açóitea cavalo (<i>Luehea</i> sp.)	Alta	Carneiro <i>et al.</i> (1996)
Algodão (<i>Gossypium</i> L.)	Muito Alta	Siqueira & Franco (1988)
Alho (<i>Allium porrum</i> L.)	Alta	Plenchette <i>et al.</i> (1983)
Aroeirinha (<i>Schinus erebinthifolius</i> Raddi)	Alta	Carneiro <i>et al.</i> (1996)
Arroz (<i>Oryza sativa</i> L.)	Alta	Siqueira & Franco (1988)
Banana (<i>Musa acuminata</i> Colla)	Alta	Declerck <i>et al.</i> (1995)
Bauhinia (<i>Bauhinia</i> sp.)	Baixa	Carneiro <i>et al.</i> (1996)
Cacau (<i>Theobroma cacao</i> L.)	Alta	Siqueira & Franco (1988)
Café (<i>Coffea robusta</i> L.)	Alta	Siqueira & Franco (1988)
Capim-braquiária (<i>Brachiaria decumbens</i> Stapf.)	Baixa	Carneiro <i>et al.</i> (1996)
	Alta	Siqueira & Franco (1988)
Capim-gordura (<i>Melinis minutiflora</i> Beauv.)	Baixa	Carneiro <i>et al.</i> (1999)
Cassia verrugosa [<i>Senna multijuga</i> (L.C.Rich.) I.& B.]	Alta	Carneiro <i>et al.</i> (1996)
Çaupi (<i>Vigna unguiculata</i> Walp.)	Muito Alta	Siqueira & Franco (1988)
Cebola (<i>Allium cepa</i> L.)	Alta	Siqueira & Franco (1988)
Cenoura (<i>Daucus carota</i> L.)	Alta	Plenchette <i>et al.</i> (1983)
Citros (<i>Citrus</i> spp.)	Alta	Siqueira & Franco (1988)
Copaíba (<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.)	Baixa	Carneiro <i>et al.</i> (1996)
Ervilha (<i>Pisum sativum</i> L.)	Alta	Plenchette <i>et al.</i> (1983)
Estilosantes (<i>Stylosanthes guianensis</i> Aubl. Sw.)	Baixa	Sieverding (1991)
Fava (<i>Vicia faba</i> L.)	Alta	Plenchette <i>et al.</i> (1983)
Feijão (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.)	Alta	Plenchette <i>et al.</i> (1983)
Guapuruvu [<i>Schizolobium parabyba</i> (Vell.) Blake]	Baixa	Carneiro <i>et al.</i> (1996)
Guatambu (<i>Aspidosperma parvifolium</i> A.DC.)	Baixa	Carneiro <i>et al.</i> (1996)
Ipê-mirim (<i>Stenolobium stans</i> (Jun.) Seem.)	Alta	Carneiro <i>et al.</i> (1996)
Jacarandá mimoso (<i>Jacaranda mimosaeifolia</i> D. Don.)	Alta	Carneiro <i>et al.</i> (1996)
Jatobá (<i>Hymenaea courbaril</i> L.)	Baixa	Carneiro <i>et al.</i> (1996)
Mamão (<i>Carica papaya</i> L.)	Alta	Trindade <i>et al.</i> (2001); Siqueira & Franco (1988)
Mandioca (<i>Manihot esculenta</i> Crantz)	Alta	Sieverding (1991)
Mandioca (<i>Manihot esculenta</i> Crantz)	Muito Alta	Siqueira & Franco (1988)
Manga (<i>Mangifera indica</i> L.)	Alta	Siqueira & Franco (1988)
Mangaba (<i>Hancornia speciosa</i> Gomes)	Alta	Costa <i>et al.</i> (2005)
Maracuja-amarelo (<i>Passiflora edulis</i> Sims f. <i>flavicarpa</i> Deg.)	Alta	Cavalcante <i>et al.</i> (2001a)
Maracuja-doce (<i>Passiflora alata</i> Curtis)	Alta	Anjos (2004)
Milho (<i>Zea mays</i> L.)	Alta	Plenchette <i>et al.</i> (1983)
Nim (<i>Azadirachta indica</i> A. Juss)	Alta	Habte <i>et al.</i> (1993)
Paineira (<i>Ceiba speciosa</i> (A.St-Hil.) Gibbs & Senar)	Baixa	Carneiro <i>et al.</i> (1996)
Pau pereira (<i>Platyciumus regnellii</i> Benth.)	Baixa	Carneiro <i>et al.</i> (1996)
Pimenta (<i>Capsicum annuum</i> L.)	Alta	Plenchette <i>et al.</i> (1983)
Pinha do brejo (<i>Talauma ovata</i> St. Hil)	Nula	Carneiro <i>et al.</i> (1996)
Potato (<i>Solanum tuberosum</i> L.)	Alta	Plenchette <i>et al.</i> (1983)
<i>Ribes nigrum</i> L.	Alta	Plenchette <i>et al.</i> (1983)
<i>Sibipiruna</i> (<i>Caesalpinioideae peltophoroides</i> Benth.)	Baixa	Carneiro <i>et al.</i> (1996)
Soja (<i>Glycine max</i> L.)	Muito Alta	Siqueira & Franco (1988)
Sorgo (<i>Sorghum bicolor</i> L.)	Alta	Siqueira & Franco (1988)
Tento [<i>Ormosia arborea</i> (Vell) Harms]	Baixa	Carneiro <i>et al.</i> (1996)
Tomate (<i>Lycopersicon esculentum</i> Mills)	Muito Alta	Siqueira & Franco (1988)
	Alta	Plenchette <i>et al.</i> (1983)
	Alta	Carneiro <i>et al.</i> (1996)
Trema (<i>Trema micrantha</i> Blume)	Alta	Siqueira & Franco (1988)
Trigo (<i>Triticum</i> sp.)	Alta	Siqueira & Franco (1988)

& Tulasne utilizaram P fornecido por fosfato de rocha, levando ao crescimento e absorção de N equivalentes a altas doses de fosfato solúvel, respectivamente, 30, 50, 70 mg de P dm³ de solo e 30 e 50 mg de P dm³ de solo (Minhoni *et al.*, 1993).

A inoculação com *Glomus deserticola* Trappe, Bloss & J.A. Menge aumentou a taxa de sobrevivência de plântulas de mandioca em fase de aclimatação, ajudando-as a resistir aos estresses ambientais induzidos pelo transplântio (Azcón-Aguilar *et al.*, 1997).

Em muitos solos, raízes e hifas de FMA estabilizam macroagregados, enquanto bactérias e polissacarídeos estabilizam microagregados (Kisdall, 1994). Andrade *et al.* (1998) observaram que hifas de *Glomus mosseae* contribuem no processo de estabilização de agregados do solo, formando estrutura de esqueleto que fisicamente conserva as partículas minerais do solo, com o emaranhado de hifas servindo como fonte de agentes de ligações orgânicas e inorgânicas.

A produção de quantidades consideráveis de glomalina, glicoproteína produzida pelas hifas e esporos de FMA, pode contribuir para a hidrofobicidade das partículas do solo, permitindo a penetração do ar e drenagem da água. É possível que a natureza hidrofóbica desse tipo de goma insolúvel possa proteger material dos agregados minerais do solo, outros microrganismos e matéria orgânica (Mergulhão *et al.*, 2008).

Em áreas degradadas, os horizontes superficiais são destruídos e levam a matéria orgânica do solo, acarretando sérios prejuízos ao ambiente. Alguns trabalhos comprovaram que os FMA podem amenizar problemas causados pela degradação do solo, podendo assim ser considerados em programas de recuperação ambiental. Dias *et al.* (1995), por exemplo, constataram que em área de extração de bauxita o plantio de leguminosas (*Acacia mangium* Wild., *Albizia guachapelle* (Kunth) Dugand, *A. saman* (Jacq.) F. Muell. e *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong associadas a FMA e bactérias fixadoras de nitrogênio, resultou na recuperação de solos degradados. Esses autores relataram o efeito da micorrização em plantas cultivadas que, em solos compactados, produziram maior biomassa e apresentaram maior capacidade de adaptação que as demais leguminosas testadas, concluindo que os efeitos da inoculação variam com a planta e a espécie do FMA.

Os FMA produzem substâncias reguladoras de crescimento na ausência ou presença de hospedeiros, sugerindo que os efeitos desses fungos sobre as plantas podem ser também de origem hormonal. Estas substâncias são importantes na comunicação entre plantas e microrganismos e podem estar envolvidas na regulação

da simbiose micorrízica (Kiriachek *et al.*, 2009). Entre os fitormônios, as auxinas, citocininas, giberelinas, etileno, ácido abscísico, ácido jasmônico e ácido salicílico podem atuar no controle do desenvolvimento da simbiose micorrízica, mas os mecanismos ainda não são bem compreendidos (Lambais, 2006; Kiriachek *et al.*, 2009). Micélios formados a partir de esporos de *G. mosseae* germinados em água sintetizaram substâncias do tipo giberelina e outras com propriedades das citoquininas, indicando que, pelo menos, parte da contribuição hormonal das plantas micorrizadas é do próprio fungo (Barea & Azcón-Aguilar, 1982). Em *Bouteloua gracilis* (H.B.K.) Lag ex Steud, (Willd. ex Kunth) Lag. ex Griffiths a inoculação com *G. fasciculatum* resultou em aumento na atividade de substâncias do tipo giberelina nas folhas e tendência à diminuição da atividade nas raízes (Allen *et al.*, 1982).

A inoculação com *G. intraradices* em milho resultou, durante os primeiros estádios da colonização, em aumento do ácido indol butírico (IBA), acompanhado por maior atividade sintetase do IBA, sendo que a concentração dessa substância não interferiu na colonização das raízes (Ludwig-Mueller *et al.*, 1997). Outras substâncias podem ser produzidas em maior ou menor quantidade, com variações de acordo com o hospedeiro, os FMA e outros fatores.

A colonização de raízes por *G. mosseae* e ou a adição de P no solo contribuíram para o aumento progressivo da concentração de carboidratos solúveis em raízes de alho poró (Amijéé *et al.*, 1993). A inoculação com *G. etunicatum*, *G. intraradices* e *Glomus* sp. induziu à produção de baixas concentrações de amido nas raízes fibrosas de citros (*Citrus aurantium* L.), indicando maior utilização de carboidratos não estruturais nas raízes colonizadas por esses fungos, considerados colonizadores competitivos (Graham *et al.*, 1997).

A concentração de açúcares em raízes de “grama baiana” foi correlacionada com a colonização das raízes de plantas inoculadas com *Acaulospora longula* Spain & N.C. Schenck (Douds & Schenck, 1990), o que não ocorreu com a concentração de açúcares solúveis em plantas de pêra e pêsego inoculadas com *Glomus* sp. (Rapparini *et al.*, 1994). Em laranja “Cleópatra mandarin” (*Citrus reticulata* Blanco) e em “Limão rugoso” (*Citrus limon* Burm.) inoculados com *G. etunicatum* foram detectados maiores níveis de açúcares redutores em relação ao controle no tratamento em solo com baixo teor de P, mas esse resultado não se manteve em solo com altos níveis de adubação fosfatada (Nemec & Guy, 1982).

Lipídios (triacilgliceróis, fosfolipídios e ácidos graxos livres) possivelmente sintetizados pelo fungo durante a simbiose foram caracterizados e quantificados

durante o desenvolvimento de *Glomus versiforme* (P. Karst.) S.M. Berch em raízes de alfafa (Gaspar *et al.*, 1997). Significativo aumento (69%) de fosfolipídios e ácidos graxos foi registrado em solo de duna calcária com plantas (*Festuca rubra* L. e *Plantago lanceolata* L.) micorrizadas (Olsson *et al.*, 1998). Entretanto, baixas taxas de colonização por *G. etunicatum* em raízes de *C. aurantium* resultaram em baixa acumulação de ácidos graxos (Graham *et al.*, 1997).

As enzimas associadas ao metabolismo do fosfato e produzidas pelos FMA, entre as quais a fosfatase de superfície (ácida e fitase), de origem indeterminada; a ATPase, originada na planta hospedeira, a polifosfatase, fosfatases ácida e alcalina e ATPase de origem fúngica são importantes porque podem contribuir para melhorar a absorção desse íon pela planta hospedeira por meio do micélio fúngico (Gianinazzi-Pearson *et al.*, 1994).

O início de um programa de seleção de isolados de FMA, visando o uso como inoculantes de plantas de interesse econômico pode ser feito em condições de casa de vegetação. Para avaliar a efetividade desses fungos em determinado hospedeiro pode ser realizado teste em solos naturais para verificar a competitiva habilidade dos FMA introduzidos em relação às populações micorrízicas nativas e outros microrganismos do solo (Dodd & Thomson, 1994). O conhecimento sobre populações nativas de FMA é importante pois a quantidade e a qualidade dos propágulos variam entre e nos mesmos solos (Sieverding, 1991).

6. FATORES QUE INFLUENCIAM A SIMBIOSE

A simbiose micorrízica arbuscular possui três importantes componentes: a raiz, as estruturas fúngicas, formadas dentro da célula hospedeira, e o micélio extraradicular no solo. A complexa relação celular entre raiz e fungo necessita de contínuo reconhecimento e troca de sinais entre ambos (Gianinazzi-Pearson, 1996) e para estabelecimento da simbiose, além do contato localizado, o fungo precisa penetrar e colonizar a raiz, estando envolvidos fatores tais como compatibilidade genética entre planta e fungo, fatores edáficos, atividades planta-microrganismos e densidade de inóculo de FMA (Allen, 1991).

A presença ou ausência de plantas hospedeiras é importante na ocorrência da colonização e na esporulação dos FMA. As plantas apresentam respostas diferenciadas à inoculação, havendo evidências de que espécies que pertencem à mesma família podem variar na suscetibilidade a fungos micorrízicos (Bagyaraj, 1991) e que cultivares da mesma espécie também podem apresentar diferentes respostas à

inoculação com determinadas espécies ou isolados fúngicos (Declerck *et al.*, 1995).

Outros fatores da planta como idade, estado nutricional, presença de compostos fungistáticos, desfolha, pastejo, poda e aplicação de fitohormônios também influenciam a micorrização. Por outro lado, a colonização das raízes e produção de esporos de FMA são afetadas por diversos fatores, entre os quais a aplicação de fertilizantes, a intensidade de luz e defoliação, que reduzem a fotossíntese e, conseqüentemente, o suprimento de carbono.

A temperatura pode influenciar colonização e esporulação dos FMA no campo e sob condições de casa de vegetação (Bagyaraj, 1991). Esses fungos apresentam variações nos limites e na faixa ótima de temperatura para germinação dos esporos e extensão do micélio externo. Muitos esporos não germinam, ou diminuem o poder germinativo sob condições de campo, nos limites mais baixos de temperatura (Bowen, 1987). As evidências têm mostrado maiores taxas de colonização e eficiência dos FMA em condições de altas temperaturas, possivelmente devido ao efeito direto sobre o fungo e/ou efeito indireto no aumento do transporte de nutrientes pelas raízes micorrizadas (Diederichs & Moawad, 1993). A temperatura do solo entre 25 e 30 °C foi considerada ótima para desenvolvimento e efetividade dos FMA (Sieverding, 1991). Experimento conduzido em laboratório (Bendavid-Val *et al.*, 1997) mostrou que a temperatura de 45°C, por mais de 24 horas, não afetou a viabilidade dos esporos de *Glomus intraradices* N.C. Schenck & G.S. Sm., mas houve efeito negativo da solarização sobre viabilidade e potencial de colonização de FMA em raízes de cenoura e cebola, resultando em respostas tardias de crescimento das plantas.

O fungo obtém glicose e outros produtos do hospedeiro, como aminoácidos, e este precisa de luz para sua atividade fotossintética. Conseqüentemente, baixa luminosidade poderá resultar em menores taxas de colonização e esporulação que dependem da fotossensibilidade da espécie hospedeira. O fotoperíodo de 12 horas é mais importante que a intensidade luminosa em promover altos níveis de colonização das raízes (Bagyaraj, 1991).

Os FMA ocorrem em ampla faixa de umidade no solo, de regiões áridas a ambientes de plantas submersas, onde são encontradas espécies bem adaptadas (Bagyaraj, 1991). Entretanto, os isolados respondem diferentemente à umidade e à seca (Braunberger *et al.*, 1996). A umidade do solo influi diretamente na germinação dos esporos e no crescimento micelial. Isto ocorre principalmente quando os solos se tornam mais secos e, conseqüentemente, há menor contato entre esporos e filmes

de água, resultando em atraso nos processos iniciais da germinação. Mudanças no conteúdo da umidade do solo alteram significativamente as propriedades químicas, físicas e biológicas dos mesmos, sendo atribuídos benefícios (aumento da tolerância à seca, diminuição do tempo de recuperação após re-hidratação, melhor aproveitamento da água) da simbiose micorrízica nas relações planta-água (Cavalcante *et al.*, 2001b). A umidade do solo é considerada ótima para desenvolvimento e eficiência dos FMA quando está entre 40 e 80% (Sieverding, 1991). O micélio fúngico serve como ponte física, mantendo o contato entre planta e solo e a melhoria na nutrição da planta através dos FMA, pode ter considerável influência na resistência à seca e recuperação, após curto período de estresse hídrico em culturas tropicais (Sieverding, 1991).

Observa-se comportamento diferenciado entre espécies e entre fases do ciclo de uma mesma espécie de FMA. Assim, esporos de *Scutellospora calospora* (Nicol. & Gerd.) Walker & Sanders não foram afetados pela umidade nem pela seca, mas a infectividade das hifas presentes em fragmentos de raízes aumentou durante período seco. O oposto foi registrado para *Glomus invermaium* I.R. Hall, cuja infectividade das hifas diminuiu com a umidade mais alta e foi perdida quando as hifas foram submetidas a ciclos de umidade e seca (Braunberger *et al.*, 1996).

Os efeitos da micorrização sobre o estresse hídrico nas plantas são variados. A inoculação com FMA em limoeiro cv. Rugoso não influenciou a condutância estomática nem a densidade do fluxo transpiracional de plantas submetidas a estresse hídrico. No entanto, durante o período de recuperação, essas variáveis, além da fotossíntese, apresentaram valores mais elevados em mudas micorrizadas (Levy & Krikun, 1980).

Plantas de caupi inoculadas com *G. intraradices* em solo com baixo potencial hídrico resistiram mais à seca do que as não micorrizadas, indicando que os FMA aumentam a capacidade do sistema radicular em explorar água no solo (Duan *et al.*, 1996). Entretanto, respostas variáveis de tolerância do milho ao estresse hídrico também foram observadas (Subramanian *et al.*, 1995). Mudanças de “maracujazeiro-amarelo” (*Passiflora edulis* Sims. f. *flavicarpa* Deg.) inoculadas com FMA e submetidas a estresse hídrico, durante sete dias, recuperaram a turgescência duas horas após ao retorno da irrigação, diferentemente das não inoculadas, que não voltaram à forma original, permanecendo murchas (Cavalcante *et al.*, 2001b).

O estresse hídrico em plântulas de citrange “Carrizo” inoculadas com *G. intraradices* induziu redução no teor de P das folhas e na acumulação de biomassa seca. Os níveis de P, a biomassa seca e a transpiração nas mudas inoculadas foram

mais elevados do que nas plantas controle, tendo os autores sugerido que o fungo parece melhorar o estabelecimento de plantas de citros em situações de transplântio, aumentando a assimilação de P e reduzindo o estresse da planta (Johnson & Hummel, 1985).

Em “maracujazeiro–amarelo” inoculado com FMA, o estresse de sete dias não afetou o crescimento das mudas, ao contrário das não micorrizadas que não cresceram em ambas as condições hídricas. Com *G. albida*, a resistência difusiva e a temperatura foliar foram mais elevadas. A taxa de transpiração menor do que as não estressadas (Cavalcante *et al.*, 2001b).

Embora os efeitos do pH do solo sejam difíceis de serem avaliados, pois muitas propriedades químicas do solo variam com as alterações deste fator, (Bagyaraj, 1991), o pH influencia qualitativa e quantitativamente as micorrizas, refletindo-se na ocorrência das espécies de plantas e FMA, na densidade de esporos na rizosfera (Siqueira & Franco, 1988) e no crescimento e absorção de P pelas plantas (Diederichs & Moawad, 1993). Existem evidências da adaptação de isolados e espécies de FMA com ocorrência em solos com pH na faixa de 2,7 a 10 (Bagyaraj, 1991). Em geral, os esporos dos FMA germinam bem entre pH 6 e 7, mas há grandes diferenças na germinação entre esses fungos (Moreira & Siqueira, 2002). Esporos de espécies de *Glomus* aparentemente são mais freqüentes em solos com pH próximo ao neutro, enquanto os das espécies de *Acaulospora*, *Gigaspora*, *Scutellospora* e *Entrophospora* ocorrem comumente em solos ácidos (Siqueira & Franco, 1988). A inoculação com *Glomus etunicatum* W.N. Becker & Gerd. contribuiu para aumentar a tolerância da soja à acidez do solo (Maddox & Soileau, 1991).

Um isolado de *Acaulospora tuberculata* Janos & Trappe, típico de solos ácidos, foi mais tolerante à acidificação do que *Glomus fistulosum* Skou & Jakobsen e *Glomus mosseae* (Nicol. & Gerd.) Gerd. & Trappe, isolados de solos com pH neutros, conforme observado pela germinação dos esporos, crescimento do tubo germinativo, desenvolvimento subsequente do micélio externo e atividade da fosfatase alcalina na hifa após a colonização em duas gramíneas (Vosatka & Dodd, 1998). Em *Gigaspora margarita* W.N. Becker & I.R. Hall foi demonstrado que o fluxo de H⁺ está relacionado com a fase assimiótica e pré-simbiótica, afetando crescimento, ramificação das hifas e o reconhecimento do hospedeiro. Assim, atuando como reguladores da sinalização, esses prótons (H⁺) estão envolvidos não só no crescimento inicial, após a germinação, mas, também, na comunicação molecular entre os parceiros (Ramos *et al.*, 2008).

Condições de elevada fertilidade do solo, especialmente N e P (Siqueira & Franco, 1988) assim como Mn, Zn e Cu (Bagyaraj, 1991), em geral, inibem micorrização. A influência do P tem sido mais estudada devido à importância dos FMA no ciclo do P (transportando fosfato inorgânico do solo para as plantas, que transformam este elemento em fosfato orgânico) e na colonização micorrízica. Em geral, quando presente em baixas quantidades, ocorre favorecimento a germinação e crescimento assimbiótico (Siqueira *et al.*, 1985; Moreira & Siqueira, 2002).

A influência negativa da elevada concentração de P ($> 10 \text{ mg de P dm}^3$ de solo) na efetividade dos FMA, também influenciada pelo genótipo do hospedeiro, tem sido observada em solos de várias localidades (Sylvia *et al.*, 1993). Segundo Bagyaraj (1991), não é o P do solo que regula a colonização micorrízica, mas a quantidade de P absorvida pela planta. Outros, a exemplo de Araújo *et al.* (1994), observaram que a efetividade dos FMA sobre tomateiros foi regulada principalmente pelo nível de P disponível no solo.

Há indícios de que o efeito do P sobre a colonização das raízes pelos FMA é indireto, podendo afetar as concentrações de carboidratos nas raízes ou a quantidade de exsudados radiculares, embora haja registros de isolados tolerantes ao P (Bagyaraj, 1991), assim como a outros elementos minerais (Bowen, 1987). Altas concentrações de P podem reduzir o crescimento do tubo germinativo, suprimir a ligação da hifa com a raiz, reduzir o crescimento hifálico dos propágulos e o início da colonização, ou impedir a colonização e, finalmente, diminuir ou não apresentar efeitos sobre a densidade de arbúsculos. O P pode influenciar a taxa de disseminação do fungo e o crescimento do micélio extra-radicular, sendo que a magnitude desses efeitos é influenciada pela espécie hospedeira e fatores ambientais, em particular, a irradiação (Smith & Read, 1997).

Em tomateiros a inoculação com *Glomus clarum* T.H. Nicolson & N.C. Schenck, *G. etunicatum* e *Gigaspora margarita* resultou em maior crescimento das plantas, sem ter alterado o nível de P (Araújo *et al.*, 1994). Em citros, cv. Citrange Troyer, a dependência micorrízica foi inversamente correlacionada com o P extraído do solo (Menge *et al.*, 1982).

Um isolado de *Gigaspora margarita* mostrou-se bem adaptado a condições de elevada disponibilidade de P (Saggin-Júnior *et al.*, 1994), porém a fertilização reduziu o número de esporos de *Gigaspora gigantea* (Nicol. & Gerd.) Gerd. & Trappe, *G. margarita*, *S. calospora* e *Glomus occultum* C. Walker (Johnson, 1993).

Do mesmo modo que as espécies de FMA não contribuem igualmente para

umentar a absorção de nutrientes e crescimento da planta (Abbott & Gazey, 1994) também são diferentes as respostas dos hospedeiros na absorção de P, devendo ser considerado cada sistema simbiote planta–solo–FMA. Em porta–enxertos de abacateiro inoculados separadamente com seis espécies de FMA, os teores de P nos tecidos não foram alterados; entretanto, N, K, Ca, Mg e Fe sofreram alterações conforme o fungo associado (Silveira *et al.*, 2002). Em “maracujazeiro–amarelo” a condição de desinfestação do solo foi o fator mais evidente determinando a resposta das plantas micorrizadas, com as cultivadas em solo não desinfestado apresentando maior concentração de P (Cavalcante *et al.*, 2002a). No entanto, os mecanismos pelo qual o P regula o desenvolvimento da simbiose micorrízica ainda não são conhecidos (Kiriachek *et al.*, 2009).

A matéria orgânica exerce influência na estrutura, na composição de nutrientes do solo e na capacidade do solo em armazenar água, o que pode influenciar direta ou indiretamente o desenvolvimento e a eficiência do FMA. Além disso, os restos de raízes micorrizadas de plantas anuais constituem importante reservatório de inóculo. As populações de esporos de FMA parecem estar relacionadas ao nível de matéria orgânica do solo, e, em geral, a aplicação de adubos orgânicos melhora o desenvolvimento micorrízico nos solos tropicais (Bagyaraj, 1991). No entanto, nem sempre são evidenciadas correlações entre conteúdo de matéria orgânica e a colonização (Sylvia & Williams, 1992) e, dependendo do composto adicionado e da concentração, pode haver redução nos níveis de micorrização (Sáinz *et al.*, 1998). A esporulação de *G. etunicatum*, *A. longula* e *G. albida* foi aumentada em substrato (vermiculita:areia lavada, 1:1) suplementado com tampão Tris–HCl em potes de cultura com painço (*Panicum miliaceum* L.) (Silva *et al.*, 2007).

Nas pesquisas sobre a atuação de biocidas sobre os FMA têm sido avaliados, principalmente, fungicidas, nematicidas e raramente herbicidas e inseticidas. A fumigação do solo com biocidas, tais como brometo de metila, cloropicrina, vapam, entre outros, resultou na morte de FMA na zona do tratamento, mas há ocorrências de reinvasão (Bagyaraj, 1991). Os microrganismos diferem na sensibilidade ao brometo de metila; *Glomus fasciculatum* (Thaxt.) Gerd. & Trappe e *Glomus constrictum* Trappe foram mais sensíveis a esse produto que a maioria dos patógenos de solo, embora não tenha ocorrido destruição de 100% dos propágulos de FMA (Menge *et al.*, 1978) e fumigação do solo reduziu a colonização por FMA nativos (Bendavid–Val *et al.*, 1997). Do mesmo modo, destruiu a maioria dos propágulos de FMA que se encontravam até 15 cm de profundidade do solo; porém, após o cultivo de soja,

a população da maioria das espécies de *Glomus* recuperou as densidades anteriores à fumigação, enquanto as de *G. margarita* e *G. gigantea* não tiveram a mesma recuperação (An *et al.*, 1993).

Os fungicidas geralmente causam menos danos à população de fungos micorrízicos do que os outros biocidas, podendo ser tóxicos, produzir pouco ou nenhum dano e até aumentar a colonização micorrízica, afetando também a produção de glomerosporos (Menge, 1982; González-Chávez & Ferreira Cerrato, 1987; Bagyaraj, 1991).

A dosagem dos pesticidas produz respostas variadas nos FMA, reduzindo ou não afetando a colonização e a densidade de esporos na rizosfera (Cuenca *et al.*, 1990; Paula Jr. & Zambolim, 1994). Os herbicidas simazine, diclobenil e paraquat não afetaram a colonização produzida por *Glomus versiforme* (P. Karst.) S.M. Berch em macieiras, mas houve aumento na toxicidade das plantas micorrizadas (70%) em relação às plantas controle (33%) e, *in vitro*, houve redução na taxa de crescimento hifálico de *G. intraradices* no tratamento com diclobenil e paraquat, enquanto o simazine não afetou o crescimento do fungo (Hamel *et al.*, 1994).

O herbicida Roundup, formulado à base de glifosato, induziu inibição decrescente na germinação e crescimento dos tubos germinativos dos glomerosporos de *G. etunicatum*, *S. heterogama* e *G. margarita*, em agar-água, sem interferir na colonização de raízes de soja cultivada em vasos em casa de vegetação (Malty *et al.*, 2006).

Distúrbios do solo produzidos intencionalmente por exploração de minas ou uso agrícola, ou não intencionalmente, por erosão ou derrubada natural de árvores, produzem alterações nas propriedades físicas, químicas e biológicas do solo e podem diminuir a diversidade de FMA (Lins *et al.*, 2006).

Fatores biológicos são importantes na simbiose micorrízico-arbuscular, sendo considerados principalmente a densidade e tipo de inóculo, exsudados radiculares, competição entre FMA e interação com outros microrganismos que colonizam a rizosfera. A precocidade do desenvolvimento da colonização de *Onobbrychis arenaria* DC. dependeu da densidade de inóculo, porém no final do período estudado a percentagem de colonização foi semelhante nos diferentes tratamentos (Giovannetti & Avio, 1986).

A densidade de esporos de FMA usados como inóculo em cafeeiro influenciou a taxa de colonização das raízes. apenas no início do desenvolvimento das mudas, e a inoculação com mais de 100 esporos/planta, não afetou a colonização final, nem o crescimento das plantas (Siqueira *et al.*, 1994). Mudanças de “maracujazeiro-amarelo”

atingiram valores máximos de biomassa seca da parte aérea e área foliar quando inoculadas com 300 glomerosporos de *G. albida*, *G. margarita* ou *Glomus etunicatum* por planta (Cavalcante *et al.*, 2002b). Mudanças de “mangabeira” apresentaram melhor desenvolvimento e redução da fase de viveiro, quando inoculadas com 180 esporos de *G. albida* por planta (Costa *et al.*, 2003).

Vários autores têm mostrado que o inóculo constituído de solo contendo fragmentos de raízes e estruturas dos FMA apresenta maior infectividade que esporos em suspensão, especialmente quando estes estão em baixas quantidades (Sieverding, 1991). No entanto, fragmentos de raízes com FMA e esporos produziram respostas semelhantes em *Allium* sp., sendo observado que a viabilidade dos esporos é fator essencial para o FMA poder manifestar a efetividade (Scullion *et al.*, 1998).

Exsudados radiculares hidrossolúveis de tomateiros exibiram efeito significativo sobre a atração das hifas, enquanto exsudados de feijoeiros produziram, principalmente, efeito estimulador no crescimento hifálico (Vierheilig *et al.*, 1998). Substâncias estimuladoras de crescimento obtidas de raízes de “grama baiana” favoreceram o crescimento do micélio de *Gigaspora ramisporophora* Spain, o que sugeriu que podem atuar como moléculas-sinais na simbiose micorrízica (Ishii *et al.*, 1997). A sinalização entre os parceiros micorrízicos foi amplamente discutida por Lambais (2006).

A microbiota do solo pode afetar o funcionamento da simbiose atuando sobre o fungo, na translocação de nutrientes pelo micélio externo, competindo por nutrientes do solo, inclusive fosfatos ou, ao contrário, pode atuar sinergicamente com os FMA por meio de efeitos combinados sobre o crescimento da planta (Smith & Read, 2008; Moreira & Siqueira, 2002).

Neste aspecto, as rizobactérias, entre as quais as que solubilizam fosfato, como *Enterobacter* e *Bacillus subtilis*, atuam melhorando os estádios de pré-colonização dos FMA, enquanto bactérias fixadoras de nitrogênio, como *Azotobacter* e *Rhizobium* parecem melhorar a extensão da colonização micorrízica e aumentar o crescimento da planta (Barea, 1997).

Outros fungos do solo podem se associar com FMA, resultando em interações complexas, com ações antagonistas, sinérgicas e neutras, como observado na colonização de raízes de soja por *G. mosseae*. A população de *Wardomyces inflatus* (Marchal) Hennebert diminuiu e a de *Trichoderma harzianum* Rifai não foi afetada, enquanto a de *Paecilomyces farinosus* (Holm & Gray) A.H.S. Brown & G.Sm. aumentou 12 semanas após o início das interações com o FMA (Fracchia *et al.*, 1998).

Nematóides fitoparasitas podem prejudicar a colonização micorrízica. Como exemplo, o *Mesocriconema xenoplax*, fitoparásita comumente presente em solos com plantio de videiras, suprimiu arbúsculos via competição por carboidratos radiculares, sem, no entanto, alterar a colonização total das raízes (Schreiner *et al.*, 2008). Mas em gravioleira (*Annona muricata* L.) a colonização micorrízica não foi prejudicada pela presença de *Pratylenchus coffeae* nas raízes (Brandão *et al.*, 2004).

A inoculação conjunta de bactérias fixadoras de N₂ (*Azospirillum brasiliense*) e *G. etunicatum* em “maracujazeiro amarelo” evidenciou maiores efeitos na altura e biomassa seca das raízes em solo esterilizado, sendo observado que um isolado de *S. heterogama* foi dependente da presença de *A. brasiliense* para colonizar as plantas (Graça *et al.*, 1991). Por outro lado, o isolado C210 de *Bacillus cereus* inibiu a germinação de *G. albida in vitro* e quando esses microrganismos foram utilizados em estudo de co-inoculação em mudas de abacaxizeiro, estas apresentaram menores valores das variáveis de crescimento estudadas do que na ausência de bactérias. A mistura de bactérias promotoras de crescimento de plantas (BPCP) também proporcionou efeito negativo na co-inoculação com *S. heterogama* em relação à biomassa seca da parte aérea e área foliar (Soares *et al.*, 2009).

7. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os FMA constituem recurso biológico que pode ser usado na manutenção da diversidade e produtividade das plantas, especialmente em solos tropicais deficientes em P.

O conhecimento sobre ocorrência, diversidade e atuação dos FMA, que ainda está sendo consolidado, além do fato de serem biotróficos obrigatórios, não tem permitido a utilização desses fungos em larga escala. Como a avaliação da simbiose micorrízica em condições de campo requer mais tempo e apresenta maior custo, a maioria dos estudos com FMA tem sido desenvolvidos em casa de vegetação e em geral sob condições de solo desinfestado, tornando-se necessário verificar o desempenho desses fungos em relação à competição com FMA nativos presentes no campo. Tais isolados devem persistir no solo, sendo capazes de colonizar às raízes do hospedeiro além do ponto de inoculação, de modo a permanecerem presentes em outros ciclos de determinada cultura e/ou de forma a serem aproveitados por outros hospedeiros, no caso de rotação de culturas. A continuidade das pesquisas nesse campo promissor pode contribuir para a definição de estratégias de uso dos FMA, contribuindo para o desenvolvimento sustentável e a manutenção dos

ecossistemas.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABBOTT, L.K. & GAZEY, C. An ecological view of the formation of VA mycorrhiza. *Plant and Soil* 159:69–78, 1994.

ALLEN, M.F. *The ecology of mycorrhizae*. New York. Academic Press. 1991.

ALLEN, M.F., MOORE JR., T.S. & CHRISTENSEN, M. Phytohormone changes in *Boteloua gracilis* infected by vesicular–arbuscular mycorrhizae. II. Altered levels of giberellin–like substances and abscisic acid in the host plant. *Canadian Journal of Botany* 60:468–471, 1982.

AMIJEÉ, F. STRIBLEY, D.P. & TINKER, P.B. The development of endomycorrhizal root systems. VII. Effects of soil phosphorus and fungal colonization on the concentration of soluble carbohydrates in roots. *New Phytologist* 123:297–306, 1993.

AN, Z.Q., HENDRIX, J.W., HERSHMAN, D.E., FERRIS, R.S. & HENSON, G.T. The influence of crop rotation and soil fumigation on a mycorrhizal fungal community associated with soybean. *Mycorrhiza* 3:171–182, 1993.

ANDRADE, G., MIHARA, K.L., LINDERMAN, R.G. & BETHLENFALVAY, G.J. Soil aggregation status and rhizobacteria in the mycorrhizosphere. *Plant and Soil* 202:89–96, 1998.

ANJOS, É.C.T. Dependência micorrízica do maracujazeiro doce (*Passiflora alata*) e comportamento de mudas micorrizadas ao parasitismo do nematóide das galhas (*Meloidogyne incognita* raça 1). (Dissertação de Mestrado). Recife. Universidade Federal de Pernambuco. 2004.

ANJOS, E.C.T., CAVALCANTE, U.M.T., SANTOS, V.F.S. & MAIA, L.C. Produção de mudas de maracujazeiro–doce micorrizadas em solo desinfestado e adubado com fósforo. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília 40(4):345–351, 2005.

ARAÚJO, A.P., SILVA, E.M.R. & ALMEIDA, D.L. Efetividade de fungos endomicorrízicos em tomateiro em diferentes níveis de fósforo no solo. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 18:193–199, 1994.

AZCÓN–AGUILAR, C., CANTOS, M., TRONCOSO, A. & BAREA, J.M. Beneficial effect of arbuscular mycorrhizas in acclimatization of micropropagated cassava plantlets. *Scientia Horticulturae* 72:63–71, 1997.

BAGYARAJ, D.J., Ecology of vesicular–arbuscular mycorrhizae. In: Arora, D.K., Rai, B., Mukerji, K.G. & Knudsen, G.R. (Eds.) *Handbook of applied micology: soil and plant*. New York. Marcel Dekker. 1991. v.1. pp.4–34.

BAREA, J.M. & AZCÓN-AGUILAR, C. Production of plant growth-regulating substances by the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mossae*. Applied and Environmental Microbiology 43:810–813, 1982.

BAREA, J.M. Mycorrhiza/bactéria interactions on plant growth promotion. In: Ogoshi, A., Kobayashi, K., Homma, Y., Kodama, F., Kondo, N. & Aquino, S. (Eds.) Plant growth-promoting rhizobacteria: present status and future prospects. Tokyo. OECD Joint Workshop, 4. 1997.

BENDAVID-VAL, R., RABINOWITCH, H.D., KATAN, J. & KAPULNIK, Y. Viability of VA-mycorrhizal fungi following soil solarization and fumigation. Plant and Soil 195:185–193, 1997.

BOLAN, N.S. A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. Plant and Soil 134:189–207, 1991.

BOWEN, G.D. The biology and physiology of infection and its development. In: Safir, G.R. (Ed.) Ecophysiology of VA mycorrhizal plants. Boca Raton. CRC Press. 1987. pp.27–57.

BRANDÃO, J.A.C., CAVALCANTE, U.M.T., PEDROSA, E.M.R. & MAIA, L.C. Interação entre fungos micorrízicos arbusculares e *Pratylenchus coffeae* na produção de mudas de gravioleira (*Annona muricata*). Nematologia Brasileira 28:27–33, 2004.

BRAUNBERGER, P.G., ABBOTT, L.K. & ROBSON, A.D. Infectivity of arbuscular mycorrhizal fungi after wetting and drying. New Phytologist 134:673–684, 1996.

BRYLA, D.R. & DUNIWAY, J.M. Effects of mycorrhizal infection on drought tolerance and recovery in safflower and wheat. Plant and Soil 197:95–103, 1997.

CARNEIRO, M.A.C., SIQUEIRA, J.O., CURTI, N. & MOREIRA, F.M.S. Efeitos da inoculação de fungos micorrízicos arbusculares e da aplicação de fósforo no estabelecimento de forrageiras em solo degradado. Pesquisa Agropecuária Brasileira 34:1669–1677, 1999.

CARNEIRO, M.A.C., SIQUEIRA, J.O., DAVIDE, A.C., GOMES, L.J., CURTI, N. & VALE, F.R. Fungos micorrízicos e superfosfato no crescimento de espécies arbóreas tropicais forrageiras em solo degradado. Scientia Florestalis 34:1669–1677, 1996.

CAVALCANTE, U.M.T., MAIA, L.C., COSTA, C.M.C. & SANTOS, V.F. Mycorrhizal dependency of passion fruit (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa*). Fruits 56:317–324, 2001a.

CAVALCANTE, U.M.T., MAIA, L.C., COSTA, C.M.C., CAVALCANTE, A.T. & SANTOS, V.F. Efeito de fungos micorrízicos arbusculares, da adubação fosfatada e da esterilização do solo no crescimento de mudas de maracujazeiro amarelo. Revista Brasileira de Ciência do Solo 26:1099–1106, 2002a.

CAVALCANTE, U.M.T., MAIA, L.C., MELO, A.M.M. & SANTOS, V.F. Influência da densidade de fungos micorrízicos arbusculares na produção de mudas de maracujazeiro-amarelo. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 37(5):643–649, 2002b.

CAVALCANTE, U.M.T., MAIA, L.C., NOGUEIRA, R.J.M.C. & SANTOS, V.F. Respostas fisiológicas em mudas de maracujazeiro amarelo (*Passiflora edulis* Sims. f. *flavicarpa* Deg.) inoculadas com fungos micorrízicos arbusculares e submetidas a estresse hídrico. *Acta Botanica Brasílica* 15(3):379–390, 2001b.

COSTA, C.M.C., CAVALCANTE, U.M.T., GOTO, B.T., SANTOS, V.F. & MAIA, L.C. Fungos micorrízicos arbusculares e adubação fosfatada em mudas de mangabeira. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 40:225–232, 2005.

COSTA, C.M.C., CAVALCANTE, U.M.T., LIMA JR., M.R. & MAIA, L.C. Inoculum density of arbuscular mycorrhizal fungi need to promote growth of *Hancornia speciosa* Gomes seedlings. *Fruits* 58:247–254, 2003.

COSTA, C.M.C., MAIA, L.C., CAVALCANTE, U.M.T. & NOGUEIRA, R.J.M.C. Influência de fungos micorrízicos arbusculares sobre o crescimento de dois genótipos de aceroleira (*Malpighia emarginata* D.C.). *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 36(6):893–901, 2001.

CRUZ, A.F. & MARTINS, M.A. Transferência de nitrogênio entre plantas interconectadas por fungos micorrízicos arbusculares (FMAs). *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 21:559–565, 1997.

CUENCA, G., HERRERA, R. & MENESES, E. Effects of VA mycorrhiza on the growth of cacao seedlings under nursery conditions in Venezuela. *Plant and Soil* 126:71–78, 1990.

DECLERCK, S., FRANCO, A.A., CAMPELLO, E., FARIA, S.M. & SILVA, E.M. Leguminosas florestales: aspectos relacionados com su nutrición y uso em la recuperación de suelos degradados. *Bosque* 16:121–127, 1995.

DIAS et al 1995

DIEDERICHS, C. & MOAWAD, A.M. The potential of VA mycorrhizae for plant nutrition in the tropics. *Angewandte Botanik* 67:91–96, 1993.

DODD, J.C. & THOMSON, B.D. The screening and selection of inoculant arbuscular-mycorrhizal and ectomycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 159:149–158, 1994.

DOUDS JR., D.D. & SCHENCK, N.C. Relationships of colonization and sporulation by mycorrhizal fungi to plant nutrient and carbohydrates contents. *New Phytologist* 116:621–627, 1990.

DUAN, X., NEUMAN, D.S., REIBER, J.M., GREEN, C.D., SATON, A.M. & AUGE, R.M. Mycorrhizal influence on hydraulic and hormonal factors implicated in the control of stomatal conductance during drought. *Journal of Experimental Botany* 47:1541–1550, 1996.

FITTER, A.H. & GARBAYE, J. Interactions between mycorrhizal fungi and other soil organisms. *Plant and Soil* 159:123–132, 1994.

FRACCHIA, S., MUJICA, M.T., GARCIA-ROMERA, I., GARCIA-GARRIDO, J.M., MARTIN, J. & OCAMPO, J.A. Interactions between *Glomus mosseae* and arbuscular mycorrhizal sporocarp-associated saprophytic fungi. *Plant and Soil* 200:131–137, 1998.

FRANCIS, R. & READ, D.J. The contributions of mycorrhizal fungi to the determination of plant community structure. *Plant and Soil* 159:11–25, 1994.

GASPAR, L., POLLERO, R. & CABELLO, M. Variations in the lipid composition of alfafa roots during colonization with the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*. *Mycologia* 89:37–42, 1997.

GERDEMANN, J.W. Vesicular–arbuscular mycorrhizae. In: Torrey, J.G. & Clarkson, D.T. (Eds.) *The development and function of roots*. New York. Academic Press. 1975.

GIANINAZZI-PEARSON, S., GIANINAZZI-PEARSON, V., TISSERANT, B. & LEMOINE, M.C. Protein activities as potential markers of functional endomycorrhizas in plants. In: Read, D.J., Lewis, D.H., Fitter, A.H. & Alexander, J.J. (Eds.) *Mycorrhizas in ecosystems*. Cambridge. Cambridge University Press. 1994. pp.333–339.

GIANINAZZI-PEARSON, V. Plant cell responses to arbuscular mycorrhizal fungi: getting to the roots of the symbiosis. *The Plant Cell* 8:1871–1883, 1996.

GIOVANNETTI, M. & AVIO, L. Effect of inoculum density and phosphate level on mycorrhizal infection and growth responses of sainfloid. ESM, 1. Dijon. INRA. 1986. pp.461–465.

GONZÁLEZ-CHAVEZ, M.C. & FERRERA CERRATO, R. Efecto del captán y la endomycorrhiza (V–A) sobre el desarrollo de fresa proveniente del cultivo *in vitro*. *Revista Latino-Americano de Microbiología* 29:193–199, 1987.

GRAÇA, J.P., MACHADO, J.P.O., RUGGIERO, C. & ANDRIOLO, J.L. Eficiência de fungos endomicorrízicos e da bactéria *Azospirillum brasiliense* sobre o desenvolvimento de mudas de maracujá (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa*). *Revista Brasileira de Fruticultura* 13:125–130, 1991.

GRAHAM, J.H., DUNCAN, L.W. & EISSENSTAT, D.M. Carbohydrate allocation pattern in citrus genotypes as affected by phosphorus nutrition, mycorrhizal colonization and mycorrhizal dependency. *New Phytologist* 135:335–343, 1997.

HABTE, M., MURALEEDHARAN, B.N. & IKAWA, H. Response of neem (*Azadirachta indica*) to soil P concentration and mycorrhizal colonization. *Arid Soil Research Rehabilitation* 7:327–333, 1993.

HAMEL, C., MORIN, F. FORTIN, A., GRANGER, R.L. & SMITH, D.L. Mycorrhizal colonization increases herbicide toxicity in apple. *Journal of American Society of Horticultural Science* 119:1255–1260, 1994.

HAWKINS, H.J. & GEORGE, E. Hydroponic culture of the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* with *Linum usitatissimum* L., *Sorghum bicolor* L. and *Triticum aestivum* L. *Plant and Soil* 196:143–149, 1997.

HAYMAN, D.S. VA mycorrhizas in field crop systems. In: Safir, G.R. (Ed.) *Ecophysiology of VA mycorrhizal plants*. Boca Raton. CRC Press. 1987. pp.171–192.

ISHII, T., NARUTAKI, A., SAWADA, K., AIKAWA, J., MATSUMOTO, I. & KAZUOMI, K. Growth stimulatory substances for vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi in bahia grass (*Paspallum notatum* Flüggé) roots. *Plant and Soil* 196:301–304, 1997.

JOHNSON, C.R. & HUMMEL, R.L. Influence of mycorrhizae and drought stress on growth of *Poncirus* & *Citrus* seedlings. *Hortscience* 20:754–755, 1985.

JOHNSON, N.C. Can fertilization of soil select less mutualistic mycorrhizae? *Ecological Applications* 3:749–755, 1993.

KIRIACHEK, S.G., AZEVEDO, L.C.B., PERES, L.E.P. & LAMBAIS, M.R. Regulação do desenvolvimento de micorrizas arbusculares. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 33:1–16, 2009.

KISDALL, J.M. Possible role of soil microorganisms in aggregation in soils. *Plant and Soil* 159:115–121, 1994.

LAMBAIS, M.R. Unraveling the signaling and signal transduction mechanisms controlling arbuscular mycorrhiza development. *Scientia Agricola* 63:405–413, 2006.

LEVY, J. & KRIKUN, J. Effect of vesicular–arbuscular mycorrhiza on *Citrus jambhiri* water relations. *New Phytologist* 85:25–31 1980.

LINS, C.E.L., CAVALCANTE, U.M.T., SAMPAIO, E.V.S.B., MESSIAS, A.S. & MAIA, L.C. Growth of mycorrhized seedlings of *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. in a copper contaminated soil. *Applied Soil Ecology* 31:181–185, 2006.

LUDWIG–MUELLER, J., KALDORF, M., SUTTER, E.G. & EPSTEIN, E. Índole–3–butyric acid (IBA) is enhanced in young maize (*Zea mays* L.) roots colonized with the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *Plant Science* 125:153–162, 1997.

MADDOX, J.J. & SOILEAU, J.M. Effects of phosphate fertilization, lime amendments and inoculation with VA–mycorrhizal fungi in soybeans in an acid soil. *Plant and Soil* 134:83–93, 1991.

MAIA, L.C., SILVEIRA, N.S.S. & CAVALCANTE, U.M.T. Interaction between arbuscular fungi and root pathogens. In: RAI, M.K. Handbook of Microbial Biofertilizers. New York. Haworth Press. 2005, p. 325–351.

MALTY, J.S., SIQUEIRA, J.O. & MOREIRA, F.M.S. Efeitos do glifosato sobre microrganismos simbiotróficos de soja, em meio de cultura e casa de vegetação. Pesquisa Agropecuária Brasileira 41:285–291, 2006.

MARTINS, M.A. & READ, D.J. Efeitos da disrupção do micélio externo de fungos micorrízico–arbusculares sobre o crescimento vegetal. Pesquisa Agropecuária Brasileira 32:1183–1189, 1997.

MEHROTA, V.S. Mycorrhizas: role and applications. New Delhi. Allied Publishers. 2005.

MENGE, J.A. Effect of soil fumigants and fungicides on vesicular–arbuscular fungi. Phytopathology 72:1125–1182, 1982.

MENGE, J.A., JARRELL, W.M., LABANAUSKAS, C.K., OJALA, J.C., HUSCAZ, C., JOHNSON, E.L.V. & SIBERT, D. Predicting mycorrhizal dependency of Troyer Citrange on *Glomus fasciculatus* in Califórnia citrus soils and nursery mixes. Soil Science Society of American Journal 46:762–768, 1982.

MENGE, J.A., MUNNECKE, D.E., JOHNSON, E.L.V. & CARNES, D.W. Dosage response of the vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus fasciculatus* e *Glomus constrictus* to methyl bromide. Phytopathology 68:1368–1372, 1978.

MERGULHÃO, A.C.E.S. ; BURITY, H.A. ; MAIA, L.C. ; SILVA, F.S.B. A glicoproteína dos fungos micorrízicos arbusculares. In: Figueiredo, M.V.B., Burity, H.A., Stamford, N.P., Santos, C.E.R.S. (Org.). Microrganismos e Agrobiodiversidade; o novo desafio para a agricultura. Guaíba. Agrolivros. 2008. v.1, pp. 329–344.

MINHONI, M.T.A., CARDOSO, E.J.B.N. & EIRA, A.F. Efeitos da interação de fosfato de rocha, matéria orgânica e fungo micorrízico no crescimento e na absorção de nutrientes pela soja. Revista Brasileira de Ciência do Solo 17:15–171, 1993.

MOREIRA, F.M.S. & SIQUEIRA, J.O. Microbiologia e Bioquímica do Solo. Lavras. Editora UFLA. 2002.

MORTON, J.B. & BENNY, G.L. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes). A new order, Glomales, two new suborders, Glomineae and Gigasporineae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae. Mycotaxon 37:471–491, 1990.

NEMEC, S. & GUY, G. Carbohydrate status of mycorrhizal and nonmycorrhizal citrus rootstocks, Journal of American Society of Horticultural Sciences 107:177–180, 1982.

O’KEEFE, D.M. & SYLVIA, D.M. Chronology and mechanisms of P uptake by mycorrhizal

sweet potato plants. *New Phytologist* 122:651–659, 1992.

OEHL, F. & SIEVERDING, E. *Pacispora*, a new vesicular arbuscular mycorrhizal fungi genus in the Glomeromycetes. *Journal of Applied Botany* 78:72–82, 2004.

OEHL, F.; DE SOUZA, F.A. & SIEVERDING, E. Revision of *Scutellospora* and description of five new genera and three new families in the arbuscular mycorrhiza forming Glomeromycetes. *Mycotaxon* 106:311–360, 2008.

OLIVEIRA, A.A.R. & COELHO, Y.S. Infecção micorrízica em pomares de citros no Estado de Sergipe. *Revista Brasileira de Fruticultura* 17:77–84, 1995.

OLSSOM, P.A., FRANCIS, R., READ, D.J. & SODERSTROM, B. Growth of arbuscular mycorrhizal mycelium in calcareous dune sand and its interaction with other soil microorganisms as estimated by measurement of specific fatty acids. *Plant and Soil* 201:6–16, 1998.

PALENZUELA, J., FERROL, N., BOLLER, T., AZCÓN-AQUILAR, C. & OEHL, F. *Otospora bareai*, a new fungal species in the Glomeromycetes from a dolomitic shrub-land in the Natural Park of Sierra de Baza (Granada, Spain). *Mycologia* 99:296–305, 2008.

PARON, M.E., SIQUEIRA, J.O. & CURI, N. Fungo micorrízico, fósforo e nitrogênio no crescimento inicial da trema e do fedegoso. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 21:567–574, 1997.

PAULA JR., T.J. & ZAMBOLIM, L. Efeito de fungicidas e de herbicidas sobre a micorrização de *Eucalyptus grandis* por *Glomus etunicatum*. *Fitopatologia Brasileira* 19:173–177, 1994.

PELLET, D. & SIEVERDING, E. Host preferential multiplication of fungal species of the Endogonaceae in the field demonstrated with weeds. In: *European symposium on mycorrhiza*, 1. Dijon. 1985. Paris. 1986. pp.555–557.

PIROZINSKI, K.A. & DALPÉ, Y. Geological history of the Glomaceae with particular reference to mycorrhizal symbiosis. *Symbiosis* 7:1–36, 1989.

PLENCHETTE, C., FORTIN, J.A. & FURLAN, V. Growth responses of several plants species to mycorrhizae in a soil of moderate P-fertility; mycorrhizal dependency under field conditions. *Plant and Soil*:199–209, 1983.

RAMOS, A.C., FAÇANHA, A.R. & FEIJÓ, J.A. Proton (H⁺) flux signature for the presymbiotic development of the arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 178:177–188, 2008.

RAPPARINI, F., BARALDI, R., BERTAZZA, G., BRANZANTI, B. & PREDIERI, S. Vesicular–arbuscular mycorrhizal inoculation of micropropagated fruit trees. *Journal of Horticultural Science* 69:1101–1109, 1994.

RHEINHEIMER, D.S., ERNANI, P.R., SANTOS, J.C.P., KAMINSKI, J. & KRUNVALD, L. Influência da micorriza no crescimento de *Trifolium riograndense* e na predição da absorção de fósforo por um modelo mecanístico. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 21:191–197, 1997.

SAGGIN-JÚNIOR, O.J., SIQUEIRA, J.O., GUIMARÃES, P.T.G. & OLIVEIRA, E. Interação fungos micorrízicos *versus* superfosfato e seus efeitos no crescimento e teores de nutrientes no cafeeiro em solo não fumigado. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 18:27–36, 1994.

SAINZ, M.J., TABOADA-CASTRO, M.T. & VILARINO, A. Growth, mineral nutrition and mycorrhizal colonization of red clover and cucumber plants grown in a soil amended with composted urban wastes. *Plant and Soil* 205:85–92, 1998.

SANDERS, I.R., CLAPP, J.P. & WIEMKEN, A. The genetic diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in natural ecosystems – a key to understanding the ecology and functioning of the mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist* 133:123–134, 1996.

SCHACHTMAN, D.P., REID, R.J. & AYLING, S.M. Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. *Plant Physiology* 116:447–453, 1998.

SCHREINER, R.P., PINKERTON, J.N. & RING, J.N. Nematodes (*Mesocriconema xenoplax*) alter root colonization of arbuscular mycorrhizal fungi in grape roots in a low P soil. *Soil Biology and Biochemistry* 40:1870–1877, 2008.

SCHÜßLER, A., SCHWARZOTT, D. & WALKER, C. A new phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological Research* 105:1413–1421, 2001.

SCULLION, J., EASON, W.R. & SCOTT, E.P. The effectivity of arbuscular mycorrhizal fungi from high input conventional and organic grassland and grass-arable rotations. *Plant and Soil* 204:243–254, 1998.

SIEVERDING, E. & OEHL, F. Revision of *Entrophospora* and description of *Kuklospora* and *Intraspora*, two new genera in the arbuscular mycorrhizal Glomeromycota. *Journal of Applied Botany and Food Quality* 80:69–81, 2006.

SIEVERDING, E. Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems. Eschborn. GTZ. 1991. 371p.

SILVA, F.S.B. Fase assimiótica, produção, infectividade e efetividade de fungos micorrízicos arbusculares (FMA) em substratos com adubos orgânicos. (Tese de doutorado). Recife. Universidade Federal de Pernambuco. 2006.

SILVA, F.S.B., YANO-MELO, A.M. & MAIA, L.C. Production and infectivity of inoculum arbuscular mycorrhizal fungi multiplied in a substrate supplemented with Tris-HCl buffer. *Brazilian Journal of Microbiology* 38:752–755, 2007.

SILVA, M.A., CAVALCANTE, U.M.T., SILVA, F.S.B., SOARES, S.A.G. & MAIA, L.C. Crescimento de mudas de maracujazeiro-doce (*Passiflora alata* Curtis) associadas a fungos micorrízicos arbusculares (Glomeromycota). *Acta Botanica Brasílica* 18:981–985, 2004.

SILVEIRA, S.V., SOUZA, P.V.D. & KOLLER, O.C. Influência de fungos micorrízicos arbusculares sobre o desenvolvimento vegetativo de porta-enxertos de abacateiro. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 37:303–309, 2002.

SIQUEIRA, J.O. & FRANCO, A.A. Biotecnologia do solo: fundamentos e perspectivas. Lavras. MEC, ABEAS, ESAL, FAEPE. 1988.

SIQUEIRA, J.O., COLOZZI-FILHO, A. & SAGGIN-JÚNIOR, O.J. Efeitos da infecção de plântulas de cafeeiro com quantidades crescentes de esporos do fungo endomicorrízico *Gigaspora margarita*. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 29:875–883, 1994.

SIQUEIRA, J.O., COLOZZI-FILHO, A., SAGGIN-JÚNIOR, O.J., GUIMARÃES, P.T.G. & OLIVEIRA, E. Crescimento de mudas e produção do cafeeiro sob influência de fungos micorrízicos e superfosfato. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 17:53–60, 1993.

SIQUEIRA, J.O., SYLVIA, D., GIBSON, J. & HUBBELL, D. Spores, germination, and germ tubes of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Canadian Journal of Microbiology* 31:965–997, 1985.

SMITH, S.E. & READ, D.J. Mycorrhizal symbiosis. 2ed. London. Academic Press. 1997.

SOARES, S.A.G., MARIANO, R.L.R., CAVALCANTE, U.M.T. & MAIA, L.C. Efeito de bactérias na germinação de fungos micorrízicos arbusculares e co-inoculação em mudas de abacaxizeiro. *Revista Caatinga* 22(2):31–38, 2009.

SUBRAMANIAN, K.S., CHAREST, C., DWYER, L.M. & HAMILTON, R.I. Arbuscular mycorrhizas and water relations in maize under drought stress at tasselling. *New Phytologist* 129:643–650, 1995.

SYLVIA, D.M. & WILLIAMS, S.E. Vesicular-arbuscular mycorrhizae and environment stress. In: ASA, CSSA, SSSA (Eds.) *Mycorrhizae in sustainable agriculture*. (ASA Special Publication, 54). 1992. pp.101–124.

SYLVIA, D.M., WILSON, D.O., GRAHAM, J.H., MADDOX, J.J., MILLNER, P., MORTON, J.B., SKIPPER, H.D., WRIGHT, S.F. & JARSTFER, A.G. Evaluation of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in diverse plants and soils. *Journal of Biology and Biochemistry* 25:705–713, 1993.

TRINDADE, A.V., SIQUEIRA, J.O. & ALMEIDA, F.P. Dependência micorrízica de variedades comerciais de mamoeiro. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 36(12):1485–1494, 2001.

VIERHEILIG, H., ALT-HUG, M., ENGEL-STREITWOLF, R., MÄDER, P. & WIEMKEN, A. Studies on the attractional effect of root exudates on hyphal growth of an arbuscular mycorrhizal fungus in a soil compartment-membrane system. *Plant and Soil* 203:137-144, 1998.

VOSATKA, M. & DODD, J.C. The role of different arbuscular mycorrhizal fungi in the growth of *Calamagrostis villosa* and *Deschampsia flexuosa*, in experiments with simulated acid rain. *Plant and Soil* 200:251-263, 1998.

WALKER, C. *Ambispora* and Ambisporaceae resurrected. *Mycological Research* 112:297-298, 2008.

WALKER, C., VESTBERG, M., DEMIRCIK, F., STOCKINGER, H., SAITO, M., SAWAKI, H., NISHMURA, I. & SCHUESSLER, A. Molecular phylogeny and a new taxa in the Archaeosporales (Glomeromycota): *Ambispora fennica* gen. sp. nov., Ambisporaceae fam. nov., and emendation of *Archaeospora* and Archaeosporaceae. *Mycological Research* 111:137-153, 2007.

ZAMBOLIM, L., REIS, M.A. & COSTA, L.M. Substratos para multiplicação de inóculo do fungo micorrízico vesículo-arbuscular *Glomus etunicatum*. *Fitopatologia Brasileira* 17:28-31, 1992.