



UNIVERSIDADE
ESTADUAL DE LONDRINA

ARTUR BERBEL LIRIO RONDINA

**INFLUÊNCIA DA SUCESSÃO E DA SAZONALIDADE NAS
INTERAÇÕES ENTRE RAÍZES E MICRORGANISMOS EM
ECOSSISTEMA DE FLORESTA ATLÂNTICA DO SUL DO
BRASIL**

Londrina
2017



UNIVERSIDADE
ESTADUAL DE LONDRINA



C A P E S



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO
CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

ARTUR BERBEL LIRIO RONDINA

**Influência da sucessão e da sazonalidade nas interações
entre raízes e microrganismos em ecossistema de Floresta
Atlântica do sul do Brasil**

Londrina
2017

ARTUR BERBEL LIRIO RONDINA

**INFLUÊNCIA DA SUCESSÃO E DA SAZONALIDADE
NAS INTERAÇÕES ENTRE RAÍZES E
MICRORGANISMOS EM ECOSSISTEMA DE
FLORESTA ATLÂNTICA DO SUL DO BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina como um dos requisitos à obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Waldemar Zangaro Filho

Co-orientador: Dr. Marco Antonio Nogueira

Londrina
2017

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UEL

Rondina, Artur Berbel Lirio .

Influência da sucessão e da sazonalidade nas interações entre raízes e microrganismos em ecossistema de Floresta Atlântica do sul do Brasil / Artur Berbel Lirio Rondina. - Londrina, 2017.
180 f.

Orientador: Waldemar Zangaro Filho.

Coorientador: Marco Antonio Nogueira.

Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, 2017.
Inclui bibliografia.

1. micorrizas arbusculares - Tese. 2. enzimas do solo - Tese. 3. biomassa e atividade microbiana no solo - Tese. 4. rizosfera - Tese. I. Zangaro Filho, Waldemar. II. Nogueira, Marco Antonio. III. Universidade Estadual de Londrina. Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas. IV. Título.



CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

DEFESA DE TESE DE DOUTORADO

Discente: Artur Berbel Lirio Rondina

Título: "Influência da sucessão e da sazonalidade nas interações entre raízes e microrganismos em ecossistema de Floresta Atlântica do sul do Brasil".

Data da Defesa: 10 de abril de 2017 – 8:30hs, na sala 08 do LABESC da Universidade Estadual de Londrina.

Banca Examinadora

Parecer

PRESIDENTE:

Dr. Waldemar Zangaro Filho

UEL

Aprovado

TITULARES

Dr. Halley Caixeta de Oliveira

UEL

Aprovado

Dr. José Marcelo Domingues Torezan

UEL

APROVADO

Dra. Mariângela Hungria da Cunha

EMBRAPA

APROVADO

Dr. Arnaldo Colozzi Filho

IAPAR

APROVADO

Parecer Final Aprovado

Dr. Waldemar Zangaro Filho

Dr. Halley Caixeta de Oliveira

Dr. José Marcelo Domingues Torezan

Dra. Mariângela Hungria da Cunha

Dr. Arnaldo Colozzi Filho

ARTUR BERBEL LIRIO RONDINA

**INFLUÊNCIA DA SUCESSÃO E DA SAZONALIDADE NAS
INTERAÇÕES ENTRE RAÍZES E MICRORGANISMOS EM
ECOSSISTEMA DE FLORESTA ATLÂNTICA DO SUL DO BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina como um dos requisitos à obtenção do título de Doutor em Ciências

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Waldemar Zangaro Filho
Universidade Estadual de Londrina - UEL

Dra. Mariangela Hungria
Empresa Brasileira de Pesquisa - EMBRAPA Soja

Dr. Arnaldo Colozzi Filho
Instituto Agrônomo do Paraná - IAPAR

Prof. Dr. Halley Caixeta de Oliveira
Universidade Estadual de Londrina - UEL

Prof. Dr. José Marcelo Domingues Torezan
Universidade Estadual de Londrina - UEL

Londrina, 10 de abril de 2017

Aos meus pais, Itamar e Creusa,
e à minha irmã, Débora
Dedico

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Itamar Rondina e Creusa Maria Berbel Lirio Rondina, e à minha irmã, Débora Berbel Lirio Rondina, pelo apoio, incentivo e amor;

Ao Prof. Dr. Waldemar Zangaro Filho, pela confiança, incentivo e orientação constantes, pela minha formação enquanto pesquisador e pela grande amizade durante todos os anos em que trabalhamos juntos;

Ao Dr. Marco Antonio Nogueira, pela oportunidade concedida a mim para desenvolver este estudo junto à Embrapa Soja, pela orientação, confiança e amizade;

À Dr.^a Mariângela Hungria, pelos ensinamentos, pela confiança, pelo exemplo pessoal e profissional e pela amizade;

Aos amigos do Laboratório de Biotecnologia do Solo da Embrapa Soja: Adalgisa R. Torres, Adriana P. da Silva, Amanda A. P. Rolla, Amaral M. Chibeba, André S. Nakatani, Andrey B. Cordeiro, Anna K. Grunvald, Bettina B. Marks, Biana H. Kuwano, Brenda C. Tonon, Carolina Honda, Dáfila S. L. Fagotti, Douglas F. Gomes, Eduara Ferreira, Fabiane Paulitsch, Fernanda S. Terassi, Francine C. de Andrade, Jackson S. Gundi, Jakeline R. M. Delamuta, Jesiane S. S. Batista, João A. P. Pelaquim, Josiane Fukami, Julia L. F. Abrantes, Leandro D. Tullio, Letícia C. Babujia, Ligia M. O. Chueire, Luisa C. F. Helene, Maira R. Costa, Marcos J. de Luca, Marcos Vinicios C. Garcia, Maria Rosa Jacobina, Mariana S. Santos, Michele B. dos Santos, Pablo C. Sanchez, Paula Cerezini, Rebeca F. Dall'Agnol, Renan A. Ribeiro, Renata C. de Souza, Rinaldo B. Conceição, Talita M. Nogueira, Vitor C. do Nascimento, Vivian N. M. Cervantes e Walkyria Neiverth, pelos conhecimentos (científicos e não científicos) construídos e compartilhados, por nossa boa convivência diária e pelos cafés. Agradeço, sobretudo, à Brenda, à Carolina, à Biana e à Vivian, pelo auxílio na execução da parte prática deste estudo;

Aos amigos do Laboratório de Micorrizas da UEL: Luis E. A. M. Lescano, Enio M. Matsuura e Bianca M. Silva, pelos ensinamentos trocados, pelo auxílio nas coletas de solo e pela amizade. Também agradeço à Priscila B. de Souza, à Leila V. Rostirola e ao Ricardo A. Alves, por me ensinarem muito sobre raízes e micorrizas quando entrei no laboratório, em meados de 2008;

Ao Prof. Dr. Galdino Andrade Filho e à Prof.^a Dr.^a Martha Viviana T. Cely, pela ajuda com os microrganismos cultiváveis e pela amizade;

Aos professores Drs. José Antonio Pimenta e Admilton Gonçalves de Oliveira Junior, e à Prof.^a Dr.^a Renata Stolf Moreira, pelas valiosas contribuições no meu exame de qualificação;

Ao Valdecir Aparecido de Castilho, ao Edson Mendes Francisco e ao Aparecido de Souza, pela ajuda na coleta dos solos;

Ao Prof. Dr. Osmar Rodrigues Brito e à equipe do Laboratório de Solos da Universidade Estadual de Londrina, pelo auxílio técnico e pela disponibilização dos espaços, equipamentos e reagentes necessários para a análise dos nutrientes nos solos;

A todos os professores da Universidade Estadual de Londrina que contribuíram para minha formação. Em especial, agradeço à Ana Lúcia Dias, à Ana Odete Santos Vieira, ao André Celligoi, à Ângela Teresa Silva e Souza, ao Carlos Eduardo Alvarenga Julio, à Claudia Bueno dos Reis Martinez, ao Edmilson Bianchini, ao Francisco Striquer Soares, ao Galdino Andrade Filho, ao José Antonio Pimenta, ao José Eduardo Lahoz da Silva Ribeiro, ao José Marcelo Domingues Torezan, à Leda Maria Koelblinger Sodré, à Lucia Giuliano Caetano, ao Luciano Aparecido Panagio, ao Luis dos Anjos, à Márcia Cristina Furlaneto, ao Marco Antonio Nogueira, à Maria Antonia Pedrine Colabone Celligoi, ao Mário Luis Orsi, ao Moacyr Eurípedes Medri, ao Oscar Akio Shibatta, ao Rogério Fernandes de Souza, à Silvia Helena Sofia, à Silvia Ponzoni, à Sirlei Terezinha Bennemann, ao Valdir Zucareli, à Virgínia Iara de Andrade Maistro e ao Waldemar Zangaro Filho;

Ao Adriano A. de Paula, ao Anderson K. Calzavara, ao Denis K. Caneshiro, ao Henrique M. de Oliveira, ao Diego A. Z. Garcia, ao Lucas R. Jarduli, ao Marcelo H. S. Yabu e ao Mario R. C. Meira Filho, por nossa amizade e companheirismo. Agradeço, em especial, ao Anderson, por também ter me auxiliado nas análises químicas dos solos;

Ao Instituto Ambiental do Paraná (IAP), pela permissão concedida para a realização das coletas no Parque Estadual Mata dos Godoy;

À Fundação de Apoio à Pesquisa e ao Desenvolvimento do Agronegócio (Fapeagro) e à Fundação de Apoio à Pesquisa e ao Desenvolvimento (FAPED), pelo fornecimento de recursos para a compra de materiais de laboratório e para a participação em congressos científicos;

À Embrapa Soja, pela oportunidade de estágio, pelas condições oferecidas para o desenvolvimento de habilidades e atividades propostas em meu projeto e pelo conhecimento técnico-científico que adquiri na empresa;

À CAPES, pela bolsa de estudos concedida;

À Universidade Estadual de Londrina, pela minha formação profissional e parte de minha formação pessoal,

Muito obrigado!

Rondina, Artur Berbel Lirio. **Influência da sucessão e da sazonalidade nas interações entre raízes e microrganismos em ecossistema de Floresta Atlântica do sul do Brasil**. 2017. 181 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2017.

RESUMO

As raízes finas compreendem uma fração importante da biomassa dos ecossistemas, e sua morfologia, fisiologia e interação com microrganismos influenciam a capacidade de aquisição de nutrientes pelas plantas. A sazonalidade pode afetar a produção e as características morfológicas das raízes finas, bem como suas interações com os microrganismos do solo. Nesta tese, objetivou-se analisar a influência da sucessão ecológica e da sazonalidade na produção e morfologia de raízes finas, na interação das raízes com fungos micorrízicos arbusculares (FMA) e com microrganismos da rizosfera e na formação de zonas de acúmulo/depleção de nutrientes na rizosfera em um ecossistema de Floresta Estacional Semidecidual do sul do Brasil. Quatro áreas foram estudadas: uma área de gramíneas e uma área de vegetação arbustiva, representando os estádios iniciais da sucessão, e uma floresta secundária e uma floresta madura, representando os estádios tardios. No primeiro estudo, testou-se a hipótese de que plantas apresentam diferentes estratégias para obtenção de nutrientes do solo ao longo da sucessão. Foram coletadas raízes finas para determinação dos comprimentos total e específico, diâmetro, densidade do tecido, incidência e comprimento de pelos absorventes e colonização por FMA. Solos rizosférico e não rizosférico foram obtidos para análise do carbono (CBM) e nitrogênio (NBM) da biomassa microbiana, respiração basal, C total, C lábil, teores de N, P, K, Ca e Mg e quantificação de microrganismos quimioheterotróficos de diferentes grupos funcionais. Raízes finas com maior colonização micorrízica, maior comprimento específico e maior incidência de pelos absorventes longos foram obtidas nas áreas em início de sucessão, onde houve zonas de depleção de nutrientes na rizosfera. Nas fases tardias da sucessão, as raízes finas exibiram menores taxas de colonização por FMA, maior diâmetro e densidade do tecido. Na rizosfera das florestas, houve maiores teores de C lábil, elevados CBM, NBM, respiração basal, número de microrganismos quimioheterotróficos e zona de acúmulo de nutrientes. No segundo estudo, objetivou-se analisar a influência da sazonalidade na produção de raízes finas, na interação das plantas com FMA e com microrganismos da rizosfera e na formação de zonas de acúmulo/depleção de nutrientes na rizosfera ao longo da sucessão. Dois períodos sazonais foram identificados: primavera-verão, com maior temperatura, pluviosidade e comprimento do dia, e outono-inverno. Foi determinada a massa seca e a taxa de colonização micorrízica das raízes finas. Nos solos rizosféricos e não rizosféricos, foram determinados CBM, NBM, respiração basal, taxas de amonificação e nitrificação, atividade da celulase, glutaminase e fosfatases ácida e alcalina, diversidade metabólica da comunidade microbiana e teores de C total, C lábil, N, P, K, Ca, Mg, Fe, Cu, Zn e Mn. Com o avanço da sucessão, a massa de raízes finas aumentou e a colonização micorrízica diminuiu. Nas fases iniciais da sucessão, poucas diferenças foram verificadas entre solo rizosférico e não rizosférico para biomassa, atividade e diversidade metabólica microbiana. Nas florestas, o solo rizosférico exibiu maiores valores de C lábil, CBM, NBM, respiração basal, taxa de amonificação, atividade da glutaminase e das fosfatases ácida e alcalina do que o solo não rizosférico. Nas áreas em início de sucessão, a massa de raízes e a colonização micorrízica foram menores no outono-inverno do que na primavera-verão. No solo rizosférico, o teor de C lábil, a biomassa e atividade dos microrganismos também foram menores no outono-inverno. Houve zona de acúmulo de N, K,

Mg e Fe neste período, enquanto que na primavera-verão houve zona de depleção. Nas florestas, a sazonalidade não alterou a massa de raízes e a colonização micorrízica. No solo rizosférico, a sazonalidade pouco influenciou os teores de C lábil, a biomassa e a atividade de microrganismos. Zonas de acúmulo de nutrientes ocorreram em ambos os períodos sazonais. As diferentes estratégias de obtenção de nutrientes exibidas pelas plantas dos estádios sucessionais distintos, e a influência da sazonalidade sobre elas, foram relacionadas com as características típicas das espécies de plantas, e com características dos ambientes em que ocorrem.

Palavras-chave: Biomassa microbiana. Carbono lábil. Enzimas do solo. Micorrizas arbusculares. Respiração microbiana. Rizosfera.

Rondina, Artur Berbel Lirio. **Influence of succession and seasonality on the interactions between roots and microorganisms in Atlantic Rainforest ecosystem of Southern Brazil.** 2017. 181 p. Thesis (Doctorate in Biological Sciences) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2017.

ABSTRACT

Fine roots are an important component of ecosystems biomass, and fine-roots morphology, physiology and interaction with microorganisms influence the capacity of nutrient uptake by plants. Seasonality can affect fine-roots production and morphology, as well as the interactions between roots and soil microbial community. In this thesis, we aimed to analyze the influence of succession and seasonality on the fine-roots production and morphology, on the interactions of roots with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and with rhizospheric microorganisms, and on the formation of nutrient accumulation/depletion zones in rhizosphere in a Semideciduous Seasonal Forest ecosystem of Southern Brazil. Four areas were studied: a grassland and a shrub vegetation, representing the early successional stages, and a secondary forest and a mature forest, representing the late successional stages. In the first study, we tested the hypothesis that plants exhibit different strategies for nutrient acquisition over the ecological succession. Fine roots were sampled to assess total- and specific-root lengths, diameter, tissue density, root-hairs length and incidence, and AMF-root colonization. Rhizospheric and bulk soils were sampled to assess carbon (CMB) and nitrogen (NMB) of microbial biomass, soil basal respiration, concentration of total C, labile C, N, P, K, Ca and Mg and number of chemoheterotrophic microorganisms of distinct functional groups. High AMF-root colonization and fine roots with higher specific length and higher incidence of longer root hairs were associated to plants of early successional areas, where nutrient depletion zones were detected in rhizosphere. In late successional areas, fine roots exhibited lower AMF-root colonization, higher diameter and tissue density. In the rhizosphere of plants of forests, there was higher amount of labile C, higher values of CMB, NMB, soil basal respiration, number of chemoheterotrophic microorganisms and nutrient accumulation zones. In the second study, we aimed to analyze the influence of seasonality on the fine-roots production, on the interaction of plants with AMF and with rhizosphere microorganisms, and on the formation of nutrient accumulation/depletion zones in rhizosphere over succession. Two seasonal periods were considered: spring-summer, with higher temperature, rainfall and day length, and fall-winter. Fine-roots dry mass and AMF-root colonization were assessed. Rhizospheric and bulk soils were sampled to assess CMB, NMB, basal respiration, ammonification and nitrification rates, activity of cellulase, glutaminase, acid and alkaline phosphatases, metabolic diversity of microbial community and concentration of total C, labile C, N, P, K, Ca, Mg, Fe, Cu, Zn and Mn. Fine-root mass increased and AMF-root colonization decreased over succession. In the early-successional areas, few differences were verified between rhizospheric and bulk soils for microbial biomass, activity and metabolic diversity. In the forests, rhizospheric soil exhibited higher values of labile C, CMB, NMB, basal respiration, ammonification rate and activity of glutaminase and acid and alkaline phosphatases than bulk soil. In the early-successional areas, fine-root mass and AMF-root colonization were lower in fall-winter than in spring-summer. In the rhizospheric soil, labile C amount and microbial biomass and activity were also lower in fall-winter. Accumulation zones of N, K, Mg and Fe were detected in rhizosphere during this period, whereas nutrient depletion zones were detected during spring-summer. In the forests, seasonality did not affect fine-root mass and AMF-root colonization. Seasonality had little influence on the amount of labile C and on the microbial biomass and activity. Nutrient accumulation zones were detected in both seasonal periods. The different strategies for nutrient acquisition exhibited by plants of distinct stages of succession, as well as the influence of seasonality on them, were

related to the typical characteristics of the plant species, and to the characteristics of the environments where they occur.

Keywords: Arbuscular mycorrhizas. Labile carbon. Microbial biomass. Microbial respiration. Rhizosphere. soil enzymes.

SUMÁRIO

| | |
|--|-----|
| Introdução geral | 10 |
| Revisão bibliográfica | 12 |
| Raízes finas..... | 12 |
| Micorrizas arbusculares..... | 21 |
| Biomassa, atividade e diversidade microbiana na rizosfera..... | 37 |
| Referências | 51 |
| Capítulo 1 – A morfologia das raízes e suas interações com microrganismos são modificadas pelas plantas ao longo da sucessão como estratégias para obtenção de nutrientes | 80 |
| Introdução..... | 83 |
| Metodologia..... | 85 |
| Resultados..... | 91 |
| Discussão..... | 97 |
| Referências | 103 |
| Lista de figuras | 113 |
| Lista de apêndices..... | 124 |
| Capítulo 2 – Influência da sazonalidade na produção de raízes e suas interações com microrganismos ao longo da sucessão em ecossistema de Floresta Atlântica do sul do Brasil | 128 |
| Introdução..... | 133 |
| Metodologia..... | 135 |
| Resultados..... | 142 |
| Discussão..... | 148 |
| Referências | 158 |
| Lista de tabelas | 170 |
| Lista de figuras | 173 |
| Conclusão geral | 182 |
| Lista de anexos | 184 |

Introdução geral

As raízes finas são responsáveis pela absorção de água e nutrientes do solo pelas plantas (Comas et al. 2002), e uma fração significativa do C assimilado via fotossíntese é investida na produção destas raízes (Moser et al. 2011). Espécies de plantas de diferentes estádios da sucessão ecológica tropical apresentam diferenças significativas nas características morfológicas de suas raízes finas. Plantas das fases iniciais da sucessão exibem raízes finas com elevados comprimentos total e específico, pequeno diâmetro, e elevada incidência e comprimento de pelos absorventes, enquanto que plantas das fases tardias da sucessão apresentam raízes finas com baixos comprimentos total e específico, grande diâmetro e baixa incidência e comprimento de pelos absorventes (Zangaro et al. 2005, 2012a, 2014). Isto demonstra que as plantas das fases iniciais utilizam mais eficientemente o C para a produção de raízes finas com maior eficiência morfológica de exploração do solo e de absorção de água e nutrientes do que as plantas das fases tardias da sucessão (Comas e Eissenstat 2004). As diferentes morfologias dos sistemas de raízes finas estão relacionadas com as diferentes demandas nutricionais intrínsecas das plantas dos estádios sucessionais distintos, que são maiores nas espécies iniciais do que nas espécies tardias (Zangaro et al. 2005, 2007).

As interações entre raízes e microrganismos do solo influenciam a capacidade de absorção de nutrientes pelas plantas, a produtividade primária dos ecossistemas e a diversidade e a funcionalidade das comunidades ao longo da sucessão (Kardol et al. 2006; León et al. 2016). Parte do C investido no sistema de raízes é utilizada para a manutenção da simbiose com fungos micorrízicos arbusculares (FMA) e parte é exsudada na rizosfera (Farrar et al. 2003). Os FMA aumentam o volume de solo explorado e a absorção de nutrientes pelas plantas, pois suas hifas exploram o solo além da zona de depleção de nutrientes formada ao redor das raízes, que é maior quanto maior a demanda nutricional da planta e a razão área/volume do sistema de raízes finas (Schachtman et al. 1998; Smith e Read 2008; Smith e Smith 2011). Plantas dos diferentes estádios

da sucessão exibem relações distintas com os FMA. Espécies das fases iniciais apresentam maiores taxas de colonização micorrízica nas raízes e maior dependência dos FMA para sobreviver, crescer (Zangaro et al. 2000, 2003, 2007) e se reproduzir (Rondina et al. 2014) do que as espécies dos estádios tardios. A exsudação de C pelas raízes na rizosfera proporciona aumento da quantidade, diversidade e atividade de microrganismos de vários grupos funcionais, os quais mineralizam, imobilizam e solubilizam nutrientes, fixam N₂ atmosférico e, desse modo, afetam a disponibilidade de nutrientes passíveis de absorção pelas plantas (Bais et al. 2006; Kuzyakov e Blagodatskaya 2015). A atividade e a estrutura das comunidades microbianas da rizosfera podem ser influenciadas pela associação das plantas com os FMA, uma vez que estes fungos demandam grande quantidade de fotoassimilados das plantas hospedeiras e podem alterar a quantidade e a qualidade dos exsudatos das raízes (Jones et al. 2004; Marschner e Timonen 2006; Kaiser et al. 2015).

A sazonalidade influencia a produção e a morfologia de raízes finas (Zangaro et al. 2013, 2014), a relação das plantas com FMA (Zangaro et al. 2013), a exsudação de C pelas raízes e a composição e atividade da comunidade microbiana na rizosfera (Marschner et al. 2002; Koranda et al. 2013). As alterações sazonais destes atributos, em boa parte dos casos, estão relacionadas com as modificações na fisiologia e no ciclo de vida das plantas em função da temperatura, pluviosidade, irradiância e umidade do solo (Jones et al. 2004, 2009). No período sazonal com menores temperaturas, irradiância e precipitação pluvial, as plantas exibem menor taxa fotossintética e menor demanda nutricional, o que resulta em diminuição na produção de raízes, no comprimento e incidência de pelos absorventes (Zangaro et al. 2014), na colonização micorrízica (Zangaro et al. 2013, 2014), na exsudação de compostos orgânicos pelas raízes e na biomassa e atividade microbiana na rizosfera (Marschner et al. 2002; Koranda et al. 2013; Liu et al. 2014). Variações sazonais na produção e morfologia de raízes finas e na colonização por FMA foram observadas especialmente em comunidades em estádios iniciais da sucessão (Zangaro et al.

2013, 2014), as quais são mais sensíveis a variações no ambiente do que comunidades em estádios tardios, pois são compostas por espécies de planta de ciclo de vida curto e apresentam menor diversidade de nichos ecológicos (Helmus et al. 2010; Bhaskar et al. 2014).

Existem poucos estudos que analisam características de raízes finas e suas interações com os microrganismos do solo, bem como a influência da sazonalidade sobre elas, ao longo da sucessão tropical. Tais informações aumentam a compreensão da dinâmica dos nutrientes e podem auxiliar na elaboração de modelos preditivos de alterações nos ciclos biogeoquímicos e na produtividade primária dos ecossistemas em um contexto de mudanças no clima (Treseder et al. 2012; Warren et al. 2015). Neste estudo, objetivou-se analisar a influência da sucessão ecológica e da sazonalidade na produção e morfologia de raízes finas, na interação das raízes com FMA e com microrganismos da rizosfera e na formação de zonas de acúmulo ou depleção de nutrientes na rizosfera em ecossistema de Floresta Estacional Semidecidual do sul do Brasil.

Revisão bibliográfica

Raízes finas

As raízes são um dos principais componentes da biomassa das florestas e desempenham papéis críticos na dinâmica do C nestes ecossistemas (Malhi et al. 2011; Raich et al. 2014). Uma fração significativa do C fixado fotossinteticamente pelas plantas é transferida para as raízes, podendo exceder a fração alocada para a parte aérea (Moser et al. 2011). Estima-se que de 22% a 63% da produtividade primária bruta das florestas pode ser alocada para as raízes (Litton et al. 2007). Este fluxo de C regula os principais processos que ocorrem no solo e influencia a produtividade e os ciclos biogeoquímicos nos ecossistemas (Jones et al. 2009; Comas et al. 2012; Raich et al. 2014). Apesar disso, as raízes são pouco estudadas e sub-representadas em modelos de processos ecossistêmicos, o que limita a capacidade preditiva de respostas do ecossistema a mudanças ambientais e a práticas de manejo (Treseder et al. 2012; Warren et al. 2015). De fato, é

mais difícil estudar a dinâmica das raízes do que de órgãos da parte aérea, uma vez que raízes crescem no solo e não são produzidas e eliminadas no final de sua vida útil como entidades, mas progressivamente nos segmentos mais distais do sistema de raízes (Xia et al. 2010).

Em estudos sobre o sistema de raízes, é necessário distinguir raízes grossas de raízes finas, visto que suas funções diferem substancialmente. Raízes grossas, com diâmetro maior do que 2 mm, são responsáveis pela fixação e estabilização da planta no substrato e pelo transporte e armazenamento de água, nutrientes e compostos orgânicos (Fitter 2002; McCormack et al. 2015). Raízes finas, com diâmetro menor ou igual a 2 mm, são responsáveis pela absorção de água e nutrientes (Comas et al. 2002), são as partes mais distais do sistema de raízes e são mais plásticas e efêmeras do que as raízes grossas (Fitter 2002; McCormack et al. 2015). Embora existam outros sistemas de classificação funcional das raízes, com base, por exemplo, na ordem de ramificação, a classificação entre raízes grossas e finas ainda é vantajosa, pois é rápida, pouco laboriosa e permite a comparação entre raízes funcionalmente similares (McCormack et al. 2015).

Normalmente, as raízes grossas são encontradas em maior número nas camadas mais profundas do solo, o que está relacionado com a sua função de sustentação da planta no substrato (Fitter 2002; Gregory et al. 2003). Diferentemente, as raízes finas são encontradas em maior densidade nas camadas superiores do solo, principalmente entre 0–10 cm, onde também ocorre a maior disponibilidade de nutrientes (Hertel et al. 2003; Jaramillo et al. 2003; Hodge 2004; Zangaro et al. 2008). Em um estudo sobre a distribuição de raízes em três florestas maduras, três florestas secundárias e três áreas de pastagem localizadas em uma região quente e úmida do México, Jaramillo et al. (2003) verificaram que, nas florestas secundárias e maduras, a quantidade de raízes finas nas camadas superiores do solo (entre 0–10 cm de profundidade) foi semelhante à quantidade de raízes grossas. Porém, em camadas mais profundas do solo (entre 10–20 cm, 20–30 cm e 30–40 cm de profundidade) as raízes grossas representaram uma fração maior da produção total de raízes. Nas áreas de pastagem, as raízes finas também foram mais concentradas nas camadas

superiores do solo, e corresponderam à maior fração da biomassa total de raízes nestas áreas. Em fragmentos maduros de Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas e Montana da Mata Atlântica, mais de 80% das raízes coletadas entre 0–5 cm de profundidade eram raízes finas (Rosado et al. 2011). Em diferentes estádios da sucessão (área de gramíneas, floresta secundária e floresta madura) do Pantanal brasileiro, de uma Floresta Estacional Semidecidual do sul do Brasil e de uma Floresta de Araucária, houve maior quantidade de raízes finas entre 0–10 cm do que entre 10–20 cm de profundidade do solo (Zangaro et al. 2012a). Hertel et al. (2003), estudando uma floresta madura, uma floresta secundária com 40 anos de idade e uma floresta secundária com 15 anos de idade na Costa Rica, observaram que, na floresta madura, a densidade de raízes finas foi maior na camada superficial do solo rica em matéria orgânica, que foi duas a quatro vezes mais espessa do que nas florestas secundárias, onde a maior densidade de raízes foi observada nas camadas superficiais do solo e com menor teor de matéria orgânica. Sayer et al. (2006) também verificaram grande quantidade de raízes finas em camadas superficiais do solo contendo material orgânico. Muthukumar et al. (2003), analisando a produção de raízes finas e raízes grossas em floresta tropical madura no sudoeste da China, verificaram que o diâmetro das raízes finas foi aproximadamente 36% maior na profundidade de 10–20 cm em relação à camada de 0–10 cm do solo. De modo semelhante, o diâmetro das raízes grossas foi 40% maior na camada de 10–20 cm do que na camada mais superficial do solo, demonstrando que uma mesma categoria funcional de raízes pode apresentar modificações em espessura em profundidades diferentes.

Raízes finas contribuem menos do que raízes grossas para a biomassa total do sistema de raízes (Vogt et al. 1998), embora possam corresponder a mais de 25% da biomassa vegetal total (Cairns et al. 1997). Estudos sobre a produção de raízes finas em florestas tropicais têm apresentado resultados distintos. Sayer et al. (2006), estudando um fragmento maduro de floresta tropical no Panamá, observaram que a biomassa de raízes finas entre 0–50 cm de profundidade do solo foi de aproximadamente 110 g m⁻². Nos primeiros 30 cm de profundidade do solo, a biomassa

de raízes finas pode atingir até 875 g m⁻² em Floresta Ombrófila Densa Montana e 334 g m⁻² em Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas no Brasil (Rosado et al. 2011). Em três fragmentos maduros de floresta tropical da Venezuela, Priess et al. (1999) encontraram biomassa de raízes finas de até 2000 g m⁻² entre 0–10 cm de profundidade do solo. A idade, a posição latitudinal, a altitude e a diversidade de espécies de plantas dos fragmentos florestais, associadas à precipitação pluvial e às propriedades químicas e físicas do solo, explicariam a variação observada na produção de raízes finas em florestas tropicais maduras de diferentes partes do mundo (Cairns et al. 1997; Vogt et al. 2006).

A biomassa de raízes finas aumenta no solo com o avanço da sucessão ecológica (Hertel et al. 2003; Jaramillo et al. 2003; Muthuumar et al. 2003; Zangaro et al. 2008, 2012a, 2013, 2014), acompanhando o aumento do teor de matéria orgânica, da ciclagem de nutrientes e da qualidade do solo (Cairns et al. 1997). Na Costa Rica, a biomassa de raízes finas na camada de 0–10 cm de profundidade do solo em uma floresta madura (1128 g m⁻²) foi maior do que em uma floresta secundária com 40 anos de idade (337 g m⁻²) e uma floresta secundária com 15 anos de idade (31 g m⁻²) (Hertel et al. 2003). Muthukumar et al. (2003) verificaram que a biomassa de raízes finas na camada de 0–10 cm de profundidade do solo foi de 1.95 mg cm⁻³ solo, em uma floresta secundária de 40 anos de idade, e de 2.35 mg cm⁻³ solo, em uma floresta madura do sudoeste da China. Na Floresta Estacional Semidecidual (Zangaro et al. 2008, 2012a, 2013, 2014), no Pantanal e na Floresta de Araucária (Zangaro et al. 2012a), a biomassa de raízes finas na camada de 0–10 cm de profundidade do solo foi menor em áreas em início de sucessão colonizadas por espécies herbáceas, especialmente gramíneas, e arbustivas do que em florestas secundárias e maduras. A biomassa das raízes finas variou entre 1.1–2.0 mg cm⁻³ solo nos estádios iniciais da sucessão, e entre 1.8–3.4 mg cm⁻³ solo nas florestas (Zangaro et al. 2008, 2012a, 2013, 2014).

Variações sazonais da irradiância (Fitter et al. 1998; Edwards et al. 2004), da temperatura (Pregitzer et al. 2000; Comas et al. 2012) e do potencial hídrico do solo (McCormack e Guo 2014)

afetam a taxa de produção de raízes. A biomassa de raízes finas nos primeiros 30 cm de profundidade do solo de um fragmento maduro de Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas foi 34.5% maior na estação seca do que na estação chuvosa. O mesmo padrão foi obtido em um fragmento maduro de Floresta Ombrófila Densa Montana, onde a biomassa de raízes finas na estação seca foi 48.4% maior do que na estação chuvosa (Rosado et al. 2011). Zangaro et al. (2013, 2014) verificaram que a biomassa de raízes finas não apresentou modificações sazonais em áreas em estádios tardios da sucessão da Floresta Estacional Semidecidual, enquanto que em áreas em estádios iniciais da sucessão, a biomassa de raízes finas foi menor no período menos favorável ao crescimento vegetal, com menor pluviosidade, dias mais curtos e temperaturas mais baixas. Entretanto, a biomassa é pouco eficaz, quando considerada isoladamente, para avaliar a dinâmica das raízes finas de maneira precisa, uma vez que alterações na morfologia e na distribuição destas raízes em função das propriedades do solo ou de modificações climáticas podem ocorrer sem que haja modificações na biomassa (Hodge 2004).

O arranjo morfológico tridimensional do sistema de raízes finas, determinado pela densidade, comprimento, espessura e distribuição das raízes finas, e pela incidência e comprimento de pelos absorventes, é o que define a capacidade de exploração do solo e de absorção de nutrientes pela planta (Peterson e Farquhar 1996; Hodge 2004; Comas et al. 2012; Orman-Ligeza et al. 2013). O sistema de raízes finas apresenta elevada plasticidade, exibindo alterações morfológicas e fisiológicas em função da disponibilidade de luz e da temperatura do ambiente (Ericsson et al. 1996; Pregitzer et al. 2000), do pH, do grau de compactação (Haling et al. 2010, 2011; Nosalewicz e Lipiec 2014), do potencial hídrico e da disponibilidade de nutrientes no solo (Ericsson et al. 1996; McCormack e Guo 2014; Giehl e von Wirén 2014). Em ecossistemas naturais e agrossistemas, a habilidade da planta em aclimatar seu sistema de raízes em resposta a alguma modificação do meio, de modo a absorver rapidamente e eficientemente os nutrientes, pode determinar sua produtividade e seu sucesso competitivo e reprodutivo (Giehl e von Wirén 2014).

Os solos são heterogêneos e a disponibilidade de nutrientes varia tanto em escala espacial quanto temporal (Jackson e Cadwell 1993; Farley e Fitter 1999). Por exemplo, em áreas representativas de diferentes estádios da sucessão ecológica tropical e distantes, no máximo, 15 km entre si, a disponibilidade de P, Ca e K aumentou na camada entre 0–5 cm de profundidade do solo com o avanço da sucessão (Zangaro et al. 2014). Em uma mesma profundidade do solo de um campo agrícola, a concentração de amônio variou até duas vezes entre pontos distantes 4 m entre si, enquanto que a de nitrato variou até quatro vezes (Lark et al. 2004). A atuação constante de processos como deposição de material orgânico, intemperismo, deposição atmosférica, lixiviação e ciclagem biológica dos nutrientes resulta na formação de gradientes verticais e horizontais dos nutrientes no solo (Giehl e von Wirén 2014). A interação dos nutrientes entre si e com outros constituintes do solo (p. ex. matéria orgânica, argila e biomassa microbiana) também contribui para a heterogeneidade nutricional do solo. As respostas morfológicas e fisiológicas do sistema de raízes finas a essa heterogeneidade frequentemente incluem modificações na área de interação entre as raízes e o solo, ou seja, no comprimento total e específico, no diâmetro, na incidência e no comprimento de pelos absorventes (Eissenstat 1992; Fitter 2002; Comas e Eissenstat 2004; Comas et al. 2012; Haling et al. 2013; Giehl et al. 2014; Haling et al. 2016), na expressão de genes de proteínas transportadoras de nutrientes da epiderme (Gruber et al. 2013) e na exsudação de compostos orgânicos que disponibilizam nutrientes imobilizados no solo (Jones 1998). Deficiências nutricionais na planta também resultam em alterações nutriente-específicas na morfologia das raízes finas, o que reflete um controle sistêmico do estado nutricional da planta sobre as características do sistema de raízes (Gruber et al. 2013; Giehl et al. 2014).

Quando a fertilidade do solo é baixa, as raízes finas comumente apresentam muitas ramificações (Holdaway et al. 2011), elevado comprimento específico (Comas e Eissenstat 2004; Haling et al. 2016; Kramer-Walter et al. 2016), pequeno diâmetro (Eissenstat 1992) e elevada incidência de pelos absorventes (Haling et al. 2013). Elevado comprimento específico permite a

exploração de maior volume de solo e a aquisição de maior quantidade de nutrientes por unidade de C investida na construção de raízes finas (Comas e Eissenstat 2004; Comas et al. 2012; Kramer-Walter et al. 2016). Raízes finas com pequeno diâmetro e elevada ramificação podem proliferar em microssítios do solo com maior disponibilidade de nutrientes, especialmente daqueles de menor mobilidade, como o P (Peterson e Farquhar 1996; Holdaway et al. 2011). O aumento da incidência e do comprimento de pelos absorventes possibilita que as plantas explorem mais intensivamente as regiões do solo colonizadas pelas raízes (Haling et al. 2013) e é mais efetivo em aumentar a superfície de contato entre raízes e o solo do que o aumento da ramificação das raízes finas (Giehl e von Wirén 2014).

O aumento da incidência e comprimento de pelos absorventes nas raízes finas pode ocorrer em resposta à deficiência de diversos nutrientes, como P, K, N, Mg, Fe, Zn e Mn (Schmidt e Schikora 2001; Müller e Schmidt 2004; Yang et al. 2008; Jung et al. 2009; Niu et al. 2014). Embora, para a maioria destes nutrientes, os mecanismos envolvidos no estímulo da produção de pelos absorventes sejam pouco compreendidos, a maneira como a formação destes pelos é induzida pela deficiência de P foi objeto de alguns estudos. Uma maior incidência de pelos absorventes em condições de deficiência de P resulta da diferenciação ectópica das células da epiderme em pelos (Müller e Schmidt 2004). Mais recentemente, em um estudo com *Arabidopsis thaliana*, foi demonstrado que a deficiência de P estimula a expressão de genes nas raízes (*ECT1*) que aumentam a incidência de pelos absorventes ao reduzir o alongamento longitudinal das células da epiderme e estimulando a diferenciação destas células em pelos (Savage et al. 2013).

As comunidades de plantas dos diferentes estádios da sucessão tropical exibem exigências nutricionais distintas, e as características morfológicas das raízes finas são adaptadas para cada demanda particular. As raízes finas das comunidades iniciais apresentam morfologia típica para um elevado potencial de exploração do solo e absorção de nutrientes, diferentemente das raízes finas das comunidades tardias, que exibem morfologia característica para um baixo potencial de

aquisição de recursos (Zangaro et al. 2008, 2012a, 2014). Plantas herbáceas e arbóreas do início da sucessão apresentam raízes finas com elevados comprimentos total e específico, pequeno diâmetro, baixa densidade do tecido e elevada incidência de pelos absorventes longos (Zangaro et al. 2005, 2008, 2014). Tais características são importantes para garantir suas elevadas demandas nutricionais (Zangaro et al. 2007; Lusk et al. 2008), altas taxas de crescimento (Zangaro et al. 2003; Rondina et al. 2014), altas taxas metabólicas e elevadas taxas fotossintéticas (Santiago e Wright 2007), especialmente nos solos de baixa fertilidade que frequentemente ocorrem no início da sucessão (Zangaro et al. 2012a). Ao contrário, espécies arbóreas das fases tardias da sucessão apresentam raízes com baixos comprimentos total e específico, grande diâmetro, tecidos densos e baixa incidência e comprimento de pelos absorventes, o que é condizente com suas baixas demandas nutricionais (Zangaro et al. 2007; Lusk et al. 2008), baixas taxas de crescimento (Zangaro et al. 2003), baixas taxas fotossintéticas e baixas taxas metabólicas (Santiago e Wright 2007). Além disso, os solos das áreas em estádios tardios da sucessão comumente apresentam maior disponibilidade de nutrientes, o que permite que as demandas nutricionais das plantas sejam atendidas mesmo com um sistema de raízes finas com baixo potencial de absorção (Zangaro et al. 2008, 2012a, 2014). O elevado diâmetro e a alta densidade do tecido das raízes finas das plantas de fases tardias da sucessão contribuem para aumentar a resistência a herbívoros e a patógenos, o que é vantajoso nas florestas, onde o custo de C para a regeneração de raízes finas é alto devido à forte competição por luz, especialmente no subosque (Coley 1993; Kitajima 1994). Ainda, raízes finas mais grossas e resistentes conferem maior vantagem às espécies de plantas tardias da sucessão, em comparação com as espécies iniciais, na competição por espaço e recursos do solo com plantas que produzem sistemas de raízes extensos e densos, como as gramíneas africanas invasoras (Zangaro et al. 2016).

Em um estudo realizado em quatro áreas em diferentes estádios da sucessão de um ecossistema de Floresta Estacional Semidecidual do sul do Brasil (área de gramíneas, capoeira,

floresta secundária e floresta madura), Zangaro et al. (2014) notaram que a sazonalidade afetou as características morfológicas e fisiológicas das raízes finas em todas as comunidades. O comprimento total das raízes finas, a incidência e o comprimento dos pelos absorventes foram menores no período sazonal frio e seco, menos favorável para o crescimento das plantas, do que no período quente e úmido. Essa diminuição do potencial de exploração e absorção das raízes finas foi acompanhada pela diminuição da produção de raízes finas e por acúmulo de nutrientes nestes órgãos (especialmente N, P, Mg e Mn), sugerindo diminuição da demanda por nutrientes pelas plantas no período frio e seco. Os nutrientes acumulados nas raízes finas durante o período menos favorável ao crescimento vegetal podem ser usados durante o período mais favorável seguinte, quando plantas investem novamente na produção de novas raízes e órgãos da parte aérea (Zangaro et al. 2014).

Embora o sistema de raízes finas apresente plasticidade morfológica e fisiológica, muitas vezes ele não é capaz de suprir sozinho a demanda nutricional das plantas, especialmente daquelas de rápido crescimento, em condições de escassez de recursos no solo (Zangaro et al. 2005, 2007; Rondina et al. 2014). À medida que as raízes absorvem nutrientes do solo, pode ocorrer formação de zona de depleção de nutrientes ao seu redor. O tamanho dessa zona é influenciado pelo movimento do nutriente no solo, pela demanda nutricional da planta, pelo comprimento dos pelos absorventes e pela razão área/volume do sistema de raízes finas (Koide 1991; Schachtman et al. 1998; Smith e Read 2008) e pela atividade microbiana no solo (Dotaniya e Meena 2015). Aumento da exploração do solo para além da zona de depleção de nutrientes pode ser obtido pelas plantas via micorrizas arbusculares, associação simbiótica entre raízes finas e fungos micorrízicos arbusculares (Smith et al. 2011).

Micorrizas arbusculares

Mais de 80% das espécies de plantas terrestres apresentam raízes colonizadas por certos fungos do solo, formando a simbiose conhecida como micorriza (Read et al. 2000; Smith e Read 2008). Evidências obtidas em registros fósseis indicam que essa associação surgiu há cerca de 460 milhões de anos, quando apareceram também os vegetais terrestres, e vários autores a consideram como fundamental para a conquista dos diversos ambientes pelas plantas (Simon et al. 1993; Redecker et al. 2000; Brundrett 2002; Humphreys et al. 2010).

Existem sete tipos de micorrizas, mas a micorriza arbuscular é considerada a mais importante, pois está presente na maioria dos ecossistemas naturais (Turrini e Giovannetti 2012; Zangaro et al. 2012a) e agrossistemas (Gianinazzi et al. 2010; Verbruggen e Kiers 2010; Gosling et al. 2016). Os fungos que participam desta simbiose são chamados de fungos micorrízicos arbusculares (FMA) e compreendem um filo próprio, Glomeromycota (Schüßler et al. 2001). No Reino Vegetal, sobretudo dentre as Angiospermas, a não associação com FMA é considerada exceção, pois está restrita a espécies de poucas famílias, como Chenopodiaceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Amaranthaceae, Juncaceae, Cyperaceae, Polygonaceae, Comelinaceae e Proteaceae (Smith e Read 2008; Brundrett 2009).

O filo Glomeromycota possui 11 famílias, 27 gêneros e cerca de 272 espécies descritas (Schüßler et al. 2017). Durante muito tempo, a identificação, descrição e classificação dos FMA foi baseada somente na morfologia dos esporos e do micélio (Stürmer 2012). Porém, devido à limitação que os caracteres morfológicos apresentam para a determinação precisa dos taxa, caracteres moleculares (como genes de β -tubulinas e sequências de rDNA e rRNA) foram incorporados às análises taxonômicas e filogenéticas para torná-las mais robustas (Stürmer 2012; Öpik et al. 2013, 2014). Desde a década de 1990, quando análises moleculares passaram a ser utilizadas para a identificação de espécies FMA, foram descritas mais espécies novas (cerca de 143) (Goto et al. 2014) do que nos primeiros 100 anos de estudos sobre micorrizas arbusculares

(cerca de 127) (Schenck e Perez 1988). Alguns autores estimam que o número total de espécies de FMA na natureza pode variar entre 300 e 1600 (Kivlin et al. 2011; Öpik et al. 2013). O baixo número de espécies destes fungos, quando comparado ao elevado número de espécies vegetais com as quais se associam, sugere que FMA têm baixa especificidade pelas plantas hospedeiras, ou seja, que uma mesma espécie de FMA pode colonizar diversas espécies de plantas (Klironomos 2003; Gosling et al. 2016).

Quando associados às raízes, FMA apresentam hifas internas, que crescem no apoplasto das células corticais, e hifas externas, que se estendem pelo solo (Smith et al. 2011). O micélio dos FMA é cenocítico e apresenta dois morfotipos básicos: *Arum* e *Paris* (Dickson et al. 2004). No morfotipo *Arum*, as hifas internas crescem intercelularmente de maneira linear e longitudinal e são formados arbúsculos (terminações de hifas internas ramificadas dicotomicamente que se desenvolvem entre a parede celular e a membrana plasmática das células corticais). No morfotipo *Paris*, as hifas são mais grossas e, ao invés de se ramificarem, enovelam-se entre a parede celular e a membrana plasmática das células corticais, formando as hifas arbusculares, também chamadas de *coils* (Dickson 2004). Ambos os morfotipos são funcionalmente similares (van Aarle et al. 2005) e podem ser observados em um mesmo sistema de raízes (Kubota et al. 2005; Rodríguez-Rodríguez et al. 2013). A sinalização bioquímica entre a planta e o fungo é o principal determinante da formação do morfotipo (Cavagnaro et al. 2001; Ahlu et al. 2005; Parniske 2008; Dickson et al. 2007), que também pode ser condicionada pela temperatura e umidade do solo (Cavagnaro et al. 2001), pela plasticidade morfológica da espécie de FMA e pela disponibilidade de grandes meatos contínuos no córtex das raízes, que formam vias por onde as hifas podem crescer (Dickson 2004; Dickson et al. 2007). Entretanto, lacunas de aerênquima podem prejudicar o desenvolvimento de FMA por falta de córtex (Dreyer et al. 2010).

Os FMA desempenham várias funções nos ecossistemas, melhorando a qualidade física, química e biológica do solo (van der Heijden et al. 2006; Leifheit et al. 2014; Cavagnaro et al.

2015; Bergman et al. 2016) e, principalmente, proporcionando diversos benefícios aos vegetais, como aumento da resistência a patógenos (Wehner 2010; Veresoglou e Rillig 2011) e redução do estresse hídrico (Augé 2001; Ruiz-Lozano et al. 2016). No entanto, o benefício obtido pelas plantas, via FMA, que recebe maior destaque é o aumento da exploração do solo e da absorção de nutrientes, sobretudo quando há baixa disponibilidade no solo (Marschner e Dell 1994; Smith et al. 2010; Smith e Smith 2011; Cavagnaro et al. 2015).

A simbiose com FMA aumenta a área de exploração do solo pela planta porque as hifas externas destes fungos são mais compridas e mais finas (possuem diâmetro entre 2 μm e 10 μm) do que os pelos absorventes, o que as torna passíveis de explorar pequenos poros e regiões do solo onde o sistema de raízes não alcança, além de absorver maior quantidade de nutrientes por unidade de superfície (Smith et al. 2011). Os FMA absorvem água e nutrientes do solo pelas hifas externas, transferem-nos para as hifas internas e, nas regiões arbusculares, trocam estes recursos por fotoassimilados (Lynch e Ho 2005; Kiers et al. 2011). Estes fungos são simbiontes obrigatórios e têm os fotoassimilados obtidos da planta hospedeira como fonte única de carbono, sendo incapazes de completar seu ciclo de vida quando não estão colonizando raízes (Smith e Read 2008; Kiers et al. 2011). Para a formação e manutenção da simbiose nas raízes, estima-se que a planta hospedeira possa transferir de 4% a 20% do C fixado pela fotossíntese para os FMA (Lynch e Ho 2005).

Estudos têm mostrado que plantas associadas a FMA absorvem mais eficientemente N, K, Ca, Mg, Zn, Cu, Mn e, principalmente, P (Marschner e Dell 1994; Clark e Zeto 2000; Zangaro et al. 2000; Nogueira et al. 2007; Ryan et al. 2012; Lehmann et al. 2014; Rondina et al. 2014; Hodge e Storer 2015; Lehmann e Rillig 2015). O P é requerido em quantidade relativamente grande pelos vegetais e, especialmente em solos tropicais intemperizados, apenas uma pequena fração desse nutriente está disponível para absorção pelas raízes (Vitousek 1984). A atividade dos transportadores de P presentes na membrana plasmática das células epidérmicas das raízes finas geralmente induz à formação de zona de depleção de P, pois o processo de absorção se dá mais

rapidamente do que o movimento do nutriente no solo, que ocorre principalmente por difusão (Richardson 2009). O micélio externo dos fungos pode absorver P além da zona de depleção formada e transportá-lo, na forma de polifosfatos, até o interior das raízes em velocidade maior do que o movimento do nutriente no solo até a epiderme da raiz (Javot et al. 2007; Smith et al. 2011; Johri et al. 2015). A formação de polifosfatos orgânicos e seu acúmulo nos vacúolos das hifas diminuem a concentração de fosfato inorgânico no micélio externo e favorece a absorção de P pelos FMA (Karandashov e Bucher 2005; Javot et al. 2007). Os polifosfatos também possibilitam acúmulo de P no interior das hifas dos FMA em condições de alta disponibilidade deste nutriente no solo, com remobilização e transferência à planta hospedeira quando necessário (Smith et al. 2001; Tatsuhiro et al. 2001). Os FMA podem produzir fosfatases que catalisam a liberação de P de complexos orgânicos do solo, aumentando a disponibilidade deste nutriente para absorção (Joner e Johansen 2000; Sato et al. 2015). Diversos estudos têm observado maior concentração de P na parte aérea de plantas micorrizadas (Stanley et al. 1993; Zangaro et al. 2000; Perner et al. 2007; Rondina et al. 2014), sendo que Marchner e Dell (1994) relataram que os FMA podem ser responsáveis pela absorção de até 80% do P adquirido pelos vegetais.

Quando estão associadas aos FMA, as plantas exibem a rota direta de absorção de P, por meio da epiderme da raiz, e a rota de absorção de P via FMA (Smith et al. 2004). Ambas as rotas interagem de maneira complexa e não atuam sinergisticamente pois, em associação com FMA, as plantas tendem a diminuir a expressão de genes que codificam transportadores de P de alta afinidade na epiderme da raiz (Li et al. 2008; Christophersen et al. 2009; Smith et al. 2011). Desse modo, há uma inibição parcial da rota de absorção direta, e a rota via FMA de absorção de P torna-se o principal caminho por onde as plantas obtém este nutriente do solo (Smith et al. 2009, 2011). Há casos em que a rota direta de absorção de P é totalmente bloqueada, como observado no tomateiro (*Lycopersicon esculentum*) em associação com o FMA *Rhizophagus intraradices* (sin. *Glomus intraradices*) (Smith et al. 2004). No entanto, em um estudo com a planta *Medicago*

truncatula, Watts-Williams et al. (2015) verificaram que, em um mesmo indivíduo, raízes colonizadas pelo FMA *Rhizophagus irregularis* apresentaram diminuição da expressão de genes de transportadores de P, e raízes não colonizadas não apresentaram tal diminuição, demonstrando que a colonização micorrízica de alguns segmentos de raízes não inibe a rota direta de absorção de P em todo o sistema de raízes dessa espécie de planta.

O N é um nutriente fundamental para o metabolismo e crescimento vegetal, e cuja absorção pelas plantas também pode melhorar pela associação com FMA (Whiteside et al. 2012; Hodge e Storer 2015). Em um estudo com tomateiro (*Lycopersicon esculentum*), Mäder et al. (2000) constataram que o FMA *Funneliformis mosseae* (sin. *Glomus mosseae*) aumentou em 42% o teor de N na parte aérea das plantas quando estas foram cultivadas em solo com baixa disponibilidade desse nutriente. Rondina et al. (2014) verificaram que a colonização por várias espécies de FMA aumentou significativamente a concentração de N na parte aérea de indivíduos de 16 espécies herbáceas e arbustivas heliófilas tropicais cultivadas em solo com 19 mg N kg⁻¹. Por muito tempo considerou-se que os FMA influenciavam, principalmente, a absorção do amônio pelas plantas, uma vez que a maior área de exploração do solo conferida pelos FMA ao sistema de raízes compensaria a baixa mobilidade do amônio, em relação ao nitrato, na solução do solo (Ames et al. 1984; George et al. 1992). Porém, estudos têm demonstrado que FMA absorvem do solo tanto amônio quanto nitrato, além de N em formas orgânicas (Johansen et al. 1993; Govindarajulu et al. 2005; Whiteside et al. 2012; Hodge e Storer 2015). Em um experimento com pepineiro (*Cucumis sativus*), Johansen et al. (1993) separaram o compartimento de solo onde cresciam as raízes das plantas daquele em que as hifas do FMA *R. intraradices* (sin. *G. intraradices*) exploravam. Os autores notaram, ao adicionar nitrato e amônio no compartimento contendo apenas as hifas, que ambas as formas de N eram absorvidas pelo FMA e em igual proporção. O amônio e o nitrato também podem ser assimilados nas próprias hifas dos FMA. Amônio é assimilado via ciclo glutamina sintetase/glutamina-oxoglutarato aminotransferase (GS/GOGAT), enquanto que o

nitrato é convertido a amônio pela ação sequencial das enzimas nitrato redutase e nitrito redutase antes de entrar no ciclo GS/GOGAT (Govindarajulu et al. 2005). A assimilação do amônio é menos custosa energeticamente para o fungo, de modo que pode ser favorecida em relação à assimilação do nitrato (Hawkins et al. 2001). Em estudo realizado com a gramínea *Sorghum bicolor* inoculada com uma mistura de FMA composta por *R. intraradices* (sin. *G. intraradices*), *F. mosseae* (sin. *G. mosseae*), *Claroideoglobus etunicatum* (sin. *Glomus etunicatum*) e *Rhizophagus aggregatus* (sin. *Glomus aggregatum*), foi verificado que estes fungos absorveram aminoácidos do solo (fenilalanina, lisina, asparagina, arginina, histidina, metionina, cisteína e triptofano) e transferiram o N destes aminoácidos para a planta hospedeira (Whiteside et al. 2012). A forma em que o N é transferido do fungo para a planta nas estruturas arbusculares ainda está pouco esclarecida, mas há indícios de que as formas iônicas sejam preferidas e que o N assimilado nas hifas ou absorvido na forma de aminoácidos é transferido para a planta após sua remobilização (Govindarajulu et al. 2005; Whiteside et al. 2012; Hodge e Storer 2015).

Em plantas que se associam simbioticamente com FMA e com bactérias diazotróficas, como as leguminosas, ambas as simbioses podem atuar sinergisticamente no aumento do crescimento (Oliveira Júnior et al. 2017) e da eficiência de uso dos nutrientes pela planta (Kaschuk et al. 2009). Ao incrementar a absorção de P, FMA favorecem o metabolismo energético da planta, podendo aumentar a nodulação das raízes em até 58% e as taxas de fixação biológica de N₂ pela bactéria no nódulo, que são processos metabólicos de elevada demanda energética (Johansson et al. 2004; Afkhami e Stinchcombe 2016). Em contrapartida, o aumento do fornecimento de N para a planta, mediado pelas bactérias, pode aumentar o vigor e a taxa fotossintética do vegetal e favorecer os FMA pela maior oferta de fotoassimilados (Jia et al. 2004; Mortimer et al. 2013).

Os micronutrientes, como Fe, Zn, Mn e Cu, são elementos essenciais aos vegetais em quantidades relativamente baixas, pois em altas concentrações no tecido da planta podem provocar toxidez (Tripathi et al. 2015). Quando há baixa disponibilidade no solo, FMA podem contribuir

para aumentar a absorção destes nutrientes pelas plantas, especialmente daqueles de baixa mobilidade, como Zn e Cu (Lehmann et al. 2014; Lehmann e Rillig 2015). Porém, quando apresentam alta disponibilidade no solo, o conteúdo desses nutrientes na parte aérea de plantas micorrizadas tem se apresentado menor do que em plantas não micorrizadas, aliviando efeitos de toxicidade. Esta redução tem sido atribuída ao efeito de diluição no tecido da planta, devido ao aumento no crescimento proporcionado pelos FMA (Nogueira e Cardoso 2003; Lehmann e Rillig 2015), à adsorção pelas hifas não seguida de transferência para a parte aérea da planta (Christie et al. 2004) e à estimulação de microrganismos que promovem mudanças na biodisponibilidade destes elementos no solo (Nogueira et al. 2007).

Normalmente, os benefícios obtidos pelos vegetais via FMA são maiores do que o custo de C para a planta manter a simbiose, de modo que a micorriza arbuscular é uma associação classicamente definida como mutualística (Koide e Elliott 1989; Smith e Read 2008). Contudo, em alguns casos, a simbiose pode não ser benéfica ou até promover prejuízos para os dois simbiontes (Johnson et al. 1997; Busby et al. 2011). A resposta das plantas aos FMA, em termos de produção de biomassa, pode variar de muito positiva até negativa (Johnson et al. 1997; Klironomos 2003; Johnson 2010; Rondina et al. 2014; Zangaro et al. 2015). Além disso, determinadas plantas podem prejudicar as populações de FMA do solo, reduzindo sua abundância (Busby et al. 2011). Portanto, a micorriza arbuscular deve ser entendida como uma simbiose que possui diversidade funcional e, no que diz respeito à planta, pode variar do mutualismo ao parasitismo (Johnson et al. 1997). Diversas condições, em conjunto ou isoladamente, podem diminuir os benefícios da micorriza arbuscular ou, até mesmo, torná-la uma simbiose parasítica para a planta. Dentre elas, merecem destaque a baixa disponibilidade de luz e a alta fertilidade do solo (notadamente o teor de P), especialmente quando associada a elevadas taxas de colonização micorrízica.

Quando a disponibilidade de luz é baixa, a capacidade fotossintética e a produção de fotoassimilados pela planta diminuem. Assim, o C torna-se o principal recurso limitante para o crescimento da planta, mais do que os nutrientes do solo. Em tal situação, os custos da planta para a manutenção de FMA nas raízes podem exceder os benefícios obtidos pelo aumento na absorção de nutrientes, e o crescimento da planta hospedeira é prejudicado (Johnson et al. 1997; Johnson 2010). Além disso, como resposta à baixa luminosidade, as plantas alocam mais C para as folhas em detrimento das raízes, podendo, dessa maneira, reduzir a taxa de colonização micorrízica (Gamage et al. 2004).

Plantas colonizadas por FMA e cultivadas em solos com alta disponibilidade de nutrientes, principalmente de P, também podem ter seu crescimento prejudicado e apresentar menor biomassa do que plantas não colonizadas (Peng et al. 1993; Sena et al. 2004; Nogueira e Cardoso 2006; Veiga et al. 2011; Rondina et al. 2014; Zangaro et al. 2015). Acredita-se que este prejuízo no crescimento aconteça devido ao custo de C imposto à planta pelos FMA em uma condição em que ela não necessitaria dos fungos simbiotes para obter nutrientes em quantidades adequadas para seu crescimento (Johnson et al. 1997). Associada a isso, quando há altas taxas de colonização micorrízica, a demanda por fotoassimilados pelos fungos pode ser ainda maior e a alocação de C para a manutenção da grande quantidade de estruturas fúngicas nas raízes pode resultar em menor acúmulo de biomassa pela planta (Graham e Abbott 2000; Ryan et al. 2005; Rondina et al. 2014; Zangaro et al. 2015). Plantas cultivadas em solos com alta fertilidade podem alocar menos fotoassimilados para as raízes e, dessa forma, deixar menos recursos disponíveis para os FMA, o que resulta em diminuição da taxa de colonização micorrízica (Johnson et al. 1997).

A associação entre plantas e FMA predomina e é mais favorecida funcionalmente em ambientes quentes, ou que apresentam períodos sazonais quentes. Em uma revisão de literatura, Soudzilovskaia et al. (2015) verificaram que o clima, juntamente com as propriedades do solo, poderia explicar cerca de 50% da variância da taxa de colonização por FMA nas raízes das plantas

ao redor do mundo. Este estudo compilou dados climáticos, do solo e de colonização de raízes por FMA de 4887 espécies de plantas em 233 locais. Os autores encontraram que a taxa de colonização micorrízica foi influenciada pela temperatura média do mês mais quente (19.5 °C foi a temperatura ideal para o crescimento e proliferação dos FMA no interior das raízes), pela variação sazonal da temperatura (a colonização micorrízica foi maior em ambientes que apresentaram menos meses com temperaturas baixas) e pela razão C/N do solo (11.8 seria uma razão ótima para o desenvolvimento da colonização micorrízica), enquanto que a umidade do solo teve menor influência (Soudzilovskaia et al. 2015).

Todos os organismos exibem uma faixa de temperatura mínima, ótima e máxima para o desenvolvimento. A temperatura ótima e máxima para o crescimento e metabolismo dos FMA são relativamente altas, embora a micorriza arbuscular também ocorra em ambientes com períodos sazonais frios (van der Heijden et al. 1998; Olsson et al. 2004; van der Heijden et al. 2006). Tibbett e Cairney (2007) demonstraram que os FMA sobrevivem nas raízes a temperaturas em torno de 0 °C, mas nessa condição eles encontram-se dormentes. Pequena proliferação de FMA no córtex de raízes foi observada em solo a 10 °C, mas temperaturas acima de 15 °C foram necessárias para que o micélio externo crescesse e explorasse o solo, e para que houvesse transferência de P do fungo para a planta (Gavito et al. 2003). Por outro lado, FMA são relativamente tolerantes ao calor. Bunn et al. (2009) verificaram que o micélio externo dos FMA esteve ativo em temperaturas do solo acima de 35 °C em um solo termal. A temperatura da Terra durante o surgimento e evolução dos Glomeromycota era maior do que nos dias atuais, de modo que estes fungos mantiveram a preferência por temperaturas mais altas (Johnson et al. 2017).

Na maioria das vezes, os benefícios nutricionais obtidos via FMA são mensurados pelo desenvolvimento de estruturas vegetativas da planta. Contudo, ao melhorar o estado nutricional da planta hospedeira, especialmente de P e N, os fungos também podem afetar positivamente a reprodução do vegetal (Koide e Dickie 2002; Koide 2010). Plantas associadas a FMA produzem

sementes em maior número e de melhor qualidade, além de maior quantidade de flores e grãos-de-pólen do que plantas não micorrizadas (Stanley et al. 1993; Phillip et al. 2001; Poulton et al. 2002; Gange e Smith 2005; Varga 2010; Rondina et al. 2014). O efeito dos FMA sobre a reprodução vegetal tem importante impacto na dinâmica de comunidades e de populações de plantas, pois afeta a capacidade competitiva das espécies no ambiente, especialmente aquelas de ciclo de vida curto (Koide e Dickie 2002; Rondina et al. 2014), e as estruturas genéticas das populações ao influenciar a contribuição de cada indivíduo para a próxima geração (Koide 2010).

Algumas espécies de FMA podem ser mais efetivas do que outras, diferindo na taxa de colonização das raízes, na absorção de nutrientes e nas respostas que induzem nas plantas (van der Heijden et al. 1998; Klironomos 2003; Zangaro et al. 2012b). As diferentes relações entre FMA e plantas podem determinar a coexistência (van der Heijden et al. 1998; Wagg et al. 2011) e a dominância (Urcelay e Díaz 2003; Aguilar-Trigueros e Rillig 2016) das espécies de plantas no ambiente, além de influenciar o processo de sucessão ecológica (Gange et al. 1993; Zangaro et al. 2000; León et al. 2016).

Espécies arbóreas de diferentes estádios da sucessão tropical apresentam diferentes níveis de dependência e resposta aos FMA. Janos (1980), em um estudo realizado com 28 espécies arbóreas nativas da floresta tropical da Costa Rica, propôs que a taxa de colonização das raízes e a resposta das plantas aos FMA, em termos de produção de biomassa, aumentam com o avanço da sucessão. Ou seja, plantas de estádios iniciais da sucessão apresentaram raízes menos colonizadas pelos FMA e foram menos dependentes e menos responsivas a estes fungos do que plantas de estádios tardios. Além disso, segundo Janos (1980, 1983), a reserva nutricional das grandes sementes das espécies tardias da sucessão seria suficiente para garantir a sobrevivência e prover o crescimento das plântulas no campo até que estas tivessem suas raízes colonizadas pelos FMA, enquanto que as espécies iniciais, apesar de possuírem sementes pequenas, seriam capazes de se

estabelecer sem a ajuda dos fungos, pois o sistema de raízes longo e altamente ramificado que apresentam as tornaria eficientes na absorção de nutrientes do solo no início do seu crescimento.

Contrariamente, em um estudo que avaliou a influência de FMA em 43 espécies arbóreas nativas da Floresta Atlântica e pertencentes a diferentes estádios da sucessão, Zangaro et al. (2000) observaram que as espécies dos estádios iniciais, diferentemente das espécies dos estádios tardios, apresentaram elevada colonização micorrízica nas raízes, alta responsividade (maior produção de biomassa) e aumento da concentração de P, Ca e K na parte aérea quando colonizadas por FMA. Outros trabalhos desenvolvidos com arbóreas nativas de florestas brasileiras também encontraram resultados semelhantes (Siqueira et al. 1998; Pouyú-Rojas e Siqueira 2000; Siqueira e Saggin-Junior 2001; Zangaro et al. 2003, 2005; Pasqualini et al 2007; Zangaro et al. 2007). No início do desenvolvimento, altas taxas de absorção de nutrientes são necessárias para manter o elevado metabolismo e o rápido crescimento das espécies iniciais da sucessão (Zangaro et al. 2003). No entanto, além de tais espécies possuírem sementes pequenas, com pouca reserva nutricional (Zangaro et al. 2003), os solos de áreas em início de sucessão frequentemente exibem baixa disponibilidade de nutrientes (Zangaro et al. 2008, 2012a, 2012b, 2014). A rápida e intensa colonização por FMA das raízes das plântulas de espécies iniciais da sucessão possibilita o fornecimento de nutrientes em quantidades suficientes para manter o crescimento inicial e garantir a sobrevivência da plântula após a utilização da reserva da semente (Zangaro et al. 2000, 2003). Portanto, ainda que possuam um sistema de raízes com elevado potencial de exploração, absorção e alta plasticidade (Zangaro et al. 2005, 2007, 2012a, 2014), estas plantas são altamente dependentes dos FMA para seu crescimento e estabelecimento inicial (Zangaro et al. 2000, 2003). Já as espécies tardias, que normalmente se desenvolvem em solos mais férteis e apresentam baixa demanda nutricional e taxa metabólica, possuem sementes com maior reserva nutricional e cotilédones mais duradouros, o que as torna menos dependentes dos FMA para a aquisição de nutrientes no início do seu desenvolvimento (Zangaro et al. 2000, 2003).

Relação positiva entre a taxa de colonização das raízes por FMA e a responsividade das plantas aos fungos, em termos de produção de biomassa, foi encontrada em vários estudos envolvendo espécies arbóreas (Zangaro et al. 2000, 2003, 2007). Segundo Zangaro et al. (2007), a responsividade das espécies arbóreas pioneiras aos FMA foi de, aproximadamente, 95%, quando cultivadas em solo com baixo teor de P (2.1 mg P kg^{-1}), e 80%, quando cultivadas em solo com maior teor deste elemento (8.6 mg P kg^{-1}). A responsividade das espécies arbóreas tardias aos FMA não variou nestes diferentes níveis de fertilidade do solo, e foi de, aproximadamente, 17%. Os FMA colonizam, em média, 80% do córtex das raízes finas das espécies arbóreas iniciais e 20% do córtex das raízes finas das espécies arbóreas tardias da sucessão, independentemente do teor de P no solo (Zangaro et al. 2007). A taxa de colonização micorrízica nas raízes de espécies arbóreas de estádios sucessionais distintos tem sido relacionada com suas características morfológicas e fisiológicas, bem como com o ambiente ao qual essas plantas estão adaptadas (Zangaro et al. 2003, 2013, 2014). Espécies de início de sucessão, quando comparadas com espécies tardias, apresentam raízes finas com baixa densidade de tecido, pequeno diâmetro, alta incidência e elevado comprimento de pelos absorventes, elevado comprimento específico (Zangaro et al. 2008, 2012a, 2014) e alta taxa de propagação (Comas et al. 2002; Comas e Eissenstat 2004). Estas características permitem à planta melhor exploração do solo, aumentam a capacidade de absorção de água e nutrientes e amplia as chances de encontro de propágulos de FMA com as raízes (Comas et al. 2012; Zangaro et al. 2008, 2013, 2014). As raízes de espécies tardias, além das características menos propícias à interceptação de propágulos de FMA no solo (como baixo comprimento total e específico e baixa incidência e comprimento de pelos absorventes), apresentam elevado diâmetro e tecidos com elevada densidade, que funcionam como barreiras físicas à penetração e à proliferação das hifas dos FMA no córtex (Zangaro et al. 2013, 2014).

Em estudo realizado em casa de vegetação com 27 espécies herbáceas e arbustivas de início de sucessão tropical crescidas com ou sem FMA e em solo de baixa ($0.89 \text{ mg P dm}^{-3}$) ou alta (36 mg P dm^{-3}) fertilidade, Rondina et al. (2014) verificaram que os indivíduos micorrizados apresentaram altas taxas de colonização em ambos os níveis de fertilidade do solo ($\approx 80\%$), corroborando resultados obtidos em estudos de campo (Zangaro et al. 2008, 2012a, 2012b, 2013, 2014). No solo de baixa fertilidade, os FMA foram fundamentais para a sobrevivência das plantas, e indivíduos colonizados apresentaram, aproximadamente, 88% mais biomassa da parte aérea do que os indivíduos não colonizados. No solo de alta fertilidade, indivíduos colonizados por FMA apresentaram, em média, 13% mais biomassa da parte aérea do que indivíduos não micorrizados. Em diversas espécies, os indivíduos associados aos fungos apresentaram menor crescimento do que os não associados, o que foi atribuído ao custo de C para a planta manter elevada colonização por FMA nas raízes em solo com alta disponibilidade de nutrientes. Resultados semelhantes foram obtidos em trigo (*Triticum aestivum*) (Graham e Abbott 2000; Ryan et al. 2005), em *Abutilon theophrasti* (Stanley et al. 1993), em *Heliocarpus popayanesis* (jangadeiro) (Zangaro et al. 2015) e em espécies herbáceas típicas de ecossistemas temperados (Veiga et al. 2011). Entretanto, as concentrações de P, N e K na parte aérea das plantas micorrizadas foram maiores do que na parte aérea das plantas não micorrizadas. Quando associadas aos FMA, a maioria das espécies que floresceu produziu flores mais cedo e em maior quantidade, o que foi atribuído ao melhor estado nutricional das plantas. Desse modo, a manutenção de elevadas taxas de colonização por FMA em solo de alta fertilidade, apesar de não resultar em maior acúmulo de biomassa, é vantajosa para este grupo funcional de plantas pois, ao garantir maior concentração de nutrientes na parte aérea, confere antecipação do florescimento e maior produção de flores, o que aumenta a fecundidade do indivíduo (Rondina et al. 2014).

Espécies das fases iniciais da sucessão apresentam maior taxa metabólica (Comas et al. 2002), requerimento nutricional (Lusk et al. 2008), taxa de crescimento (Zangaro et al. 2003),

demanda por luz e taxa fotossintética (Santiago e Wright 2007; Goldstein et al. 2016) do que espécies que ocorrem nos estádios tardios. Somada a isso, a adaptação a ambientes onde luz não é recurso limitante para a fotossíntese (Santiago e Wright 2007; Goldstein et al. 2016) possibilita que plantas das fases iniciais da sucessão invistam grandes quantidades de fotoassimilados para a manutenção da simbiose com FMA (Zangaro et al. 2012b). Nas fases tardias da sucessão, a dinâmica da matéria orgânica e o conteúdo de nutrientes aumentam no solo (Santiago 2010; Nogueira et al. 2016). Assim, em espécies arbóreas tardias, que apresentam baixas demandas nutricionais (Lusk et al. 2008), taxas fotossintéticas (Santiago e Wright 2007; Goldstein et al. 2016) e taxas de crescimento (Zangaro et al. 2003), a baixa taxa de colonização micorrízica pode ser uma adaptação importante para a conservação de energia e para a sobrevivência destas plantas em ambientes sombreados (Zangaro et al. 2012a).

A taxa de colonização das raízes por FMA e o número de esporos destes fungos no solo são correlacionados positivamente (Gange et al. 1993; Zangaro et al. 2008, 2013). Estes dois parâmetros podem ser indicativos da biomassa de FMA no solo, do potencial de inóculo de FMA no campo e da capacidade das plantas em sustentar a simbiose com estes fungos (Zangaro et al. 2012b). Em estudos realizados em áreas com vegetação herbácea, arbustiva, floresta secundária e floresta madura da Floresta Estacional Semidecidual (Zangaro et al. 2008, 2012a, 2012b, 2013), do Pantanal e da Floresta de Araucária (Zangaro et al. 2012a), foi encontrada uma progressiva diminuição do número de esporos de FMA no solo e das taxas de colonização micorrízica nas raízes com o avanço da sucessão, indicando que as plantas das fases iniciais da sucessão investem mais na simbiose e são melhores multiplicadoras de FMA no solo do que as plantas das fases tardias.

A taxa de colonização micorrízica nas raízes e o número de esporos de FMA no solo podem ser influenciados pela sazonalidade. Zangaro et al. (2013) verificaram que variações climáticas sazonais modificaram as taxas de colonização micorrízica nas raízes coletadas em comunidades

iniciais da sucessão e em uma floresta secundária, mas não modificaram a colonização micorrízica em raízes obtidas em um fragmento maduro de Floresta Estacional Semidecidual. Neste fragmento, a taxa de colonização micorrízica nas raízes não variou em decorrência de alterações sazonais na temperatura, pluviosidade e irradiância. No entanto, em raízes coletadas nas comunidades iniciais da sucessão e na floresta secundária, a taxa de colonização micorrízica foi maior no período sazonal de maior temperatura, umidade e irradiância. O número de esporos de FMA no solo foi maior no período de maior temperatura, umidade e irradiância em todos os estádios da sucessão estudados (Zangaro et al. 2013). Aidar et al. (2004) também verificaram, em áreas em diferentes estádios da sucessão de uma Floresta Ombrófila Densa, maior número de esporos de FMA no solo e maior diversidade de FMA durante o período mais quente e úmido. Neste período, as plantas apresentam atividade metabólica, taxa fotossintética e crescimento favorecidos pela maior umidade, temperatura e irradiância, de modo que maior quantidade de C pode ser alocada para a manutenção dos FMA nas raízes e produção de esporos (Hawkes et al. 2008; Busby et al. 2012; Johnson 2010; Johnson et al. 2017).

Além dos FMA, as raízes interagem com outros grupos funcionais de microrganismos. A maioria destas interações ocorre na rizosfera e é fundamental para o desenvolvimento adequado do vegetal, pois envolve ciclagem e disponibilização de nutrientes para a absorção pelas raízes (Dakora e Phillips 2002; de Graaff et al. 2010; Zhu et al. 2014), produção de hormônios vegetais (Vacheron et al. 2013) e a supressão de agentes fitopatogênicos (Whipps 2001). Os microrganismos da rizosfera utilizam o C proveniente da rizodeposição para aumentar sua biomassa e atividade, mas, diferentemente dos FMA, não dependem exclusivamente deste C para completar seu ciclo de vida (Jones et al. 2009). As interações entre raízes e microrganismos na rizosfera têm importância significativa na dinâmica de nutrientes e no equilíbrio de ecossistemas naturais e agrossistemas (Kuzyakov e Blagodatskaya 2015).

Biomassa, atividade e diversidade microbiana na rizosfera

O termo “rizosfera” deriva das palavras gregas “rhiza” (raiz) e “sphere” (campo de influência). Ele foi utilizado pela primeira vez em 1904 pelo pesquisador alemão Lorenz Hiltner, que definiu rizosfera como a zona do solo imediatamente adjacente às raízes de leguminosas e que sustentava altos níveis de atividade bacteriana (Hartmann et al. 2008). Com o tempo, o termo rizosfera sofreu diversas redefinições, e hoje é considerado a região do solo ao redor das raízes, geralmente com 1 a 3 mm de espessura (mas podendo chegar até 7 mm), que sofre alterações químicas, físicas e biológicas em decorrência do crescimento e da atividade das raízes, além de alguns tecidos internos das raízes (Pinton et al. 2001; Kuzyakov e Blagodatskaya 2015). A rizosfera é subdividida em três zonas: endorizosfera (que compreende o córtex das raízes, até a endoderme), rizoplano (epiderme das raízes onde partículas do solo e microrganismos ficam aderidos) e ectorizosfera (que consiste no solo imediatamente adjacente às raízes) (Lynch 1987). Porém, a subdivisão da rizosfera muitas vezes é ignorada, especialmente em estudos de campo, devido à sobreposição funcional entre estas zonas e à dificuldade metodológica em separá-las (Huang et al. 2014; Kuzyakov e Blagodatskaya 2015).

As plantas alocam C das raízes para o solo por meio da rizodeposição, processo mediador das relações entre plantas e microrganismos da rizosfera (Jones et al. 2004; Bais et al. 2006). Dentre os rizodepósitos estão exsudatos, mucilagem, lisatos celulares, raízes finas mortas e gases, como etileno e CO₂ (Prashar et al. 2014). Os rizodepósitos podem corresponder de 15% a 60% de todo o C fixado fotossinteticamente pela planta e, desse modo, conferem acúmulo significativo de C e energia na rizosfera (Lynch e Whipps 1990; Jones et al. 2004, 2009). Tanto a quantidade quanto a composição química dos rizodepósitos afeta a abundância, atividade e diversidade de microrganismos, influenciando os diversos processos de importância ecológica que ocorrem na rizosfera (Jones et al. 2009).

Estima-se que de 5% a 23% da produção líquida de fotoassimilados possa ser exsudada pelas raízes na rizosfera (Badri et al. 2009; Badri e Vivanco 2009). Os exsudatos das raízes são fonte de C lábil para os microrganismos e estão basicamente classificados em dois grupos: compostos orgânicos de baixo peso molecular e de rápida degradação (como aminoácidos, ácidos orgânicos, carboidratos, vitaminas, purinas e compostos fenólicos) e compostos orgânicos de alto peso molecular e de média a rápida degradação (como mucilagem, polissacarídeos, enzimas e proteínas) (Dakora e Phillips 2002; Badri e Vivanco 2009; Jones et al. 2009). Os compostos orgânicos de alto peso molecular são mais significativos para a massa total de exsudatos, mas apresentam variedade relativamente menor do que os compostos de baixo peso molecular (Bais et al. 2006). Os exsudatos podem ser liberados pelas raízes para o solo por transporte passivo (difusatos) ou por transporte ativo (secreções). A maioria dos compostos orgânicos de baixo peso molecular, que constituem pequenas moléculas polares ou apolares, é liberada passivamente (Bais et al. 2006; Badri e Vivanco 2009; Jones et al. 2009). Já os compostos orgânicos de alto peso molecular são liberados por transporte ativo, por meio de proteínas transportadoras presentes na membrana plasmática e que utilizam diretamente ATP, ou que utilizam o gradiente transmembrana de potencial eletroquímico de prótons produzido com gasto de ATP (Badri et al. 2009; Weston et al. 2012). A composição e a quantidade de exsudatos liberados na rizosfera são determinadas pela espécie de planta (Grayston et al. 1996, 1998), pelo estágio de desenvolvimento do vegetal (Badri e Vivanco 2009; Jones et al. 2009), pela colonização das raízes por FMA (Marschner e Timonen 2006; Kaiser et al. 2015; Mechri et al. 2015) e por diversos fatores ambientais, como propriedades físicas e químicas do solo, temperatura e umidade (Badri e Vivanco 2009; Jones et al. 2009).

O C lábil exsudado pelas raízes na rizosfera favorece a atividade microbiana, que pode ser até 50 vezes maior do que no solo não rizosférico (Prashar et al. 2014), regula a decomposição de compostos orgânicos de maior recalcitrância e controla a abundância relativa de fungos e bactérias (de Graaff et al. 2010; Dotaniya e Meena 2015). Em um experimento, de Graaff et al. (2010)

verificaram o efeito da adição de diferentes concentrações (0, 0.7, 1.4, 3.6, 7.2, 14.4 e 21.7 mg C g⁻¹ solo) de uma solução de C lábil que simulava a composição de exsudatos das raízes (60% de açúcares, 35% de ácidos orgânicos, 2% de aminoácidos) sobre a respiração microbiana, a taxa de decomposição de material orgânico e a abundância relativa de cópias de genes de rRNA de fungos e bactérias. O material orgânico presente no solo era de origem vegetal (*Panicum virgatum*) e foi marcado com ¹³C. A quantificação de genes de rRNA foi realizada via reação em cadeia da polimerase quantitativa (qPCR). A adição de C lábil aumentou a respiração no solo, mas apenas a adição de baixas concentrações de C lábil (0.7, 1.4 mg C g⁻¹) estimulou a decomposição do material orgânico de origem vegetal. A concentração intermediária de C lábil (3.6 mg C g⁻¹) não afetou a decomposição do material orgânico, enquanto que as maiores concentrações (> 7.2 mg C g⁻¹) reduziram a decomposição. Ao mesmo tempo, elevadas concentrações de C lábil (> 3.6 mg C g⁻¹) aumentaram a razão fungos/bactérias para o número de cópias de genes, enquanto que menores concentrações (0.7, 1.4 mg C g⁻¹) aumentaram apenas a respiração (de Graaff et al. 2010).

A comunidade microbiana é extremamente complexa na rizosfera. As bactérias são os microrganismos mais abundantes, e os gêneros mais frequentes são *Agrobacterium*, *Alcaligenes*, *Arthrobacter*, *Azotobacter*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Cellulomonas*, *Flavobacter*, *Frankia*, *Micrococcus*, *Mycobacterium*, *Pseudomonas* e *Rhizobium*, com destaque para *Pseudomonas* (Barriuso et al. 2008; Prashar et al. 2014). Há uma predominância das gram-negativas, não esporulantes, que possuem forma de bastonete e que pertencem ao grupo Proteobacteria (Prashar et al. 2014). Bactérias gram-positivas, esporulantes e que exibem forma de bastonetes ou de cocus, como *Bacillus* e *Clostridium*, são relativamente menos frequentes, embora alguns estudos tenham encontrado maior número de *Bacillus* do que de bactérias gram-negativas na rizosfera de morango, batata (Smalla et al. 2001) e trigo (Rawat et al. 2011). Dentre as gram-positivas, o gênero *Bacillus* compreende o maior número de espécies encontradas na rizosfera (mais de 95% das bactérias gram-positivas), seguido por *Arthrobacter* e *Frankia* (Barriuso et al. 2008). Já os gêneros de

fungos mais comumente encontrados na rizosfera são *Acremonium*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Chaetomium*, *Cunninghamella*, *Curvularia*, *Fusarium*, *Penicillium*, *Phoma*, *Trichoderma* e *Paecilomyces*, com destaque para *Aspergillus*, *Fusarium* e *Penicillium* (El-Amin e Saadabi 2007; Romão-Dumaresq et al. 2016).

A diversidade funcional dos microrganismos da rizosfera é tão importante quanto a diversidade taxonômica, visto que há sobreposição fisiológica entre os taxa e, muitas vezes, mudanças na riqueza e diversidade de espécies não alteram a funcionalidade da comunidade microbiana (Kivlin e Hawkes 2016). O C lábil disponibilizado pelas raízes na rizosfera proporciona aumento da quantidade e da atividade de microrganismos quimioheterotróficos de diversos grupos funcionais, como amilolíticos, celulolíticos, proteolíticos, fixadores de N₂, amonificadores e solubilizadores de fosfato, os quais desempenham papéis fundamentais nas transformações da matéria orgânica, nos ciclos biogeoquímicos dos elementos e, desse modo, no balanço dos nutrientes disponíveis no solo para a absorção pelos vegetais (Andrade 2004; Dotaniya e Meena 2015; Kuzyakov e Blagodatskaya 2015).

Microrganismos capazes de hidrolisar celulose, amido e proteínas estão envolvidos no ciclo do carbono. O grupo funcional dos celulolíticos é formado por fungos (como *Penicillium*, *Aspergillus*, *Trichoderma*, *Fusarium*, *Phoma*, *Trichosporon* e *Cryptococcus*), actinobactérias (como *Streptomyces*) e bactérias (como *Bacillus*, *Xanthomonas*, *Acidobacteria*, *Cellulomonas*, *Serratia* e *Clostridium*), que podem produzir exoenzimas chamadas celulasas (Moreira e Siqueira 2006; Štursová et al. 2012; Yang et al. 2014). O termo celulase é um nome genérico para uma diversidade de complexos enzimáticos que agem em dois estágios distintos: primeiro, desestruturação da estrutura cristalina da celulose (endo-1,4-β-glucanase) seguida por despolimerização (exo-1,4-β-glucanase) e, segundo, hidrólise do dissacarídeo resultante (celobiose) em glicose (β-glucosidase) (Bakshi e Varma 2011).

O grupo funcional de amilolíticos catalisa a hidrólise do amido, principal polissacarídeo de reserva energética das plantas, por meio de enzimas extracelulares chamadas amilases (Andrade 2004; Ramírez-Elías et al. 2014). Na molécula de amido, os monômeros de glicose estão ligados entre si por ligações α 1-4. Este tipo de ligação permite uma quebra mais rápida da molécula do que a ligação β 1-4 observada entre os monômeros de glicose que constituem a celulose. Monômeros de glicose também podem ser encontrados ligados entre si na posição α 1-6 na amilopectina. As α -amilases catalisam a hidrólise tanto do amido quanto da amilopectina em moléculas de glicose. As β -amilases hidrolisam amido à maltose, e a maltose é subsequentemente hidrolisada pela maltase em glicose (Andrade 2004). As amilases microbianas encontradas no solo são produzidas por actinobactérias, fungos e bactérias (Kathiresan e Manivannan 2006; Narayana e Vijayalakshmi 2008; Santos et al. 2012; Ramírez-Elías et al. 2014).

Os proteolíticos atuam no ciclo do C e do N. Fungos (como *Pythium*, *Cladosporium*, *Aspergillus*, *Penicillium* e *Trichophyton*), actinobactérias (como *Streptomyces* e *Micrococcus*) e bactérias (como *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Clostridium*, *Proteus* e *Flavobacterium*) podem produzir proteases e peptidases extracelulares que atuam sequencialmente na degradação de polipeptídios (Vranova et al. 2013). Proteases quebram proteínas em peptídeos, os quais são hidrolisados por peptidases em aminoácidos, que são absorvidos pelas células. Os aminoácidos podem ser utilizados tanto como fonte de C quanto como fonte de N para os microrganismos. A desaminação do aminoácido, processo também conhecido como amonificação, pode ocorrer nos meios intra ou extracelular, e o amônio resultante pode ser utilizado ou excretado pela célula (Nannipieri e Eldor 2009; Landi et al. 2011). O grupo carboxílico é integrado à via glicolítica ou ao ciclo do ácido cítrico e passa a contribuir para o metabolismo energético do microrganismo (Vranova et al. 2013).

Bactérias, cianobactérias e actinobactérias fixadoras de N_2 atmosférico são responsáveis por, aproximadamente, 92% de todo o N que entra anualmente na biosfera (Vitousek et al. 2013). Estes microrganismos reduzem o nitrogênio molecular a amônia por meio do complexo da enzima

nitrogenase, e são encontrados em vida livre no solo, ou associados simbioticamente às raízes, caules ou folhas de determinadas plantas (Olivares et al. 2013). A fixação simbiótica de N₂ nas raízes ocorre em estruturas especializadas (nódulos) e é realizada, especialmente, por bactérias dos gêneros *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Azorhizobium*, *Sinorhizobium* e *Photorhizobium*, e por actinobactérias do gênero *Frankia* (Santi et al. 2013; Sulieman e Tran 2014). Nos nódulos, estes microrganismos fornecem compostos orgânicos nitrogenados para as plantas e, em troca, recebem fotoassimilados (Jia et al. 2004). Estas mesmas bactérias também fixam N₂ em vida livre no solo, uma vez que não são biotróficas obrigatórias. Outros exemplos de microrganismos fixadores de N₂ encontrados em vida livre no solo são *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Beijerinckia*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Clostridium*, *Rhodospirillum*, *Anabaena* e *Nostoc* (Reed et al. 2011; Olivares et al. 2013).

O P contido na matéria orgânica é mineralizado, por meio da ação de fosfatases, em fosfatos inorgânicos passíveis de absorção pelas plantas e por células microbianas. O grupo de enzimas fosfatase inclui fosfomonoesterases ácidas e alcalinas que quebram ligações monoéster e liberam fosfatos a partir de ácidos nucleicos, ácido fítico, açúcares fosfatos e fosfatos de inositol (Nannipieri et al. 2011). Estas enzimas são produzidas por mais de 70% dos microrganismos do solo, incluindo *Bacillus*, *Proteus*, *Serratia*, *Arthrobacter*, *Streptomyces*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Rhizopus* e *Cunninghamella* (Plante 2007; Nannipieri et al 2011). Uma vez mineralizado e não absorvido, o P pode formar complexos inorgânicos insolúveis com Fe, Al e Ca, e precipitar em formas não utilizáveis pelas plantas e células microbianas. O grupo funcional de microrganismos solubilizadores de P convertem os fosfatos de Fe, Al e Ca em formas solúveis passíveis de absorção (Sharma et al. 2013). A solubilização do P inclui a produção e liberação de ácidos orgânicos no solo, como citrato, malato, oxalato, gluconato e succinato, que atuam como agentes quelantes ao formarem complexos com Ca, Fe e Al e, desse modo, liberam fosfatos solúveis (Illmer e Schiner 1995; Chen et al. 2006; Sharma et al. 2013). Dentre os microrganismos

solubilizadores de fosfato destacam-se *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Rhizobium*, *Arthrobacter*, *Serratia* (Chen et al. 2006; Wani et al. 2007; Sridevi et al. 2007) e, especialmente, os fungos *Penicillium* e *Aspergillus* (Sharma et al. 2013; Elias et al. 2016). Vale ressaltar que plantas também exsudam grandes quantidades de ácidos orgânicos que solubilizam P na rizosfera (Jones 1998). O ácido carbônico, derivado do CO₂ proveniente da respiração microbiana e das raízes, reduz o pH da rizosfera e pode contribuir para a solubilização dos fosfatos insolúveis (Illmer e Schiner 1995; Chen et al. 2006).

A variedade de enzimas hidrolíticas produzidas pelos microrganismos dos diferentes grupos funcionais é grande, e elas servem como boas indicadoras da atividade microbiana e da mineralização dos nutrientes no solo. A atividade das enzimas na rizosfera geralmente é maior do que no solo não rizosférico porque os rizodepósitos, especialmente os exsudatos, estimulam a atividade de microrganismos quimioheterotróficos no solo rizosférico (Zhu et al. 2014; Gianfreda 2015). Entretanto, parte das enzimas encontradas na rizosfera tem origem vegetal, e são liberadas como secreções ou após a lise de células das raízes (Spohn e Kuzyakov 2014; Gianfreda 2015).

A exsudação de compostos orgânicos pelas raízes estimulou diferentemente a atividade microbiana e a produção de enzimas extracelulares na rizosfera de árvores típicas de ecossistemas temperados (*Acer saccharum*, *Fagus grandifolia*, *Tsuga canadensis* e *Fraxinus americana*) (Brzostek et al. 2013). A taxa de exsudação de C, a atividade da protease, da enzima quitinolítica n-acetil glicosamidase, da fosfatase ácida e de duas enzimas lignolíticas (fenol oxidase e peroxidase) foram determinadas em solo rizosférico e não rizosférico. A taxa de exsudação de C na rizosfera não diferiu entre as quatro espécies estudadas, mas a estimulação da atividade das enzimas na rizosfera diferiu entre elas, sendo maior em de *F. grandifolia*, intermediária em *T. canadenses* e *A. saccharum* e quase imperceptível em *F. americana* (Brzostek et al. 2013).

Em um experimento de simulação, Renella et al. (2007) verificaram a importância de exsudatos radiciais como mediadores da atividade enzimática na rizosfera. Os autores utilizaram

um modelo artificial de raiz, que consistia em um dispositivo cilíndrico feito com papel filtro de celulose, de onde eram liberadas moléculas orgânicas de baixo peso molecular como glicose, citrato, oxalato e glutamato (simulando exsudatos radiciais) em um aparato de incubação que reproduzia o ambiente da rizosfera e do solo não rizosférico. Foram utilizados dois tipos de solo agrícola, argiloso e arenoso, contendo suas comunidades microbianas naturais. As enzimas estudadas foram fosfatases ácida e alcalina, fosfodiesterase, urease e protease. Os resultados indicaram um estímulo significativo das enzimas apenas na região considerada como rizosfera (0–2 mm de espessura), e que este estímulo dependia do tipo de exsudato liberado e do tipo de solo. A atividade da fosfatase alcalina foi estimulada por glicose, glutamato e citrato tanto no solo argiloso quanto no arenoso. A atividade fosfatase ácida foi estimulada por citrato no solo argiloso e por glutamato, citrato e oxalato no solo arenoso. A atividade da fosfodiesterase foi estimulada por glutamato e citrato no solo argiloso, e por citrato no solo arenoso. A urease teve sua atividade estimulada por glicose e citrato no solo argiloso, mas não foi estimulada por nenhum substrato no solo arenoso. Nenhuma resposta aos substratos foi observada para a atividade da protease (Renella et al. 2007).

Muitos estudos verificaram relações positivas entre enzimas e outros atributos da comunidade microbiana do solo, como carbono da biomassa microbiana (CBM), nitrogênio da biomassa microbiana (NBM) e respiração basal, os quais também servem como medida do potencial de decomposição de material orgânico e da mineralização de nutrientes no solo (Fagotti et al. 2012; Bini et al. 2013; Liu et al. 2014; Zhu et al. 2014; Kuzyakov e Blagodatskaya 2015). Por exemplo, em um estudo em casa de vegetação utilizando ^{13}C e ^{15}N , Zhu et al. (2014) verificaram que os exsudatos liberados das raízes de plantas de soja e de girassol, cultivadas em solo agrícola e em solo nativo de pradaria e avaliadas em dois estágios fenológicos, estimularam positivamente a mineralização do C (entre 45% e 79%) e do N (entre 10% e 52%), independentemente do tipo de solo e do estágio fenológico. A taxa de mineralização destes

elementos foi positivamente relacionada com a respiração na rizosfera. O CBM também foi maior no solo rizosférico (entre 10% e 28%) e foi positivamente relacionado com a atividade da enzima extracelular β -glucosidase (Zhu et al. 2014).

A diversidade metabólica da comunidade microbiana quimioheterotrófica do solo pode ser analisada com auxílio de microplacas Biolog Ecoplates[®] (Biolog Inc., Hayward, CA, USA), que contêm 31 fontes orgânicas de C (carboidratos, ácidos carboxílicos, aminoácidos, aminas, fenóis e polímeros). Entretanto, o perfil metabólico da comunidade microbiana obtido por este método não é completo, pois não inclui fungos ou outros microrganismos de crescimento lento (Garland e Mills 1991). Zak et al. (1994) adaptaram parâmetros ecológicos classicamente utilizados no estudo de comunidades vegetais (como riqueza, índice de diversidade de Shannon e índice de equitabilidade) para a análise dos perfis metabólicos da comunidade microbiana obtidos via Biolog. Tais parâmetros têm sido utilizados para analisar a diversidade metabólica da comunidade microbiana em diferentes tipos de solo (Girvan et al. 2000), em diferentes manejos do solo (Souza et al. 2012) e em solo rizosférico e não rizosférico de diferentes espécies de plantas (Grayston et al. 1996; Yang et al. 2013).

Variações sazonais de temperatura, pluviosidade, potencial hídrico do solo e intensidade luminosa influenciam a rizodeposição (Jones et al. 2004) e, conseqüentemente, a abundância, atividade (Marschner et al. 2002; Koranda et al. 2013; Liu et al. 2014; Tückmantel et al. 2017) e diversidade microbiana na rizosfera (Smalla et al. 2001). Estudos têm demonstrado que a quantidade e atividade dos microrganismos na rizosfera é maior em períodos sazonais favoráveis ao crescimento das plantas, com maior temperatura e umidade, quando também nota-se maior exsudação de C lábil pelas raízes. Em um estudo realizado com pupunha (*Bactris gasipaes*) e cupuaçu (*Theobroma grandiflorum*), espécies nativas da floresta amazônica, Marschner et al. (2002) verificaram que, no período úmido (de maior precipitação pluvial e umidade do solo), houve aumento de 71% do CBM e de 80% da respiração basal na rizosfera de *B. gasipaes*, e

aumento de 73% do CBM e de 82% da respiração basal na rizosfera de *T. grandiflorum*. Na rizosfera de *B. gasipaes*, o número de bactérias passou de 5.12 log UFC g⁻¹ solo, no período seco, para 6.88 log UFC g⁻¹ solo, no período úmido. Na rizosfera de *T. grandiflorum* o número de bactérias passou de 5.03 log UFC g⁻¹ solo, no período seco, para 6.88 log UFC g⁻¹, solo no período úmido. O aumento da quantidade e atividade de microrganismos na rizosfera durante o período sazonal úmido foi atribuído à maior exsudação de compostos orgânicos de fácil degradação pelas raízes destas espécies neste período (Marschner et al. 2002). Em um estudo realizado com plantas híbridas de álamo (*Populus deltoides* × *P. euramericana*) no sudeste da China, Liu et al. (2014) verificaram que o CBM, o NBM, a atividade das enzimas asparaginase e protease e a taxa de mineralização líquida de N na rizosfera das plantas foram maiores no período sazonal de maior temperatura e precipitação pluvial. Em um ecossistema florestal de clima temperado, Tückmantel et al. (2017) observaram elevados teores de C lábil e de CBM na rizosfera durante o verão, e que a sazonalidade tem maior efeito sobre estas variáveis na profundidade de 0–10 cm do solo do que em profundidades maiores.

Koranda et al. (2013) realizaram um experimento para analisar a influência da sazonalidade na caracterização de propriedades funcionais das comunidades microbianas da rizosfera de plantas de uma floresta de clima temperado composta especialmente por espécies da família Fagaceae. Foram estudadas comunidades microbianas de inverno e de verão, as quais foram incubadas em um mesmo tipo de solo contendo diversos tipos de substratos orgânicos marcados com ¹³C (glicose, proteínas, celulose, parede de células microbianas e parede de células vegetais). A comunidade microbiana de inverno exibiu maior eficiência na degradação de substratos complexos (celulose e parede de células vegetais) do que as comunidades de verão, o que foi verificado a partir da atividade da celulase e da taxa de mineralização destes compostos orgânicos. Por outro lado, a utilização de substratos orgânicos de maior labilidade (glicose) foi maior na comunidade microbiana de verão do que na comunidade de inverno. Tais resultados

demonstraram que as comunidades microbianas de diferentes períodos sazonais apresentam características metabólicas distinta e relacionadas com o tipo de fonte de C mais disponível para o seu crescimento (fontes lábeis no verão e fontes mais recalcitrantes no inverno) (Koranda et al. 2013).

Em um estudo de campo com durabilidade de dois anos e realizado no mesmo ecossistema estudado por Koranda et al. (2013), Kaiser et al. (2010) verificaram que variações sazonais na fisiologia da comunidade microbiana da rizosfera são provocadas pela disponibilidade de C lábil e por fatores abióticos. No período de maior umidade do solo e temperatura, foi observada maior quantidade de C lábil, maior biomassa de microrganismos e maior atividade das enzimas extracelulares fenoloxidase e peroxidase na rizosfera, as quais atuam sobre componentes de elevada recalcitrância da matéria orgânica do solo. No período de menor umidade e temperatura, observou-se maior atividade das enzimas celulase e protease. As variações sazonais da atividade de diferentes enzimas demonstraram substituição do principal tipo de substrato decomposto entre verão (matéria orgânica do solo) e inverno (material orgânico). No mesmo ecossistema, a maior exsudação de C lábil na rizosfera durante o período de maior temperatura e umidade aumentou o CBM, a taxa líquida de mineralização de N (amonificação) e a concentração deste nutriente no solo rizosférico. Entretanto, no período de menor temperatura e umidade, observou-se imobilização do N pelos microrganismos da rizosfera, com diminuição da concentração de N no solo e aumento do NBM (Kaiser et al. 2011).

A colonização das raízes por FMA é outro fator que altera o padrão de exsudação de C lábil pelas raízes e a composição e atividade de microrganismos na rizosfera (Jones et al. 2004; Marschner e Timonen 2006). Por colonizarem os tecidos internos das raízes, FMA podem interceptar parte do C lábil antes de sua exsudação para o solo, o que os torna competidores com os microrganismos da rizosfera pelo C proveniente da planta (Marschner e Timonen 2006). Em um experimento em casa de vegetação com a espécie arbórea de início de sucessão tropical

Heliocarpus popayanensis, Matsumoto et al. (2005) verificaram que a quantidade de bactérias fixadoras de N₂ que utilizava glicose como fonte de carbono foi menor na rizosfera de plantas colonizadas por FMA do que na rizosfera das plantas não colonizadas, e inferiram que isto teria ocorrido em função de um grande investimento de C pela planta para a manutenção da taxa de colonização micorrízica nas raízes, que foi em torno de 80%, em detrimento da exsudação. Em um estudo realizado com leucena (*Leucaena leucocephala*) inoculada ou não com o FMA *Glomus macrocarpum*, foi encontrada menor concentração de carboidratos e de aminoácidos, além de menor frequência de ocorrência de fungos como *Aspergillus niger*, *A. flavus*, *Cephalosporium roseum* e *Alternaria* sp. na rizosfera das plantas micorrizadas (Bansal e Mukerj 1994). Mechri et al. (2014) observaram que a inoculação de plantas de oliveira (*Olea europaea*) com o FMA *Rhizophagus intraradices* (sin. *Glomus intraradices*) alterou a concentração de açúcares e a composição da comunidade microbiana da rizosfera. Foi utilizada a análise de perfis de ácidos graxos de fosfolipídios (PFLA) para detectar variações na estrutura da comunidade microbiana da rizosfera. A colonização micorrízica das raízes foi de 52%, e a porcentagem de arbúsculos foi de 31%. Na rizosfera das plantas colonizadas por FMA houve menor concentração de frutose, galactose, sacarose, rafinose e manitol do que na rizosfera das plantas não inoculadas. Na rizosfera das plantas colonizadas por FMA foi verificada maior concentração do ácido graxo 10Me18:0, indicando maior quantidade de actinobactérias, e menor concentração dos ácidos graxos i15:0, a15:0, i16:0, 16:1 ω 7 e cy17:0, indicando menor quantidade de bactérias gram-positivas e gram-negativas.

Kaiser et al. (2015) traçaram o fluxo do C recém fotoassimilado para as raízes, FMA e para a rizosfera de plantas de trigo expostas a ¹³C-CO₂. Para isso, foi utilizada análise de imagens obtidas por espectrometria de massa de íons secundários (NanoSIMS), análise de PFLA e análise do CBM por fumigação-extração. Após 8 h de exposição ao ¹³C-CO₂, foi verificado que o micélio interno dos FMA foi enriquecido com ¹³C. As regiões maduras das raízes, que foram mais

colonizadas por FMA, liberaram menos fotoassimilados para a rizosfera do que as regiões imaturas próximas aos ápices das raízes, as quais não foram colonizadas por estes fungos. Essa diferença ocorreu porque parte significativa do C recém fotoassimilado foi interceptada pelos FMA nas regiões mais colonizadas das raízes. As hifas externas dos FMA exsudaram no solo parte do C interceptado no interior das raízes, de modo que a quantidade de ^{13}C -CBM e de ácidos graxos de fosfolipídios marcados com ^{13}C foram semelhantes na rizosfera e na região do solo imediatamente ao redor das hifas de FMA (chamada de hifosfera) após 8 h de exposição da planta ao ^{13}C - CO_2 . Entretanto, após 24 h desta exposição, o sinal de ^{13}C na hifosfera diminuiu e passou a ser menor do que na rizosfera, indicando que a exsudação de compostos orgânicos pelas hifas dos FMA é mais dinâmica do que a exsudação pelas raízes (Kaiser et al. 2015).

Outros estudos demonstraram que as hifas externas dos FMA exsudam passivamente compostos orgânicos ao longo do solo não rizosférico, e que estes exsudatos influenciam a composição (Andrade et al. 1997) e a atividade da comunidade microbiana, bem como a dinâmica de nutrientes na hifosfera (Herman et al. 2012; Azcón-Aguilar e Barea 2015). As hifas externas dos FMA também secretam glicoproteínas e glomalina, que podem representar uma importante fração do C recalcitrante do solo e influenciar a formação de agregados estáveis (Rillig et al. 2001). O próprio *turnover* das hifas externas dos FMA, que leva de 5 a 6 dias, confere grande entrada de C no solo, que é utilizado por outros microrganismos (Staddon et al. 2003). Desse modo, alguns autores preferem o uso do termo micorrizosfera (Linderman 1988), que compreende o solo rizosférico e o solo hifosférico, para definir a complexa zona de influência das raízes sobre as propriedades químicas, físicas e biológicas do solo (Azcón-Aguilar e Barea 2015).

Embora as raízes e suas relações com microrganismos possuam grande importância na dinâmica de C e nutrientes nos ecossistemas, pouca atenção tem sido direcionada a este tema no contexto da sucessão ecológica tropical. O estudo da dinâmica de raízes finas e de suas interações com FMA e com outros microrganismos na rizosfera é importante para o entendimento de parte

da funcionalidade das comunidades e das estratégias utilizadas pelas plantas para a obtenção de nutrientes ao longo da sucessão. Neste estudo, foi investigada a influência da sucessão e da sazonalidade na produção e morfologia de raízes finas e nas interações das raízes com FMA e com microrganismos da rizosfera em ecossistema de Floresta Atlântica do sul do Brasil.

Referências

- Afkhami ME, Stinchcombe JR (2016) Multiple mutualist effects on genomewide expression in tripartite association between *Medicago truncatula*, nitrogen-fixing bacteria and mycorrhizal fungi. *Mol Ecol* 25:4946–4962
- Aguilar-Trigueros CA, Rillig MC (2016) Effect of different root endophytic on plant community structure in experimental microcosms. *Ecol Evol* 6:8149–8158
- Ahulu EM, Nakata M, Nonaka M (2005) *Arum*- and *Paris*-type arbuscular mycorrhizas in a mixed pine forest on sand dune soil in Niigata Prefecture, central Honshu, Japan. *Mycorrhiza* 15:129–136
- Aidar MPM, Carrenho R, Joly CA (2004) Aspects of arbuscular mycorrhizal fungi in an Atlantic Forest chronosequence. *Biota Neotrop* 4:1–15
- Ames RN, Porter LK, Stjohn TV, Reid CPP (1984) Nitrogen sources and values for vesicular-arbuscular and non-mycorrhizal sorghum grown at three rates of ¹⁵N-amonium sulphate. *New Phytol* 97:269–276
- Andrade G (2004) Role of functional groups of microorganisms on the rhizosphere microcosm dynamics. In: Varma A, Abbott L, Werner D, Hampp R (ed) *Plant Surface Microbiology*. Springer-Verlag, Berlin, pp 51–69
- Andrade G, Mihara KL, Linderman RG, Bethlenfalvay GJ (1997) Bacteria from rhizosphere and hyphosphere soils of different arbuscular-mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 192:71–79

- Augé RM (2001) Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11:3–42
- Azcón-Aguilar C, Barea JM (2015) Nutrient cycling in the mycorrhizosphere. *J Soil Sci Plant Nutr* 15:372–396
- Badri DV, Weir TL, van der Lelie D, Vivanco JM (2009) Rhizosphere chemical dialogues: plant-microbe interactions. *Curr Opin Biotechnol* 20:642–650
- Bais HP, Weir TL, Perry LG, Gilroy S, Vivanco JM (2006) The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annu Rev Plant Biol* 57:233–266
- Bakshi M, Varma A (2011) Soil enzyme: the state-of-art. In: Shukla G, Varma A (ed) *Soil enzymology*. Springer-Verlag, Berlin, pp 1–24
- Bansal M, Mukerji KG (1994) Positive correlation between VAM-induced changes in root exudation and mycorrhizosphere mycoflora. *Mycorrhiza* 5:39–44
- Barriuso J, Solano BR, Lucas JA, Lobo AP, Villaraco AG, Manero FJG (2008) Ecology, genetic diversity and screening strategies of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR). In: Ahmad I, Pichtel J, Hayat S (ed) *Plant-bacteria interactions: strategies and techniques to promote plant growth*. Wiley-VCH Verlag, Weinheim, pp 1–17
- Bergman J, Verbruggen E, Heinze J, Xiang D, Chen B, Joshi J, Rillig MC (2016) The interplay between soil structure, roots, and microbiota as a determinant of plant-soil feedback. *Ecol Evol* 6:7633–7644
- Bhaskar R, Dawson TE, Balvanera P (2014) Community assembly and functional diversity along succession post-managemet. *Funct Ecol* 28:1256–1265
- Bini D, Santos CA, Carmo KB, Kishino N, Andrade G, Zangaro W, Nogueira MA (2013) Effects of land use on soil organic carbon and microbial processes associated with soil health in Southern Brazil. *Eur J Soil Biol* 55:117–123

- Brundrett MC (2002) Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytol* 154:275–304
- Brundrett MC (2009) Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant Soil* 320:37–77
- Brzostek ER, Greco A, Drake JE, Finzi AC (2013) Root carbon inputs to the rhizosphere stimulate extracellular enzyme activity and increase nitrogen availability in temperate forest soils. *Biogeochemistry* 115:65–76
- Bunn R, Lekberg Y, Zabinski C (2009) Arbuscular mycorrhizal fungi ameliorate temperature stress in thermophilic plants. *Ecology* 90:1378–1388
- Busby RR, Gebhart DL, Stromberger ME, Meiman PJ, Paschke MW (2011) Early seral plant species interactions with an arbuscular mycorrhizal fungi community are highly variable. *Appl Soil Ecol* 48:257–262
- Busby RR, Paschke MW, Stromberger ME, Gebhart DL (2012) Seasonal variation in arbuscular mycorrhizal fungi root Colonization of cheatgrass (*Bromus tectorum*), an invasive winter annual. *J Ecosys Ecograph* doi:10.4172/2157-7625.S8-001
- Cairns MA, Brown S, Helmer EH, Baumgardner GA (1997) Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia* 111:1–11
- Cavagnaro TR, Bender SF, Asghari HR, van der Heijden MGA (2015) The role of arbuscular mycorrhizas in reducing soil nutrient loss. *Trends Plant Sci* 20:283–290
- Cavagnaro TR, Gao LL, Smith FA, Smith SE (2001) Morphology of arbuscular mycorrhizas is influenced by fungal identity. *New Phytol* 151:469–475
- Chen YP, Rekha PD, Arun AB, Shen FT, Lai WA, Young CC (2006) Phosphate solubilizing bacteria from subtropical soil and their tricalcium phosphate solubilizing abilities. *Appl Soil Ecology* 34:33–41

- Christie P, Li XL, Chen BD (2004) Arbuscular mycorrhiza can depress translocation of zinc to shoots of host plants in soils moderately polluted with zinc. *Plant Soil* 261:209–217
- Christophersen HM, Smith FA, Smith SE (2009) Arbuscular mycorrhizal colonization reduces arsenate uptake in barley via downregulation of transporters in the direct epidermal phosphate uptake pathway. *New Phytol* 184:962–974
- Clark RB, Zeto SK (2000) Mineral acquisition by arbuscular mycorrhizal plants. *J Plant Nutr* 23:867–902
- Coley PD (1993) Gap size and plant defences. *Trends Ecol Evol* 8:1–2
- Comas LH, Bouma TJ, Eissenstat DM (2002) Linking root traits to potential growth rate in six temperate tree species. *Oecologia* 132:34–43
- Comas LH, Eissenstat DM (2004) Linking root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. *Funct Ecol* 18:388–397
- Comas LH, Mueller KE, Taylor LL, Midford PE, Callahan HS, Beerling DJ (2012) Evolutionary patterns and biogeochemical significance of angiosperm root traits. *Int J Plant Sci* 173:584–595
- Dakora FD, Phillips DA (2002) Root exudates as mediators of mineral acquisition in low nutrient environments. *Plant Soil* 245:35–47
- de Graaff MA, Classen AT, Castro HF, Schadt CW (2010) Labile soil carbon inputs mediate the soil microbial community composition and plant residue decomposition rates. *New Phytol* 188:1055–1064
- Dickson S (2004) The *Arum-Paris* continuum of mycorrhizal symbioses. *New Phytol* 163:187–200
- Dickson S, Smith FA, Smith SE (2007) Structural differences in arbuscular mycorrhizal symbioses: more than 100 years after Gallaud, where next? *Mycorrhiza* 17:375–393
- Dotaniya ML, Meena VD (2015) Rhizosphere effect on nutrient availability in soil and its uptake by plants: a review. *Proc Natl Acad Sci India* 85:1–12

- Dreyer B, Morte A, Lopez JA, Honrubia M (2010) Comparative study of mycorrhizal susceptibility and anatomy of four palm species. *Mycorrhiza* 20:103–115
- Edwards EJ, Benham DG, Marland LA, Fitter AH (2004) Root production is determined by radiation flux in a temperate grassland community. *Glob Change Biol* 10:209–227
- Eissenstat DM (1992) Costs and benefits of constructing roots of small diameter. *J Plant Nutr* 15: 763–782
- El-Amin AN, Saadabi AMA (2007) Contribution to the knowledge of soil fungi in Sudan rhizosphere mycoflora of sugarcane at Kenana sugar Estate. *Inter J Bot* 3:97–102
- Elias F, Woyessa D, Muleta D (2016) Phosphate solubilization potential of rhizosphere fungi isolated from plants in Jimma zone, southwest Ethiopia. *Int J Microbiol*. doi:10.1155/2016/5472601
- Ericsson T, Rytter L, Vapaavouri E (1996) Physiology of carbon allocation in trees. *Biomass Bioenergy* 11:115–127
- Fagotti DSL, Miyauchi MYH, Oliveira AG, Santinoni IA, Eberhardt DN, Nimtz A, Ribeiro RA, Paula AM, Queiroz CAS, Andrade G, Zangaro W, Nogueira MA (2012) Gradients in N-cycling attributes along forestry and agricultural land-use systems are indicative of soil capacity for N supply. *Soil Use Manage* 28:292–298
- Farley RA, Fitter AH (1999) Temporal and spatial variation in soil resources in a deciduous woodland. *J Ecol* 87:688–696
- Fitter A (2002) Characteristics and functions of root systems. In: Kafkafi U, Waisel Y, Eshel A (ed) *Plant roots: the hidden half*. CRC Press, New York, pp 15–32
- Fitter AH, Graves JD, Self GK, Brown TK, Bogie DS, Taylor K (1998) Root production, turnover and respiration under two grassland types along an altitudinal gradient: influence of temperature and solar radiation. *Oecologia* 114:20–30

- Gamage HK, Singhakumara BMP, Ashton MS (2004) Effects of light and fertilization on arbuscular mycorrhizal colonization and growth of tropical rainforest *Syzygium* tree seedlings. *J Trop Ecol* 20:525–534
- Gange AC, Brown VK, Sinclair EGS (1993) Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi: a determinant of plant community structure in early succession. *Funct Ecol* 7:616–622
- Gange AC, Smith AK (2005) Arbuscular mycorrhizal fungi influence visitation rates of pollinating insects. *Ecol Entomol* 30:600–606
- Garland JL, Mills AL (1991) Classification and characterization of heterotrophic microbial communities on the basis of patterns of community level sole carbon source utilization. *Appl Environ Microb* 57:2351–2359
- Gavito ME, Schweiger P, Jakobsen I (2003) P uptake by arbuscular mycorrhizal hyphae: effect of soil temperature and atmospheric CO₂ enrichment. *Glob Change Biol* 9:106–116
- George EK, Haussier G, Vetterlein EG, Marschner H (1992) Water and nutrient translocation by hyphae of *Glomus mosseae*. *Can J Bot* 70:2130–2137
- Gianfreda L (2015) Enzymes of importance to rhizosphere processes. *J Soil Sci Plant Nutr* 15:283–306
- Gianinazzi S, Gollotte A, Binet MN, van Tuinen D, Redecker D, Wipf D (2010) Agroecology: the key role of arbuscular mycorrhizas in ecosystem services. *Mycorrhiza* 20:519–530
- Giehl RFH, Gruber BD, von Wirén N (2014) It's time to make changes: modulation of root system architecture by nutrient signals. *J Exp Bot* 65:769–778
- Giehl RFH, von Wirén N (2014) Root nutrient foraging. *Plant Physiol* 166:509–517
- Girvan MS, Bullimore J, Pretty JN, Osborn AM, Ball AS (2000) Soil type is the primary determinant of the composition of the total and active bacterial communities in arable soils. *Appl Environ Microbiol* 69:1800–1809

- Goldstein G, Santiago LS, Campanello PI, Avalos G, Zhang YJ, Villagra M (2016) Facing shortage or excessive light: how tropical and subtropical trees adjust their photosynthetic behavior and life history traits to a dynamic forest environment. In: Goldstein G, Santiago LS (ed) Tropical Tree Physiology: adaptations and responses in a changing environment. Springer International Publishing, Gewerbestrasse, pp 319–336
- Gosling P, Jones J, Bending GD (2016) Evidence for functional redundancy in arbuscular mycorrhizal fungi and implications for agroecosystem management. *Mycorrhiza* 26:77–83
- Goto BT (2014) Aspectos gerais da classificação. Laboratório de Biologia de Micorrizas. Disponível em <http://glomeromycota.wix.com/lbmicorrizas#!c1/c229i>. Acessado em 12/01/2017.
- Govindarajulu M, Pfeffer PE, Jin H, Abubaker J, Douds DD, Allen JW, Bücking H, Lammers PJ, Shachar-Hill Y (2005) Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Nature* 435:819–823
- Graham JH, Abbott LK (2000) Wheat responses to aggressive and nonaggressive arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 220:207–218
- Grayston SJ, Vaughan D, Jones DL (1996) Rhizosphere carbon flow in trees, in comparison with annual plants: the importance of root exudation and its impact on microbial activity and nutrient availability. *Appl Soil Ecol* 5:29–56
- Grayston SJ, Wang S, Campbell CD, Edwards AC (1998) Selective influence of plant species on microbial diversity in the rhizosphere. *Soil Biol Biochem* 30:369–378
- Gregory PJ, Hutchison DJ, Read DB et al (2003) Non-invasive imaging of roots with high resolution X-ray micro-tomography. *Plant Soil* 255:351–359
- Gruber BD, Giehl RFH, Friedel S, von Wirén N (2013) Plasticity of the *Arabidopsis* root system under nutrient deficiencies. *Plant Physiol* 163:161–179

- Haling RE, Brown LK, Bengough AG, Young IM, Hallett PD, White PJ, George TS (2013) Root hairs improve root penetration, root-soil contact, and phosphorus acquisition in soils of different strength. *J Exp Bot* 64:3711–3721
- Haling RE, Richardson AE, Culvenor RA, Lambers H, Simpson RJ (2010) Root morphology, root-hair development and rhizosheath formation on perennial grass seedlings is influenced by soil acidity. *Plant Soil* 335:457–468
- Haling RE, Simpson RJ, Culvenor RA, Lambers H, Richardson AE (2011) Effect of soil acidity, soil strength and macropores on root growth and morphology of perennial grass species differing in acid-soil resistance. *Plant Cell Environ* 34:444–456
- Haling RE, Yang Z, Shadwell N, Culvenor RA, Stefanski A, Ryan MH, Sandral GA, Kidd DR, Lambers H, Simpson RJ (2016) Root morphological traits that determine phosphorus-acquisition efficiency and critical external phosphorus requirement in pasture species. *Funct Plant Biol* 43:815–826
- Hartmann A, Rothballer M, Schmid M (2008) Lorenz Hiltner, a pioneer in rhizosphere microbial ecology and soil bacteriology research. *Plant Soil*, 312:7–14
- Hawkes CV, Hartley IP, Ineson P, Fitter AH (2008) Soil temperature affects carbon allocation within arbuscular mycorrhizal networks and carbon transport from plant to fungus. *Glob Change Biol* 14:1181–1190
- Hawkins HJ, George E (2001) Reduced ¹⁵N-nitrogen transport through arbuscular mycorrhizal hyphae to *Triticum aestivum* L. supplied with ammonium vs. nitrate nutrition. *Ann Bot* 87: 303–311
- Helmus MR, Keller W, Paterson MJ, Cannon CH, Yan ND, Rusak JA (2010) Communities contain closely related species during ecosystem disturbance. *Ecol Lett* 13:162–174

- Herman DJ, Firestone MK, Nuccio E, Hodge A (2012) Interactions between an arbuscular mycorrhizal fungus and a soil microbial community mediating litter decomposition. *FEMS Microbiol Ecol* 80:236–247
- Hertel D, Leuschner C, Hölscher D (2003) Size and structure of fine roots systems in old-growth and secondary tropical montane forest (Costa Rica). *Biotropica* 35:143–153
- Hodge A (2004) The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytol* 162:9–24
- Hodge A, Storer K (2015) Arbuscular mycorrhiza and nitrogen: implications for individual plants through to ecosystems. *Plant Soil* 386:1–19
- Holdaway RJ, Richardson SJ, Dickie IA, Peltzer DA, Coomes DA (2011) Species- and community-level patterns in fine root traits along a 120 000-year soil chronosequence in temperate rain forest. *J Ecol* 99:954–963
- Huang XF, Chaparro JM, Reardon KF, Zhang R, Shen Q, Vivanco JM (2014) Rhizosphere interactions: root exudates, microbes, and microbial communities. *Botany* 92:267–275
- Humphreys CP, Franks PJ, Rees M, Bidartondo MI, Leake JR Beerling DJ (2010) Mutualistic mycorrhiza-like symbiosis in the most ancient group of land plants. *Nature Commun.* doi: 10.1038/ncomms1105
- Illmer P, Schinner F (1995) Solubilization of inorganic calcium phosphates-solubilization mechanisms. *Soil Biol Biochem* 27:257–263
- Jackson RB, Caldwell MM (1993) The scale of nutrient heterogeneity around individual plants and its quantification with geostatistics. *Ecology* 74:612–614
- Janos DP (1980) Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain forest plant growth. *Ecology* 61:151–162

- Janos DP (1983) Tropical mycorrhizas, nutrient cycles and plant growth. In: Sutton SL, Whitmore TC, Chadwick AC (ed) Tropical rains forest: ecology and management. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp 327–345
- Jaramillo VJ, Ahedo-Hernández R, Kauffman JB (2003) Root biomass and carbon in a tropical evergreen forest of Mexico: changes with secondary succession and forest conversion to pasture. *J Trop Ecol* 19:457–464
- Javot H, Pumplin N, Harrison MJ (2007) Phosphate in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: transport properties and regulatory roles. *Plant Cell Environ* 30:310–322
- Jia Y, Gray VM, Straker CJ (2004) The influence of Rhizobium and arbuscular mycorrhizal fungi on nitrogen and phosphorus accumulation by *Vicia faba*. *Ann Bot* 94:251–258
- Johansen A, Jakobsen I, Jensen ES (1993) Hyphal transport by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus of N applied to the soil as ammonium or nitrate. *Biol Fertil Soils* 16:66–70
- Johansson JF, Paul LR, Finlay RD (2004) Microbial interactions in the mycorrhizosphere and their significance for sustainable agriculture. *FEMS Microbiol Ecol* 48:1–13
- Johnson NC (2010) Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytol* 185:631–647
- Johnson NC, Graham JH, Smith FA (1997) Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytol* 35:575–585
- Johnson NC, Miller RM, Wilson GWT (2017) Mycorrhizal interactions with climate, soil parent material and topography. In: Johnson NC, Gehring C, Jansa J (ed) Mycorrhizal mediation of soil: fertility, structure and carbon storage. Elsevier, Amsterdam, pp 47–66
- Johri AK, Oelmüller R, Dua M, Yadav V, Kuma M, Tuteja N, Varma A, Bonfante P, Persson BL, Stroud RM (2015) Fungal association and utilization of phosphate by plants: success, limitations, and future prospects. *Front Microbiol*. doi:10.3389/fmicb.2015.00984

- Joner EJ, Johansen A (2000) Phosphatase activity of external hyphae of two arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycol Res* 104:81–86
- Jones DL (1998) Organic acids in the rhizosphere – a critical review. *Plant Soil* 205:25–44
- Jones DL, Hodge A, Kuzyakov Y (2004) Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition. *New Phytol* 163:459–480
- Jones DL, Nguyen C, Finlay RD (2009) Carbon flow in the rhizosphere: carbon trading at the soil-root interface. *Plant Soil* 321:5–33
- Jung JY, Shin R, Schachtman DP (2009) Ethylene mediates response and tolerance to potassium deprivation in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 21:607–621
- Kaiser C, Fuchslueger L, Koranda M, Gorfer M, Stange CF, Kitzler B, Rasche F, Strauss J, Sessitsch A, Zechmeister-Boltenstern S, Richter A (2011) Plants control the seasonal dynamics of microbial N cycling in a beech forest soil by belowground C allocation. *Ecology* 92:1036–1051
- Kaiser C, Kilburn MR, Clode PL, Fuchslueger L, Koranda M, Cliff JB, Solaiman ZM, Murphy DV (2015) Exploring the transfer of recent plant photosynthates to soil microbes: mycorrhizal pathway vs direct root exudation. *New Phytol* 205:1537–1551
- Kaiser C, Koranda M, Kitzler B, Fuchslueger L, Schneckner J, Schweiger P, Rasche F, Zechmeister-Boltenstern S, Sessitsch A, Richter A (2010) Belowground carbon allocation by trees drives seasonal patterns of extracellular enzyme activities by altering microbial community composition in a beech forest soil. *New Phytol* 187:843–858
- Karandashov V, Bucher M (2005) Symbiotic phosphate transport in arbuscular mycorrhizas. *Trends Plant Sci* 10:22–29
- Kardol P, Bezemer TM, van der Putten WH (2006) Temporal variation in plant-soil feedback controls succession. *Ecol Lett* 9:1080–1088

- Kaschuk G, Kuyper TW, Leffelaar PA, Hungria M, Giller KE (2009) Are the rates of photosynthesis stimulated by the carbon sink strength of rhizobial and arbuscular mycorrhizal symbioses? *Soil Biol Biochem* 41:1233–1244
- Kathiresan K, Manivannan S (2006) Alpha-amylase production by *Penicillium fellutanum* isolated from mangrove rhizospheric soil. *Afr J Biotechnol* 5:829–832
- Kiers ET, Duhamel M, Beestty Y, Mensah JA, Franken O, Verbruggen E, Fellbaum CR, Kowalchuk GA, Hart MM, Bago A, Palmer TM, West SA, Vandenkoornhuyse P, Jansa J, Bücking H (2011) Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. *Science* 333:880–882
- Kitajima K (1994) Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98:419–428
- Kivlin SN, Hawkes CV, Treseder KK (2011) Global diversity and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biol Biochem* 43:2294–2303
- Klironomos JN (2003) Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology* 84:2292–2301
- Koide RT (1991) Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection. *New Phytol* 117:365–386
- Koide RT (2010) Mycorrhizal symbiosis and plant reproduction. In: Koltai H, Kapulnik Y (ed) *Arbuscular mycorrhizas: physiology and function*. Springer, Dordrecht, pp 297–320
- Koide RT, Dickie IA (2002) Effects of mycorrhizal fungi on plant populations. *Plant Soil* 244:307–317
- Koide RT, Elliott G (1989) Cost, benefit and efficiency of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Funct Ecol* 3:252–255

- Koranda M, Kaiser C, Fuchslueger L, Kitzler B, Sessitsch A, Zechmeister-Boltenstern S, Richter A (2013) Seasonal variation in functional properties of microbial communities in beech forest soil. *Soil Biol Biochem* 60:95–104
- Kramer-Walter KR, Bellingham PJ, Millar TR, Smissen RD, Richardson SJ, Laughlin DC (2016) Root traits are multidimensional: specific root length is independent from root tissue density and the plant economic spectrum. *J Ecol* 104:1299–1310
- Kubota M, McGonigle TP, Hyakumachi M (2005) Co-occurrence of *Arum*- and *Paris*-type morphologies of arbuscular mycorrhizae in cucumber and tomato. *Mycorrhiza* 15:73–77
- Kuzyakov Y, Blagodatskaya E (2015) Microbial hotspots and hot moments in soil: concept and review. *Soil Biol Biochem* 83:184–199
- Landi L, Renella G, Giagnoni L, Nannipieri P (2011). Activities of proteolytic enzymes. In: Dick RP (ed) *Methods of Soil Enzymology*. SSSA, Madison, pp 247–273
- Lark RM, Milne AE, Addiscott TM, Goulding KWT, Webster CP, O'Flaherty S (2004) Scale- and location-dependent correlation of nitrous oxide emissions with soil properties: an analysis using wavelets. *Eur J Soil Sci* 55:611–627
- Lehmann A, Rillig MC (2015) Arbuscular mycorrhizal contribution to copper, manganese and iron nutrient concentrations in crops – a meta-analysis. *Soil Biol Biochem* 81:147–158
- Lehmann A, Veresoglou SD, Leifheit EF, Rillig MC (2014) Arbuscular mycorrhizal influence on zinc nutrition in crop plants – a meta-analysis. *Soil Biol Biochem* 69:123–131
- Leifheit EF, Veresoglou SD, Lehmann A, Morris EK, Rillig MC (2014) Multiple factors influence the role of arbuscular mycorrhizal fungi in soil aggregation – a meta-analysis. *Plant Soil* 374:523–537
- León DG, Moora M, Öpik M, Neuenkamp L, Gerz M, Jairus T, Vasar M, Bueno CG, Davison J, Zobel M (2016) Symbiont dynamics during ecosystem succession: co-occurring plant and arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Microbial Ecol* doi:10.1093/femsec/fiw097

- Li H, Smith FA, Dickson S, Holloway RE, Smith SE (2008) Plant growth depressions in arbuscular mycorrhizal symbioses: not just caused by carbon drain? *New Phytol* 178:852–862
- Linderman RG (1988) Mycorrhizal interactions with the rhizosphere microflora: The mycorrhizosphere effect. *Phytopathology* 78:366–371
- Litton CM, Raich JW, Ryan MG (2007) Carbon allocation in forest ecosystems. *Glob Change Biol* 13:2089–2109
- Liu D, Fang S, Tian Y, Dun X (2014) Seasonal and clonal variations of microbial biomass and processes in the rhizosphere of poplar plantation. *Appl Soil Ecol* 78:65–72
- Lusk CH, Reich PB, Montgomery RA, Ackerly DD, Cavender-Bares J (2008) Why are evergreen leaves so contrary about shade? *Trends Ecol Evol* 23:299–303
- Lynch JM (1987) *The rhizosphere*. Wiley Interscience, Chichester
- Lynch JM, Whipps JM (1990) Substrate flow in the rhizosphere. *Plant Soil* 129:1–10
- Lynch JP, Ho MD (2005) Rhizoeconomics: Carbon costs of phosphorus acquisition. *Plant Soil* 269:45–56
- Mäder P, Vierheilig H, Streitwolf-Engel RT, Boller T, Frey B, Christie P, Wiemken A (2000) Transport of ^{15}N from a soil compartment separated by a polytetrafluoroethylene membrane to plant roots via the hyphal of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol* 146:155–161
- Malhi Y, Doughty C, Galbraith D (2011) The allocation of ecosystem net primary productivity in tropical forests. *Philos Trans R Soc London B Biol Sci* 366:3225–3245
- Marschner H, Dell B (1994) Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant Soil* 59:89–102
- Marschner P, Marino W, Lieberei R (2002) Seasonal effects on microorganisms in the rhizosphere of two tropical plants in polyculture agroforestry system in Central Amazonia, Brazil. *Biol Fertil Soil* 35:68–71

- Marschner P, Timonen S (2006) Bacterial community composition and activity in rhizosphere of roots colonized by arbuscular mycorrhizal fungi. In: Mukerji KG, Manoharachary C, Singh J (ed) Microbial activity in the rhizosphere. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, pp 139–172
- Matsumoto LS, Martines AM, Avanzi MA., Albino UB, Brasil CB, Saridakis DP, Rampazo LGL, Zangaro W, Andrade G (2005) Interactions among functional groups in the cycling of carbon, nitrogen and phosphorus in the rhizosphere of three successional species of tropical woody trees. *Appl Soil Ecol* 28:57–65
- McCormack ML, Dickie IA, Eissenstat DM, Fahey TJ, Fernandez CW, Guo D, Helmisaari HS, Hobbie EA, Iversen CM, Jackson RB, Leppälammı-Kujansuu J, Norby RJ, Phillips RP, Pregitzer KS, Pritchard SG, Rewald B, Zadworny M (2015) Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytol* 207:505–518
- McCormack ML, Guo D (2014) Impacts of environmental factors on fine root lifespan. *Front Plant Sci.* doi:10.3389/fpls.2014.00205
- Mechri B, Manga AGB, Tekaya M, Attia F, Cheheb H, Meriem FB, Braham M, Boujnah D, Hammami M (2014) Changes in microbial communities and carbohydrate profiles induced by the mycorrhizal fungus (*Glomus intraradices*) in rhizosphere of olive trees (*Olea europaea* L.). *Appl Soil Ecol* 75:124–133
- Moreira FMS, Siqueira JO (2006) Microbiologia e bioquímica do solo. Editora UFLA, Lavras
- Mortimer PE, Le Roux MR, Pérez-Fernández MA, Benedito VA, Kleinert A, Xu J, Valentine AJ (2013) The dual symbiosis between arbuscular mycorrhiza and nitrogen fixing bacteria benefits the growth and nutrition of the woody invasive legume *Acacia cyclops* under nutrient limiting conditions. *Plant Soil* 366:229–241

- Moser G, Leuschner C, Hertel D, Graefe S, Soethe N, Iost S (2011) Elevation effects on the carbon budget of tropical mountain forests (S Ecuador): the role of the belowground compartment. *Glob Change Biol* 17:2211–2226
- Müller M, Schmidt W (2004) Environmentally induced plasticity of root hair development in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 134:409–419
- Muthukumar T, Sha L, Yang X, Cao M, Tang J, Zheng Z (2003) Distribution of roots and arbuscular mycorrhizal associations in tropical forest types of Xishuangbanna, southwest China. *Appl Soil Ecol* 22:241–253
- Nannipieri P, Eldor P (2009) The chemical and functional characterization of soil N and its biotic components. *Soil Biol Biochem* 41:2357–2369
- Nannipieri P, Giagnoni L, Landi L, Renella G (2011) Role of phosphatase enzymes in soil. In: Bünemann E, Oberson A, Frossard E (ed) *Phosphorus in action: biological processes in soil phosphorus cycling*. Springer-Verlag, Berlin, pp 215–243
- Narayana KJP, Vijayalakshmi M (2008) Production of extracellular α -amylase by *Streptomyces albidoflavus*. *Asian J Biochem* 3:194–197
- Niu Y, Chai R, Liu L, Jin G, Liu M, Tang C, Zhang Y (2014) Magnesium availability regulates development of root hairs in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Plant Cell Environ* 37:2795–2813
- Nogueira LR, Silva CF, Pereira MG, Gaia-Gomes JH, Silva EMR (2016) Biological properties and organic matter dynamics of soil in pasture and natural regeneration areas in the Atlantic Forest biome. *Rev Bras Ciênc Solo*. doi:10.1590/18069657rbc20150366
- Nogueira MA, Cardoso EJBN (2003) Mycorrhizal effectiveness and manganese toxicity in soybean as affected by soil type and endophyte. *Sci Agric* 60:329–335
- Nogueira MA, Cardoso EJBN (2006) Plant growth and phosphorus uptake in mycorrhizal rangpur lime seedlings under different levels of phosphorus. *Pesq Agropec Bras* 41:93–99

- Nogueira MA, Nehls U, Hampp R, Poralla K, Cardoso EJBN (2007) Mycorrhiza and soil bacteria influence extractable iron and manganese in soil and uptake by soybean. *Plant Soil* 298:273–284
- Nosalewicz A, Lipiec J (2014) The effect of compacted soil layers on vertical root distribution and water uptake by wheat. *Plant Soil* 375:229–240
- Olivares J, Bedmar EJ, Sanjuán J (2013) Biological nitrogen fixation in the context of global change. *Mol Plant Microb Interact* 26:486–494
- Oliveira Júnior JQ, Jesus EC, Lisboa FJ, Berbara RLL, Faria SM (2017) Nitrogen-fixing bacteria and arbuscular mycorrhizal fungi in *Piptadenia gonocantha* (Mart.) Macbr. *Braz J Microbiol* 48:95–100
- Olsson PA, Eriksen B, Dahlberg A (2004) Colonization by arbuscular mycorrhizal and fine endophytic fungi in herbaceous vegetation in the Canadian High Arctic. *Can J Bot* 82:1547–1556
- Öpik M, Davison J, Moora M, Zobel M (2014) DNA-based detection and identification of Glomeromycota: the virtual taxonomy and environmental sequences. *Botany* 92:135–147
- Öpik M, Zobel M, Cantero JJ, Davison J, Facelli JM, Hiiesalu I, Jairus T, Kalwij JM, Koorem K, Leal ME, Liira J, Metsis M, Neshataeva V, Paal J, Phosri C, Põlme S, Reier Ü, Saks Ü, Schimann H, Thiéry O, Vasar M, Moora M (2013) Global sampling of plant roots expands the described molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 23:411–430
- Orman-Ligeza B, Parizot B, Gantet PP, Beeckman T, Bennett MJ, Draye X (2013) Post-embryonic root organogenesis in cereals: branching out from model plants. *Trends Plant Sci* 18:459–467
- Parniske S (2008) Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbiosis. *Nature Rev Microb* 6:763–775
- Pasqualini D, Uhlmann A, Stürmer SL (2007) Arbuscular mycorrhizal fungal communities influence growth and phosphorus concentration of woody plant species from the Atlantic rain forest in South Brazil. *For Ecol Manage* 245:148–155

- Peng S, Eissenstat DM, Graham JH, Williams K, Hodge NC (1993) Growth depression in mycorrhizal citrus at high-phosphorus supply. *Plant Physiol* 101:1063–1071
- Perner H, Schwartz D, Bruns C, Mäder P, George E (2007) Effect of arbuscular mycorrhizal colonization and two levels of compost supply on nutrient uptake and flowering of pelargonium plants. *Mycorrhiza* 17:469–474
- Peterson RL, Farquhar ML (1996) Root hairs: specialized tubular cells extending root surfaces. *Bot Rev* 62:1–40
- Phillip LJ, Posluszny U, Klironomos JN (2001) The influence of mycorrhizal colonization on the vegetative growth and sexual reproductive potential of *Lythrum salicaria* L. *Can J Bot* 79:381–388
- Pinton R, Varanini Z, Nannipieri P (2001) The rhizosphere: biochemistry and organic substances at the soil-plant interface. Marcel Dekker, New York
- Plante AF (2007) Soil Biogeochemical cycling of inorganic nutrients and metals. In: Paul EA (ed) *Soil microbiology, ecology, and biochemistry*. Academic Press, Oxford, pp 389–432
- Poulton JL, Bryla D, Koide RT, Stephenson AG (2002) Mycorrhizal infection and high soil phosphorus improve vegetative growth and the female and male functions in tomato. *New Phytol* 154:255–264
- Pouyú-Rojas E, Siqueira JO (2000) Micorriza arbuscular e fertilização do solo no desenvolvimento pós-transplante de mudas de sete espécies florestais. *Pesq Agropec Bras* 35:103–114
- Prashar P, Kapoor N, Sachdeva (2014) Rhizosphere: its structure, bacterial diversity and significance. *Rev Environ Sci Biotechnol* 13:63–77
- Pregitzer KS, King JS, Burton AJ, Brown SE (2000) Responses of tree fine roots to temperature. *New Phytol* 147:105–115
- Priess J, Then CH, Fölster H (1999) Litter and fine-root production in three types of tropical premontane rain forest in SE Venezuela. *Plant Ecol* 143:171–187

- Raich JW, Clark DA, Schwendenmann L, Wood TE (2014) Aboveground tree growth varies belowground carbon allocation in a tropical rainforest environment. *Plos One* 9:e100275
- Ramírez-Elías MA, Ferrera-Cerrato R, Alarcón A, Almaraz JJ, Ramírez-Valverde G, de-Bashan LE, Esparza-García FJ, Garfía-Barradas O (2014) Identification of culturable microbial functional groups isolated from rhizosphere of four species of mangroves and their biotechnological potential. *Appl Soil Ecol* 82:1–10
- Rawat S, Izhari A, Khan A (2011) Bacterial diversity in wheat rhizosphere and their characterization. *Adv Appl Sci Res* 2:351–356
- Read DJ, Duckett JG, Francis R, Ligrone R, Russell A (2000) Symbiotic fungal associations in “lower” land plants. *Philos Trans R Soc London B Biol Sci* 355:815–830
- Redecker D, Kodner R, Graham LE (2000) Glomalean fungi from the Ordovician. *Science* 289:1920–1921
- Reed SC, Cleveland CC, Townsend AR (2011) Functional ecology of free-living nitrogen fixation: a contemporary perspective. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 42:489–512
- Renella G, Landi L, Valori F, Nannipieri P (2007) Microbial and hydrolase activity after release of low molecular weight organic compounds by a model root surface in a clayey and a sandy soil. *Appl Soil Ecol* 36:124–129
- Richardson AE (2009) Regulating the phosphorus nutrition of plants: molecular biology meeting agronomic needs. *Plant Soil* 322:17–24
- Rillig MC, Wright SF, Nichols KA, Schmidt WF, Torn MS (2001) Large contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils. *Plant Soil* 233:167–177
- Rodríguez-Rodríguez RM, Herrera P, Furrázola E (2013) Arbuscular mycorrhizal colonization in Asteraceae from White sand savanas, in Pinar del Río, Cuba. *Biota Neotrop* 13:136–140

- Romão-Dumaresq AS, Dourado MN, Fávaro LCL, Mendes R, Ferreira A, Araújo WL (2016) Diversity of cultivated fungi associated with conventional and transgenic sugarcane and the interaction between endophytic *Trichoderma virens* and the host plant. *Plos One* 11: e0158974
- Rondina ABL, Lescano LEAM, Alves RA, Matsuura EM, Nogueira MA, Zangaro W (2014) Arbuscular mycorrhizas increase survival, precocity and flowering of herbaceous and shrubby species of early stages of tropical succession in pot cultivation. *J Trop Ecol* 30:599–614
- Rosado BHP, Martins AC, Colomeu TC, Oliveira RS, Joly CA, Aidar MPM (2011) Fine root biomass and root length density in a lowland and a montane tropical rain forest, SP, Brazil. *Biota Neotrop* 11:203–209
- Ruiz-Lozano JM, Aroca R, Zamarreño AM, Molina S, Andreo-Jiménez B, Porcel R, García-Mina JM, Ruyter-Spira C, López-Ráez JA (2016) Arbuscular mycorrhizal symbiosis induces strigolactone biosynthesis under drought and improves drought tolerance in lettuce and tomato. *Plant Cell Environ* 39:441–452
- Ryan MH, Tibbett M, Edmonds-Tibbett T, Suriyagoda LDB, Lambers H, Cawthray GR, Pang J (2012) Carbon trading for phosphorus gain: the balance between rhizosphere carboxylates and arbuscular mycorrhizal symbiosis in plant phosphorus acquisition. *Plant Cell Environ* 35:2170–2180
- Ryan MH, van Herwaarden AF, Angus JF, Kirkegaard JA (2005) Reduced growth of autumn-sown wheat in a low-P is associated with high colonization by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 270:275–286
- Santi C, Bogusz D, Franche C (2013) Biological nitrogen fixation in non-legume plants. *Ann Bot* 111:743–767
- Santiago LS (2010) Can growth form classification predict litter nutrient dynamics and decomposition rates in lowland wet forest? *Biotropica* 42:72–79

- Santiago LS, Wright SJ (2007) Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. *Funct Ecol* 21:19–27
- Santos ER, Teles ZNS, Campos NM, Souza DAJ, Bispo ASR, Nascimento RP (2012) Production of α -amylase from *Streptomyces* sp. SLBA-08 strain using agro-industrial by-products. *Braz Arch Biol Technol* 55:793–800
- Sato T, Ezawa T, Cheng W, Tawaraya K (2015) Release of acid phosphatase from extraradical hyphae of arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus clarus*. *Soil Sci Plant Nutr* 61:269–274
- Savage N, Yang TJ, Chen CY, Lin KL, Monk NA, Schmidt W (2013) Positional signaling and expression of ENHANCER OF TRY AND CPC1 are tuned to increase root hair density in response to phosphate deficiency in *Arabidopsis thaliana*. *Plos One* 8:e75452
- Sayer EJ, Tanner EVJ, Cheesman AW (2006) Increased litterfall changes fine root distribution in moist tropical forest. *Plant Soil* 281:5–13
- Schachtman DP, Reid RJ, Aylim SM (1998) Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. *Plant Physiol* 116:447–453
- Schenck NC, Perez Y (1988) Manual for identification of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. INVAM, Gainesville
- Schmidt W, Schikora A (2001) Different pathways are involved in phosphate and iron stress-induced alterations of root epidermal cell development. *Plant Physiol* 125:2078–2084
- Schüßler A (2017) Glomeromycota (version Jan 2016). In: Roskov Y, Abucay L, Orrell T, Nicolson D, Bailly N, Kirk P, Bourgoin T, DeWalt RE, Decock W, De Wever A, van Nieukerken E, Zarucchi J, Penev L (ed) *Species 2000 & ITIS Catalogue of Life*, 30th January 2017. Disponível em www.catalogueoflife.org/col. Acessado em 13/02/2017.
- Schüßler A, Schwaezott D, Walker C (2001) A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycol Res* 105:1413–1421

- Sena JOA, Labate CA, Cardoso EJB (2004) Caracterização fisiológica da redução de crescimento de mudas de citros micorrizadas em altas doses de fósforo. *Rev Bras Ciênc Solo* 28:827–832
- Sharma SB, Sayyed RZ, Trivedi MH, Gobi TA (2013) Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils. *Springerplus*. doi:10.1186/2193-1801-2-587
- Simon L, Bousquet J, Lévesque RC, Lalonde M (1993) Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature* 363:67–69
- Siqueira JO, Carneiro MAC, Curi N, Rosado SCS, Davide AC (1998) Mycorrhizal colonization and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in Southeastern Brazil. *For Ecol Manage* 107:241–252
- Siqueira JO, Saggin-Junior OJ (2001) Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian native woody species. *Mycorrhiza* 11:245–255
- Smalla K, Wieland G, Buchner A, Zock A, Parzy J, Kaiser S, Roskot N, Heuer H, Berg G (2001) Bulk and rhizosphere soil bacterial communities studied by denaturing gradient gel electrophoresis: plant-dependent enrichment and seasonal shifts revealed. *Appl Environ Microbiol* 67:4742–4751
- Smith FA, Grace EJ, Smith SE (2009) More than a carbon economy: nutrient trade and ecological sustainability in facultative arbuscular mycorrhizal symbioses. *New Phytol* 182:347–358
- Smith SE, Dickson S, Smith FA (2001) Nutrient transfer in arbuscular mycorrhizas: how are fungal and plant processes integrated? *Aust J Plant Physiol* 28:685–692
- Smith SE, Facelli E, Pope S, Smith FA (2010) Plant performance in stressful environments: interpreting new and established knowledge of the roles of arbuscular mycorrhizas. *Plant Soil* 326:3–20

- Smith SE, Jakobsen I, Grølund M, Smith FA (2011) Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: Interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. *Plant Physiol* 156:1050–1057
- Smith SE, Read DJ (2008) *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, London
- Smith SE, Smith FA (2011) Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Ann Rev Plant Biol* 62:227–250
- Smith SE, Smith FA, Jakobsen I (2004) Functional diversity in arbuscular mycorrhizal (AM) symbioses: the contribution of the mycorrhizal P uptake pathway is not correlated with mycorrhizal responses in growth or total P uptake. *New Phytol* 162:511–524
- Soudzilovskaia NA, Douma JC, Akhmetzhanova AA, van Bodegom PM, Cornwell WK, Moens EJ, Treseder KK, Tibbett M, Wang YP, Cornelissen JHC (2015) Global patterns of plant root colonization intensity by mycorrhizal fungi explained by climate and soil chemistry. *Glob Ecol Biogeogr* 24:371–382
- Souza LM, Schlemmer F, Alencar PM, Lopes AAC, Passos SR, Xavier GR, Fernandes MF, Mendes IC, Reis FB (2012) Estrutura metabólica e genética de comunidades bacterianas em solo de cerrado sob diferentes manejos. *Pesq Agropec Bras* 47:269–276
- Spohn M, Kuzyakov Y (2014) Spatial and temporal dynamics of hotspots of enzyme activity in soil as affected by living and dead roots: a soil zymography analysis. *Plant Soil* 379:67–77
- Sridevi M, Mallaiah KV, Yadav NCS (2007) Phosphate solubilization by *Rhizobium* isolates from *Crotalaria* species. *J Plant Sci* 2:635–639
- Staddon PL, Bronk Ramsey C, Ostle N, Ineson P, Fitter AH (2003) Rapid turnover of hyphae of mycorrhizal fungi determined by AMS microanalysis of ^{14}C . *Science* 300:1138–1140
- Stanley MR, Koide RT, Shumway DL (1993) Mycorrhizal symbiosis increases growth, reproduction and recruitment of *Abutilon theophrasti* Medic. in the field. *Oecologia* 94:30–35

- Stürmer SL (2012) A history of the taxonomy and systematics of arbuscular mycorrhizal fungi belonging to the phylum Glomeromycota. *Mycorrhiza* 22:247–258
- Štursová M, Žifčáková L, Leigh MB, Burgess R, Baldrian P (2012) Cellulose utilization in forest litter and soil: identification of bacterial and fungal decomposers. *FEMS Microbiol Ecol* 80:735–746
- Suliman S, Tran LSP (2014) Symbiotic nitrogen fixation in legume nodules: metabolism and regulatory mechanisms. *Int J Mol Sci* 15:19389–19393
- Tatsuhiko E, Smith SE, Smith FA (2001) Differentiation of polyphosphate metabolism between the extra- and intraradical hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol* 149:555–563
- Tibbett M, Cairney JWG (2007) The cooler side of mycorrhizas: their occurrence and functioning at low temperatures. *Can J Bot* 85:51–62
- Treseder KK, Balser TC, Bradford MA, Brodie EL, Dubinsky EA, Eviner VT, Hofmockel KS, Lennon JT, Levine UY, MacGregor BJ, Pett-Ridge J, Waldrop MP (2012) Integrating microbial ecology into ecosystem models: challenges and priorities. *Biogeochemistry* 109:7–18
- Tripathi DK, Singh S, Singh S, Mishra S, Chauhan DK, Dubey NK (2015) Micronutrients and their diverse role in agricultural crops: advances and future prospective. *Acta Physiol Plant*. doi:10.1007/s11738-015-1870-3
- Tückmantel T, Leuschner C, Preusser S, Kandeler E, Angst G, Mueller CW, Meier IC (2017) Root exudation patterns in a beech forest: dependence on soil depth, root morphology, and environment. *Soil Biol Biochem* 107:188–197
- Turrini A, Giovannetti M (2012) Arbuscular mycorrhizal fungi in national parks, nature reserves and protected areas worldwide: a strategic perspective for their in situ conservation. *Mycorrhiza* 22:81–97
- Urcelay C, Días S (2003) The mycorrhizal dependence of subordinates determines the effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant diversity. *Ecology Letters* 6:388–391

- Vacheron J, Desbrosses G, Bouffaud ML, Touraine B, Moëgne-Loccoz Y, Muller D, Legendre L, Wisniewski-Dyé F, Prigent-Combaret C (2013) Plant growth-promoting rhizobacteria and root system functioning. *Front Plant Sci.* doi:10.3389/fpls.2013.00356
- van Aarle IM, Cavagnaro TR, Smith SE, Smith FA, Dickson S (2005) Metabolic activity of *Glomus intraradices* in *Arum*- and *Paris*-type arbuscular mycorrhizal colonization. *New Phytol* 166:611–618
- van der Heijden MGA, Boller T, Wiemken A, Sanders IR (1998) Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology* 79:2082–2091
- van der Heijden MGA, Streitwolf-Engel R, Riedl R, Siegrist S, Neudecker A, Ineichen K, Boller T, Wiemken A, Sanders IR (2006) The mycorrhizal contribution to plant productivity, plant nutrition and soil structure in experimental grassland. *New Phytol* 172:739–752
- Varga S (2010) Effects of arbuscular mycorrhizas on reproductive traits in sexually dimorphic plants. *Span J Agric Res* 8:S11–S24
- Veiga RSL, Jansa J, Frossard E, van der Heijden MGA (2011) Can arbuscular mycorrhizal fungi reduce the growth of agricultural weeds? *Plos One.* doi:10.1371/journal.pone.0027825
- Verbruggen E, Kiers ET (2010) Evolutionary ecology of mycorrhizal functional diversity in agricultural systems. *Evol Appl* 3:547–560
- Veresoglou SD, Rillig MC (2011) Suppression of fungal and nematode plant pathogens through arbuscular mycorrhizal fungi. *Biol Lett.* doi: 10.1098/rsbl.2011.0874
- Vitousek PM (1984) Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology* 65:285–298
- Vitousek PM, Menge DNL, Reed SC, Cleveland CC (2013) Biological nitrogen fixation: rates, patterns and ecological controls in terrestrial ecosystems. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* doi:10.1098/rstb.2013.0119

- Vogt KA, Vogt JD, Bloomfield J (1998) Analysis of some direct and indirect methods for estimating root biomass and production of forests at an ecosystem level. *Plant Soil* 200:71–89
- Vranova V, Rejsek K, Formanek P (2013) Proteolytic activity in soil: a review. *Appl Soil Ecol* 70:23–32
- Wagg C, Jansa J, Stadler M, Schmid B, van der Heijden MGA (2011) Mycorrhizal fungal identity and diversity relaxes plant-plant competition. *Ecology* 92:1303–1313
- Wani PA, Khan MS, Zaidi A (2007) Synergistic effects of the inoculation with nitrogen-fixing and phosphate-solubilizing rhizobacteria on the performance of field-grown chickpea. *J Plant Nutr Soil Sci* 170:283–287
- Warren JM, Hanson PJ, Iversen CM, Kumar J, Walker AP, Wullschleger SD (2015) Root structural and functional dynamics in terrestrial biosphere models evaluation and recommendations. *New Phytol* 205:59–78
- Watts-Williams SJ, Jakobsen I, Cavagnaro TR, Grølund M (2015) Local and distal effects of arbuscular mycorrhizal colonization on direct pathway Pi uptake and root growth in *Medicago truncatula*. *J Exp Bot* 66:4061–4073
- Wehner J, Antunes PM, Powell JR, Mazukatow J, Rillig MC (2010) Plant pathogen protection by arbuscular mycorrhizas: a role for fungal diversity? *Pedobiologia* 53:197–201
- Weston LA, Ryan PR, Watt M (2012) Mechanisms for cellular transport and release of allelochemicals from plant roots into the rhizosphere. *J Exp Bot* 63:3445–3454
- Whipps JM (2001) Microbial interactions and biocontrol in the rhizosphere. *J Exp Bot* 52:487–511
- Whiteside MD, Garcia MO, Treseder KK (2012) Amino acid uptake in arbuscular mycorrhizal plants. *Plos One* 7:e47643
- Xia M, Guo D, Pregitzer K (2010) Ephemeral root modules in *Fraxinus manshurica*. *New Phytol* 188:1065–1074

- Yang JK, Zhang JJ, Yu HY, Cheng JW, Miao LH (2014) Community composition and cellulase activity of cellulolytic bacteria from forest soil planted with broad-leaved deciduous and evergreen trees. *Appl Microbiol Biotechnol*
- Yang Q, Wang X, Shen Y (2013) Comparison of soil microbial community catabolic diversity between rhizosphere and bulk soil induced by tillage or residue retention. *J Soil Sci Plant Nutr* 13:187–199
- Yang TJW, Perry PJ, Ciani S, Pandian S, Schmidt W (2008) Manganese deficiency alters the patterning and development of root hairs in *Arabidopsis*. *J Exp Bot* 59:3453–3464
- Zak JC, Willig MR, Morrhead DL, Wildman HG (1994) Functional diversity of microbial communities: a quantitative approach. *Soil Biol Biochem* 26:1101–1108
- Zangaro W, Alves RA, Lescano LE, Ansanelo AP, Nogueira MA (2012a) Investment in fine roots and arbuscular mycorrhizal fungi decrease during succession in three Brazilian ecosystems. *Biotropica* 44:141–150
- Zangaro W, Alves RA, Souza PB, Rostirola LV, Lescano LEAM, Rondina ABL, Nogueira MA (2014) Succession and environmental variation influence soil exploration potential by fine roots and mycorrhizal fungi in an Atlantic ecosystem in southern Brazil. *J Trop Ecol* 30:237–248
- Zangaro W, Ansanelo AP, Lescano LEAM, Alves RA, Rondina ABL, Nogueira MA (2012b) Infection intensity, spore density and inoculum potential of arbuscular mycorrhizal fungi decrease during secondary succession in tropical Brazilian ecosystems. *J Trop Ecol* 28:453–462
- Zangaro W, Assis RL, Rostirola LV, Souza PB, Gonçalves MC, Andrade G, Nogueira MA (2008) Changes in arbuscular mycorrhizal associations and fine root traits in sites under different plant successional phases in southern Brazil. *Mycorrhiza* 19:37–45
- Zangaro W, Bononi VLR, Trufen SB (2000) Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody species in South Brazil. *J Trop Ecol* 16:603–622

- Zangaro W, Lescano LEAM, Matsuura EM, Rondina ABL, Nogueira MA (2016) Differences between root traits of early- and late-successional trees influence below-ground competition and seedling establishment. *J Trop Ecol* 32:300–313
- Zangaro W, Nishidate FR, Camargo FRS, Romagnoli GG, Vandresen J (2005) Relationships among arbuscular mycorrhizas, root morphology and seedling growth of tropical native woody species in southern Brazil. *J Trop Ecol* 21:529–540
- Zangaro W, Nishidate FR, Vandresen J, Andrade G, Nogueira MA (2007) Root mycorrhizal colonization and plant responsiveness are related to root plasticity, soil fertility and successional status of native woody species in southern Brazil. *J Trop Ecol* 23:53–62
- Zangaro W, Nisizaki SMA, Domingos JCB, Nakano EM (2003) Mycorrhizal response and successional status in 80 woody species from south Brazil. *J Trop Ecol* 19:315–324
- Zangaro W, Rostiola LV, Souza PB, Alves RA, Lescano LEAM, Rondina ABL, Nogueira, MA Carrenho R (2013) Root colonization and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi in distinct successional stages from an Atlantic rainforest biome in southern Brazil. *Mycorrhiza* 23:221–233
- Zangaro W, Torezan JMD, Rostiola LV, Souza PB, Nogueira MA (2015) Influence of mycorrhizas, organic substrates and container volumes on the growth of *Heliocarpus popayanensis* Kunth. *Cerne* 21:395–403
- Zhu B, Gutknecht JLM, Herman DJ, Keck DC, Firestone MK, Cheng W (2014) Rhizosphere priming effects on soil carbon and nitrogen mineralization. *Soil Biol Biochem* 76:183–192

Capítulo 1 – A morfologia das raízes e suas interações com microrganismos são modificadas pelas plantas ao longo da sucessão como estratégias para obtenção de nutrientes*

Artur Berbel Lirio Rondina¹, Marco Antonio Nogueira², Waldemar Zangaro¹

¹Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Departamento de Biologia Animal e Vegetal, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Londrina, 86051-990, Londrina, PR, Brasil

²Laboratório de Biotecnologia do Solo, Embrapa Soja, Caixa Postal 231, 86001-970, Londrina, PR, Brasil

Autor para correspondência:

Waldemar Zangaro

Departamento de Biologia Animal e Vegetal, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Londrina, 86051-990, Londrina, PR, Brasil

Telefone: ++55 43 33714247, Fax: ++55 43 33714550

E-mail: wzangaro@uel.br

*Este artigo será submetido ao periódico *Plant and Soil*

Fator de impacto (JCR[®] 2015) = 2.969; Qualis Capes 2015 na área Biodiversidade: A1

1 **RESUMO**

2 Neste estudo, testou-se a hipótese de que plantas apresentam diferentes estratégias para obtenção
3 de nutrientes do solo ao longo da sucessão ecológica. Realizou-se uma investigação de campo
4 em quatro áreas representativas de diferentes estádios da sucessão de um ecossistema de Floresta
5 Estacional Semidecidual do sul do Brasil: uma área de gramíneas e uma área de vegetação
6 arbustiva, representando os estádios iniciais da sucessão, e uma floresta secundária e uma
7 floresta madura, representando os estádios tardios. Foram coletadas raízes finas para
8 determinação dos comprimentos total e específico, diâmetro, densidade do tecido, incidência e
9 comprimento de pelos absorventes. A colonização das raízes por fungos micorrízicos
10 arbusculares (FMA) e o número de esporos de FMA no solo também foram avaliados. Foram
11 coletadas amostras de solo rizosférico e solo não rizosférico para análise do carbono (CBM) e
12 nitrogênio (NBM) da biomassa microbiana, respiração basal do solo, carbono total, carbono lábil
13 (C lábil), teores de N, P, K, Ca e Mg e contagem de microrganismos quimioheterotróficos de
14 diferentes grupos funcionais. Altas taxas de colonização por FMA e raízes com maior
15 comprimento específico e maior incidência de pelos absorventes longos foram associadas às
16 plantas das áreas em início de sucessão, onde foram identificadas zonas de depleção de
17 nutrientes na rizosfera. Diferentemente, as plantas das fases tardias da sucessão exibiram
18 menores taxas de colonização por FMA e raízes finas com maior diâmetro e densidade do tecido.
19 Na rizosfera destas plantas foram observados maiores teores de C lábil, elevados CBM, NBM,
20 respiração basal, número de microrganismos quimioheterotróficos e zona de acúmulo de
21 nutrientes. As características intrínsecas das espécies de plantas dos diferentes grupos ecológicos
22 da sucessão e dos ambientes onde elas ocorrem estão envolvidas na configuração da morfologia
23 das raízes e das interações das plantas com microrganismos para obter nutrientes do solo.

24 **Palavras-chave:** biomassa microbiana, carbono lábil, floresta tropical, micorrizas arbusculares,
25 respiração microbiana, rizosfera.

26 **ABSTRACT**

27 We tested the hypothesis that plants exhibit different strategies for nutrient acquisition over the
28 ecological succession. A field investigation was carried out in four areas at distinct successional
29 stages of a Semideciduous Seasonal Forest in Southern Brazil: a grassland and a shrub
30 vegetation, representing the early successional stages, and a secondary forest and a mature forest,
31 representing the late successional stages. Fine roots were sampled to assess total- and specific-
32 root lengths, diameter, tissue density and root-hairs length and incidence. Root colonization by
33 arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and the number of AMF spores in soil were also assessed.
34 Rhizospheric and bulk soils were sampled to assess carbon (CMB) and nitrogen (NMB) of
35 microbial biomass, soil basal respiration, total C, labile C, concentration of N, P, K, Ca and Mg
36 and number of chemoheterotrophic microorganisms of distinct functional groups. High AMF
37 root colonization and fine roots with higher specific length and higher incidence of longer root
38 hairs were associated to plants of early successional areas, where nutrient depletion zones were
39 detected in rhizosphere. On the other hand, plants of late successional areas exhibited lower
40 AMF-root colonization and fine roots with higher diameter and tissue density. High amount of
41 labile C, high values of CMB, NMB, basal respiration, number of chemoheterotrophic
42 microorganisms and nutrient accumulation zones were observed in the rhizosphere of plants of
43 late successional areas. Intrinsic traits of plant species of the different ecological groups of
44 succession and the characteristics of the environments where they occur are related to the
45 configuration of fine root morphology and plant-microorganisms interactions for nutrient
46 acquisition from soil.

47 **Keywords:** arbuscular mycorrhizas, labile carbon, microbial biomass, microbial respiration,
48 rhizosphere, tropical forest.

49 **Introdução**

50 O sistema de raízes finas é a via primária por onde plantas absorvem água e nutrientes do solo, e
51 sua morfologia, fisiologia e interação com microrganismos afetam o potencial de aquisição
52 destes recursos (Comas et al. 2002; Zangaro et al. 2005). Plantas herbáceas e arbóreas das fases
53 iniciais da sucessão são intolerantes ao sombreamento, apresentam rápido crescimento e suas
54 elevadas demandas nutricionais combinam com as características dos seus sistemas de raízes
55 absorventes, que possuem alta ramificação, altos comprimentos total e específico, baixa
56 densidade dos tecidos, pequeno diâmetro, alta abundância de pelos absorventes longos e alta
57 colonização por fungos micorrízicos arbusculares (FMA). Ao contrário, plantas das fases tardias
58 da sucessão são tolerantes ao sombreamento, apresentam crescimento lento e suas baixas
59 demandas nutricionais combinam com suas raízes absorventes, que possuem baixa ramificação,
60 baixos comprimentos total e específico, alta densidade dos tecidos, grande diâmetro, baixa
61 abundância de pelos absorventes curtos e baixa colonização por FMA (Zangaro et al. 2008,
62 2012a, 2014). Essas diferenças refletem a eficiência em que o C fotoassimilado é investido no
63 sistema de raízes (Comas e Eissenstat 2004). O C investido nas raízes é utilizado na respiração,
64 produção de tecidos, manutenção da simbiose com FMA ou pode ser exsudado para o solo
65 (Farrar et al. 2003) na forma de açúcares, ácidos orgânicos, aminoácidos, vitaminas, enzimas,
66 purinas e compostos fenólicos (Dakora e Phillips 2002; Jones et al. 2009). A região ao redor das
67 raízes, geralmente com 1 a 3 mm de espessura, que recebe esses exsudados é denominada
68 rizosfera (Kuzyakov e Blagodatskaya 2015). O C disponibilizado pelas raízes proporciona o
69 aumento da quantidade de microrganismos de diversos grupos funcionais na rizosfera, como
70 amilolíticos, celulolíticos, proteolíticos, fixadores de N₂, amonificadores e solubilizadores de
71 fosfato. Estes desempenham papéis fundamentais nas transformações da matéria orgânica, nos
72 ciclos biogeoquímicos e, portanto, na dinâmica dos recursos nutricionais disponíveis para os
73 vegetais (Kuzyakov et al. 2007; Kuzyakov e Blagodatskaya 2015).

74 À medida que as plantas absorvem nutrientes do solo, pode ocorrer formação de zona de
75 depleção na rizosfera. O tamanho dessa zona é comumente influenciado pelo movimento dos
76 íons no solo, pela demanda nutricional da planta, pelo comprimento dos pelos absorventes e pela
77 razão área/volume do sistema de raízes finas (Schachtman et al. 1998; Smith e Read 2008). O
78 aumento na área de exploração do solo pela planta para além da zona de depleção de nutrientes
79 pode ser obtido via hifas dos FMA (Smith e Smith 2011). Elas absorvem nutrientes
80 (especialmente P, N e Zn) e água de regiões do solo não alcançadas pelo sistema de raízes
81 (Smith e Read 2008; Smith et al. 2011) e os transferem para as células corticais das raízes em
82 troca de fotoassimilados (Lynch e Ho 2005; Kiers et al. 2011). Por demandarem grande
83 quantidade de C fotoassimilado, FMA podem alterar a composição e o padrão de distribuição
84 dos exsudatos da raiz, o que pode resultar em mudanças na atividade e na estrutura das
85 comunidades microbianas da rizosfera (Jones et al. 2004; Marschner e Timonen 2006; Kaiser et
86 al. 2015). FMA são capazes de interceptar parte dos fotoassimilados no interior das raízes antes
87 que sejam exsudados para a rizosfera, o que os torna competidores com outros microrganismos
88 pelo C proveniente das plantas (Marschner e Timonen 2006).

89 Poucos são os estudos de campo que analisam os atributos das raízes absorventes e suas
90 interações com os microrganismos do solo como estratégias para obtenção de nutrientes pelas
91 plantas no contexto da sucessão tropical. Neste estudo, realizou-se uma investigação em áreas
92 representativas de diferentes estádios da sucessão com o objetivo de analisar atributos de raízes
93 relacionados com a absorção (morfologia e colonização por FMA) e atributos do solo
94 relacionados com a densidade e a atividade de microrganismos que podem auxiliar na obtenção
95 de nutrientes pelas plantas. Também foram analisadas características químicas dos solos
96 rizosféricos e não rizosféricos para detectar formação de zonas de acúmulo ou depleção de
97 nutrientes na rizosfera. A hipótese é que as estratégias das plantas para a obtenção de nutrientes,
98 baseadas na morfologia das raízes e interação com microrganismos, mudam ao longo da

99 sucessão. Plantas das fases iniciais da sucessão, que possuem altas demandas nutricionais e taxas
100 de crescimento, exibem zona de depleção de nutrientes na rizosfera e investem mais em raízes
101 morfológicamente eficientes e em FMA para explorar maior volume de solo. Plantas das fases
102 tardias da sucessão, que possuem baixas demandas nutricionais e taxas de crescimento, investem
103 menos em características morfológicas das raízes e FMA e mais em microrganismos que
104 realizam decomposição de material orgânico e ciclagem de nutrientes na rizosfera, o que gera
105 acúmulo de nutrientes no solo rizosférico e facilita a absorção pelas plantas.

106

107 **Metodologia**

108 *Áreas de estudo*

109 Quatro áreas em diferentes estádios da sucessão de um ecossistema de Floresta Estacional
110 Semidecidual (bioma Mata Atlântica), localizadas no município de Londrina, Estado do Paraná,
111 Brasil, foram estudadas. O solo das áreas é classificado como Rhodic Ferralsol (FAO 1994). O
112 clima é classificado como Cfa-mesotérmico, com verões quentes, estação seca indefinida, média
113 anual de temperatura de 21 °C e precipitação pluvial anual de 1600 mm. As amostragens foram
114 realizadas em outubro de 2012, janeiro, abril e julho 2013. Os dados de precipitação pluvial e
115 média mensal da temperatura do ar no município de Londrina durante o período de amostragem
116 foram obtidos da estação agrometeorológica do Instituto Agrônomo do Paraná (www.iapar.br).

117 O solo da primeira área de amostragem teve o horizonte A e parte do horizonte B removidos
118 em 1986, quando os 3 m da camada superior foram removidos, expondo o subsolo (23° 19' 33.7"
119 S, 51° 11' 42.5" W). Essa área representa os primeiros estádios da sucessão, com solo degradado
120 e de baixa fertilidade, e é colonizada atualmente por gramíneas, especialmente *Paspalum*
121 *notatum* Flügge e *Cynodon* sp., além de algumas espécies herbáceas esparsas como *Solanum*
122 *viarum* Dunal, *Hypochaeris* spp. e *Borreria latifolia* (Aubl.) K.Schum. A segunda área
123 corresponde a uma vegetação arbustiva regenerada naturalmente após o abandono de uma área

124 agrícola onde houve cultivo de soja por 5 anos empregando-se adubação química recomendada
125 para a cultura (23° 21' 20.6" S, 51° 13' 19.9" W). No momento das coletas, as principais espécies
126 presentes na área eram as gramíneas *Urochloa panicoides* P. Beauv e *Urochloa decumbens*
127 (Stapf) R.D. Webster, os arbustos *Baccharis dracunculifolia* DC., *Mimosa invisa* Mart. ex Colla
128 e *Vernonia polyanthes* Less., e as arbóreas pioneiras *Solanum granulosoleprosum* Dun. e
129 *Cecropia pachystachya* Trécul. A terceira área é uma floresta secundária regenerada após o
130 abandono de uma pastagem em 1987 (23° 27' 3.9" S, 51° 13' 45.4" W). As espécies iniciais
131 *Alchornea triplinervia* (Spreng.) Müll.Arg., *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan, *Colubrina*
132 *glandulosa* Perkins, *Croton floribundus* Spreng., *Tabernaemontana catharinensis* A.DC. e
133 tardias *Jacaranda puberula* Cham. e *Ocotea puberula* (Rich.) Nees são as espécies arbóreas
134 mais frequentes na área. A quarta área é um fragmento maduro de Floresta Estacional
135 Semidecidual localizado no Parque Estadual Mata dos Godoy (23° 26' 51.2" S, 51° 15' 13.7" W).
136 Esta área apresenta grande diversidade de espécies, além de complexas estruturas de comunidade
137 e dossel. As espécies arbóreas mais frequentes são *Actinostemon concolor* (Spreng.) Müll.Arg.,
138 *Aspidosperma polyneuron* Müll.Arg., *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl., *Euterpe*
139 *edulis* Mart., *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms, *Holocalyx balansae* Micheli, *Sorocea*
140 *bonplandii* (Baill.) W.C.Burger et al. e os gêneros *Guarea* e *Trichilia* (Zangaro et al. 2013).

141
142 *Atributos de raízes finas e de FMA*
143 Sete parcelas permanentes de 15 m × 15 m foram demarcadas em cada área de estudo. Três
144 amostras aleatórias de solo foram coletadas em cada parcela com auxílio de trado coletor de
145 volume fixo de 79.5 cm³ (4.5 cm de diâmetro e 5 cm de altura). As amostras foram colocadas em
146 sacos plásticos e armazenadas em geladeira a 4 °C até o processamento. Cada amostra foi imersa
147 em água durante 15 min e submetida a peneiramento úmido (malha de 0.25 mm) para obtenção
148 de raízes finas vivas com diâmetro igual ou inferior a 2 mm. As raízes finas vivas foram

149 separadas manualmente das mortas com base na coloração, na elasticidade e no grau de coesão
150 do córtex e do estelo (Gower 1987). O comprimento total das raízes foi determinado pelo
151 método de intersecção com linhas em placa de Petri (Tennant 1975). A densidade do tecido foi
152 determinada mergulhando uma massa conhecida de raízes finas em proveta graduada contendo
153 água e observando o volume de líquido deslocado. O diâmetro das raízes finas foi determinado
154 em três pontos de vinte segmentos de raízes de cada amostra. A incidência de pelos absorventes
155 foi avaliada pela presença ou ausência de pelos em 100 intersecções de raízes finas de cada
156 amostra com linhas em placa de Petri (Zangaro et al. 2005). O comprimento dos pelos
157 absorventes foi determinado pela medida de 100 pelos por amostra de raízes. As medidas foram
158 realizadas utilizando microscópio de luz (100×) com lente micrométrica. Para obtenção da massa
159 seca, parte das raízes foi colocada separadamente em sacos de papel, de acordo com a área de
160 origem, e secas em estufa a 60 °C até peso constante. O comprimento específico da raiz foi
161 obtido pela divisão do comprimento total da raiz pela sua massa seca.

162 Para extração dos esporos de FMA, 20 g de solo coletados em cada parcela foram submetidos
163 às técnicas de peneiramento úmido (peneiras com malha de 710–53 µm) e flutuação dos esporos
164 em sacarose 60% (Brundrett et al. 1996). Os esporos obtidos na peneira de menor malha foram
165 lavados em água corrente, espalhados em papel filtro previamente quadriculado e aqueles com
166 aparência saudável foram contados com auxílio de estereomicroscópio (40×). Para estimar a
167 colonização das raízes finas por FMA, uma alíquota de aproximadamente 1 g de raízes frescas de
168 cada amostra foi clarificada em KOH 10%, acidificada em HCl 1%, lavada em água corrente e
169 corada com azul de tripano 0.05% (Brundrett et al. 1996). Para algumas raízes com forte
170 pigmentação, foi utilizado H₂O₂ 0.5% após o KOH. A taxa de colonização das raízes finas por
171 FMA foi determinada pelo método de intersecção de quadrantes descrito por McGonigle et al.
172 (1990), usando microscópio de luz (100×).

173

174 *Atributos microbiológicos e químicos do solo rizosférico e não rizosférico*

175 Em cada parcela, 12 sub-amostras aleatórias de raízes finas dos primeiros 5 cm de profundidade
176 foram escavadas utilizando enxada e foram agitadas manualmente em bandejas para a obtenção
177 de todo o solo aderido à sua superfície. Este solo foi considerado como solo rizosférico. Doze
178 sub-amostras de solo que não estava em contato direto com a superfície das raízes foram
179 coletadas na própria parcela. Este solo foi considerado como solo não rizosférico. Assim, sete
180 amostras compostas de solo rizosférico e sete amostras compostas de solo não rizosférico foram
181 obtidas em cada área em cada amostragem. Após a obtenção das amostras de solo rizosférico e
182 não rizosférico, estas foram imediatamente armazenadas em caixa térmica com gelo no próprio
183 local de coleta e, em seguida, foram passadas em peneiras de 4 mm e acondicionadas em câmara
184 fria a 4 °C para análises posteriores.

185 O carbono (CBM) e o nitrogênio (NBM) da biomassa microbiana do solo rizosférico e não
186 rizosférico foram determinados pelo método de fumigação-extração (Vance et al. 1987). Duas
187 alíquotas de 20 g de cada amostra foram obtidas e uma foi fumigada por 24 h a 25 °C com
188 clorofórmio após correção da umidade das alíquotas para 60% da capacidade de retenção de
189 água. Em seguida, foi realizada extração com K_2SO_4 0.5 mol L⁻¹ e filtragem da alíquota
190 fumigada e da alíquota não fumigada. O carbono orgânico no extrato das duas alíquotas de solo
191 foi quantificado colorimetricamente após oxidação com $KMnO_4$ (Bartlett e Ross 1988). O
192 nitrogênio dos extratos foi quantificado pelo método Azul de Indofenol após digestão sulfúrica
193 (Feije e Anger 1972). O CBM e o NBM foram calculados pela diferença entre o carbono e o
194 nitrogênio do extrato da alíquota fumigada e o da alíquota não fumigada, utilizando os
195 coeficientes de extração $K_C = 0.33$, para o carbono, e $K_N = 0.68$, para o nitrogênio (Brookes et al.
196 1985). O carbono lábil (C lábil) foi obtido a partir da concentração de carbono no extrato da
197 alíquota não fumigada (Pabst et al. 2013). Para a determinação da respiração basal do solo, uma
198 alíquota de 50 g de cada amostra teve sua umidade corrigida para 60% da capacidade de retenção

199 de água e foi incubada a 28 °C por sete dias, no escuro, em frasco hermeticamente fechado
200 contendo recipiente com 10 mL de NaOH 0.5 mol L⁻¹ (armadilha de CO₂). A quantificação do
201 CO₂ proveniente da respiração dos microrganismos do solo foi realizada pela titulação do NaOH
202 remanescente com HCl 0.5 mol L⁻¹ na presença de fenolftaleína (Alef 1995). O quociente
203 metabólico ($q\text{CO}_2$), que expressa a eficiência metabólica e o estresse da comunidade microbiana,
204 foi calculado pela razão entre a respiração basal do solo e o CBM (Anderson e Domsch 1993).

205 Para a quantificação de microrganismos dos grupos funcionais, uma alíquota de 10 g de
206 amostra foi suspensa em 90 mL de solução de NaCl 0.85% por 30 minutos em agitador
207 horizontal. Com a suspensão de solo foram preparadas diluições em série e alíquotas de 40 µL
208 das diluições apropriadas foram espalhadas em placas de Petri, em duplicata, contendo meios de
209 cultura específicos para bactérias fixadoras de N₂ que utilizam malato como fonte de carbono
210 (FNM) (Döbereiner e Day 1976), bactérias fixadoras de N₂ que utilizam glicose como fonte de
211 carbono (FNG) (Wilson e Knight 1952), amilolíticos (Pontecorvo et al. 1953), celulolíticos
212 (Wood 1980), proteolíticos (Albino e Andrade 2006) e actinobactérias (Kuster e Williams 1964).

213 As placas foram incubadas no escuro a 28 °C, avaliadas entre o 4° e o 7° dia de incubação e
214 reveladas de acordo com o grupo funcional. A contagem foi feita com base em unidades
215 formadoras de colônia (UFC). Para a quantificação de bactérias heterotróficas e fungos, diluições
216 apropriadas da suspensão de solo foram adicionadas em meios de cultura liquefeitos (ágar
217 nutriente, para bactérias heterotróficas, e meio de Martin, para fungos) e, em seguida, cinco
218 gotas de 40 µL dessas suspensões foram distribuídas em placas de Petri (Jahnel et al. 1999). As
219 placas foram incubadas a 28 °C e analisadas entre o 3° e o 7° dia de incubação. Os
220 microrganismos amonificadores foram avaliados por inoculação de diluições apropriadas em
221 tubos múltiplos contendo meio específico (Sarathchandra 1978), seguida de incubação no escuro
222 a 28 °C por 3 a 7 dias. A contagem de bactérias heterotróficas, fungos e amonificadores foi

223 realizada pelo número mais provável (NMP) estimado em uma tabela de probabilidades (Jahnel
224 et al. 1999). Os dados de UFC e de NMP foram transformados em \log_{10} .

225 Para a análise química do solo rizosférico e não rizosférico, alíquotas foram previamente
226 secas à temperatura ambiente após passagem por peneira de 2 mm. Potássio e fósforo foram
227 extraídos com Mehlich-1 e determinados por fotometria de chama e espectrofotometria,
228 respectivamente. Cálcio e magnésio foram extraídos com KCl 1 mol L⁻¹ e determinados por
229 titulação inversa. O pH foi obtido em solução de CaCl₂ 0.01 mol L⁻¹ e o carbono total (C total)
230 foi determinado pelo método Walkley-Black (Pavan et al. 1992). Calculou-se o quociente
231 microbiano (q_{Mic}) como a porcentagem que o CBM representa do C total do solo. O nitrogênio
232 mineral foi determinado por dupla destilação (a primeira com MgO e a segunda com Liga de
233 Devarda) e titulação utilizando o método de Kjeldahl (Keeney e Nelson 1982).

234

235 *Análise dos dados*

236 A normalidade dos dados e a homocedasticidade foram previamente analisadas pelos testes de
237 Shapiro-Wilk e Levene, respectivamente. A razão solo rizosférico/solo não rizosférico (razão
238 R/NR) das variáveis químicas e microbiológicas foi calculada em cada estágio da sucessão. As
239 razões R/NR e os dados de incidência de pelos absorventes, colonização micorrízica e q_{Mic} ,
240 expressos em porcentagem, foram transformados em arco-seno(x/100) antes de serem
241 analisados. Os atributos relativos aos FMA, os atributos morfológicos das raízes finas e as razões
242 R/NR foram comparados entre os estágios da sucessão por meio da Anova de um fator seguida
243 pelo teste de Tukey. Os efeitos dos fatores solo (rizosférico e não rizosférico) e estágio
244 sucessional sobre as variáveis químicas e microbiológicas foram analisados por meio da Anova
245 de dois fatores seguida pelo teste de Tukey. Foram realizadas Análises de Componentes
246 Principais (PCA) para obter uma visão geral do comportamento dos atributos das raízes
247 relacionados com capacidade de absorção (morfologia e colonização micorrízica) em cada

248 estágio da sucessão, e uma visão geral do comportamento dos atributos químicos e
249 microbiológicos (desconsiderando-se os microrganismos cultiváveis) nos solos rizosféricos e não
250 rizosféricos de cada estágio da sucessão. Correlações de Pearson foram realizadas entre os
251 atributos relacionados aos FMA e de raízes finas com os atributos químicos e microbiológicos
252 (desconsiderando-se os microrganismos cultiváveis) do solo rizosférico e não rizosférico,
253 considerando todos os estágios sucessionais juntos. Em todos os testes, o nível de significância
254 adotado foi de 5%.

255

256 **Resultados**

257 Os valores mensais de precipitação pluvial apresentaram padrão relativamente homogêneo ao
258 longo do período de amostragem (Fig 1), sendo que entre dezembro e fevereiro e em junho
259 ocorreram maiores precipitações. As maiores temperaturas ocorreram entre outubro e março, e as
260 menores entre abril e julho.

261 A colonização micorrízica das raízes (Fig 2a) diminuiu com o avanço da sucessão,
262 apresentando maiores valores nas áreas de Gramíneas e Arbustos, diminuindo na Floresta
263 secundária e atingindo os menores valores na Floresta madura. A densidade de esporos de FMA
264 no solo (Fig 2b) seguiu a mesma tendência de diminuição com o avanço da sucessão, sendo que
265 no solo da Floresta madura o número de esporos foi menor do que nas demais áreas.

266 O comprimento total das raízes (Fig 3a) não diferiu entre os quatro estágios da sucessão. Já o
267 comprimento específico das raízes (Fig 3b) diminuiu com o avanço da sucessão, sendo maior nas
268 áreas de Gramíneas e Arbustos do que nas Florestas secundária e madura. O diâmetro das raízes
269 (Fig 3c) aumentou com o avanço da sucessão, sendo que os maiores diâmetros ocorreram na
270 Floresta madura, seguida pela Floresta secundária e os menores valores ocorreram nas áreas de
271 Gramíneas e Arbustos. As densidades dos tecidos das raízes (Fig 3d) foram maiores nas
272 Florestas secundária e madura do que nas áreas de Gramíneas e Arbustos. Tanto a incidência

273 (Fig 3e) quanto o comprimento (Fig 3f) dos pelos absorventes diminuíram com o avanço da
274 sucessão, sendo que os valores encontrados nas áreas de Gramíneas e Arbustos foram maiores do
275 que nas Florestas secundária e madura.

276 O C total (Fig 4a) aumentou com o avanço da sucessão tanto no solo rizosférico quanto no
277 solo não rizosférico. O C lábil (Fig 4b) também aumentou com o avanço sucessional tanto no
278 solo rizosférico quanto no solo não rizosférico, sendo que nas Florestas secundária e madura o
279 carbono lábil foi maior no solo rizosférico do que no não rizosférico. O CBM (Fig 4c), o NBM
280 (Fig 4d) e a respiração basal (Fig 4e) aumentaram nos solos rizosférico e não rizosférico com o
281 avanço da sucessão, sendo que nas Florestas secundária e madura foram observados valores mais
282 elevados no solo rizosférico do que no não rizosférico para as três variáveis. O qCO_2 (Fig 4f) foi
283 maior no solo rizosférico e no não rizosférico da área de Gramíneas do que nos solos das demais
284 áreas. O $qMic$ (Fig 4g) no solo não rizosférico não diferiu entre as quatro áreas. No entanto, os
285 valores foram maiores nos solos rizosféricos das Florestas secundária e madura em comparação
286 com as áreas de Gramíneas e Arbustos. Nas Florestas secundária e madura, o $qMic$ foi maior no
287 solo rizosférico do que no não rizosférico. O teor de N mineral (Fig 4h) aumentou com o avanço
288 da sucessão, sendo que nas Florestas secundária e madura foi maior no solo rizosférico do que
289 no não rizosférico. O teor de P (Fig 4i) foi maior nos solos da área de Arbustos do que nos solos
290 das demais áreas. Tanto o solo rizosférico quanto o não rizosférico da área de Gramíneas
291 apresentou os menores teores de P. Nas Florestas secundária e madura os teores de P foram
292 maiores no solo rizosférico do que no não rizosférico. O teor de K (Fig 4j) foi menor nos solos
293 da área de Gramíneas do que nos solos das demais áreas, sendo que nas Florestas secundária e
294 madura o teor foi maior no solo rizosférico do que no não rizosférico. O teor de Ca (Fig 4k)
295 aumentou com o avanço da sucessão, sendo menor nos solos da área de Gramíneas do que nas
296 demais áreas. O teor de Mg (Fig 4l) aumentou com o avanço da sucessão, sendo que os menores
297 valores ocorreram na área de Gramíneas. O pH (Fig 4m) não diferiu entre os solos não

298 rizosféricos das quatro áreas. No solo rizosférico, o pH foi maior na Floresta madura comparada
299 com a área de Gramíneas.

300 As razões solo rizosférico/solo não rizosférico (R/NR) do C total, C lábil, CBM, NBM,
301 respiração basal do solo, q_{Mic} , N mineral, P, K, Ca, Mg e pH aumentaram com o avanço da
302 sucessão (Fig 5). Apenas a razão R/NR do q_{CO_2} não diferiu entre as quatro áreas. As razões
303 R/NR do C total, C lábil, NBM, respiração basal do solo, N mineral e K foram maiores nas
304 Florestas secundária e madura do que nas áreas de Gramíneas e Arbustos. A razão R/NR do
305 CBM foi maior na Floresta madura do que nas áreas de Gramíneas e Arbustos, sendo que na
306 Floresta secundária foi maior do que na área de Gramíneas. As razões R/NR do q_{Mic} nas
307 Florestas secundária e madura foram maiores do que na área de Gramíneas. A razão R/NR do
308 teor de P foram maiores nas Florestas secundária e madura, seguidas pelas áreas de Arbustos e
309 Gramíneas. A razão R/NR do teor de Ca foi maior na Floresta madura do que na área de
310 Gramíneas, sendo que a área de Arbustos e a Floresta secundária não diferiram de nenhuma
311 outra área. A razão R/NR do teor de Mg foi maior na Floresta madura do que nas demais áreas,
312 sendo que na Floresta secundária foi maior do que na área de Gramíneas. A razão R/NR do pH
313 foi menor na área de Gramíneas do que nas demais áreas. Ocorreu formação de zona de depleção
314 no solo rizosférico da área de Gramíneas para C total, C lábil, N mineral, P, Mg e Ca. Na área de
315 Arbustos ocorreu zona de depleção de Mg. As Florestas secundária e madura exibiram zona de
316 acúmulo de todos os nutrientes e de C total e C lábil no solo rizosférico.

317 De modo geral, o número de microrganismos dos grupos funcionais aumentou tanto no solo
318 rizosférico quanto no solo não rizosférico com o avanço da sucessão (Apêndice 1). O número de
319 FNM (Apêndice 1a) foi menor nos solos da área de Gramíneas do que nos solos das demais
320 áreas, sendo que na Floresta madura foi maior no solo rizosférico do que no não rizosférico. O
321 número de FNG (Apêndice 1b) foi menor nos solos da área de Gramíneas do que nos solos das
322 demais áreas, sendo que nas Florestas secundária e madura foi maior no solo rizosférico do que

323 no solo não rizosférico. O número de amonificadores (Apêndice 1c) foi menor nos solos da área
324 de Gramíneas do que nos solos das outras áreas, sendo que foi maior no solo rizosférico do que
325 no não rizosférico na área de Arbustos e nas Florestas secundária e madura. O número de
326 proteolíticos (Apêndice 1d) foi menor nos solos da área de Gramíneas do que nos solos das
327 demais áreas, sendo que na Floresta madura foi maior no solo rizosférico do que no solo não
328 rizosférico. O número de amilolíticos (Apêndice 1e) foi menor na área de Gramíneas do que nas
329 demais áreas, sendo que na Floresta madura foi maior no solo rizosférico do que no não
330 rizosférico. O número de celulolíticos (Apêndice 1f) não diferiu entre os solos não rizosféricos
331 das quatro áreas e foi menor no solo rizosférico da área de Gramíneas do que no mesmo solo das
332 demais áreas. Na Floresta madura, o número de celulolíticos no solo rizosférico foi maior do que
333 no solo não rizosférico. O número de bactérias heterotróficas (Apêndice 1g) foi menor nos solos
334 da área de Gramíneas do que nos solos das demais áreas. Nas Florestas secundária e madura, o
335 número de bactérias heterotróficas foi maior no solo rizosférico do que no solo não rizosférico.
336 O número de fungos (Apêndice 1h) não diferiu entre as quatro áreas, independentemente do solo.
337 O número de actinobactérias (Apêndice 1i) foi menor no solo rizosférico da área de Gramíneas
338 do que no solo rizosférico das demais áreas. No solo não rizosférico, foi maior na Floresta
339 secundária do que na área de Gramíneas, sendo que a área de Arbustos e a Floresta madura não
340 diferiram de nenhuma outra área. Na Floresta madura, o número de actinobactérias foi maior no
341 solo rizosférico do que no solo não rizosférico.

342 As razões R/NR para todos os grupos funcionais de microrganismos aumentaram com o
343 avanço da sucessão (Apêndice 2). As razões R/NR dos FNM, FNG, amonificadores e fungos
344 foram maiores nas Florestas secundária e madura do que nas áreas de Gramíneas e Arbustos. As
345 razões R/NR dos amilolíticos, celulolíticos, actinobactérias e proteolíticos foram maiores na
346 Floresta madura do que nas demais áreas. Na Floresta secundária, a razão R/NR dos proteolíticos
347 foi maior do que na área de Gramíneas, e a área de Arbustos não diferiu destas duas. A razão

348 R/NR das bactérias heterotróficas na Floresta madura foi maior do que nas áreas de Gramíneas e
349 Arbustos, mas não diferiu da Floresta secundária. As razões R/NR das bactérias heterotróficas na
350 área de Arbustos e na Floresta secundária não diferiram entre si, mas foram maiores do que na
351 área de Gramíneas. Na área de Gramíneas, o número de FNM e de fungos foi o mesmo nos dois
352 solos, porém, o número de proteolíticos e bactérias heterotróficas foi menor no solo rizosférico
353 do que no não rizosférico. Nas demais áreas, os outros grupos funcionais de microrganismos
354 ocorreram em maior número no solo rizosférico do que no não rizosférico.

355 Na PCA, os atributos de raízes finas relacionados com a absorção (morfologia e colonização
356 micorrízica) (Fig 6a) demonstraram distinção clara entre os estádios sucessionais ao formar dois
357 grupos. Do lado positivo do eixo 1 ficaram as Florestas secundária e madura, que têm em
358 comum raízes com maior diâmetro e densidade do tecido. Do lado negativo do eixo 1 estão as
359 áreas de Gramíneas e Arbustos, que apresentaram raízes com maior colonização micorrízica,
360 maior incidência e comprimento de pelos absorventes e maior comprimento específico. As
361 características microbiológicas e químicas (Fig 6b) separaram os solos rizosféricos dos solos não
362 rizosféricos nas Florestas secundária e madura ao longo do lado positivo do eixo 1, mas pouca
363 diferença foi observada entre os dois tipos de solo das áreas de Gramíneas e Arbustos. Nas
364 Florestas secundária e madura, os solos rizosféricos ficaram mais positivamente relacionados
365 com C lábil, respiração basal, CBM, NBM e q_{Mic} . Na área de Gramíneas, ambos os solos
366 ficaram do lado negativo do eixo 1 e muito próximos entre si, sendo relacionados positivamente
367 apenas com o q_{CO_2} e negativamente com as demais variáveis. Ao longo do eixo 2, os solos da
368 área de Arbustos distanciaram-se dos solos das demais áreas por estarem mais positivamente
369 relacionados com o teor de P, que apresentou altos valores nessa área.

370 No solo rizosférico, o C total, o C lábil, o CBM, o NBM, a respiração basal, o q_{Mic} e o teor
371 de N mineral foram negativamente correlacionados com a colonização micorrízica, o número de
372 esporos de FMA no solo, o comprimento específico das raízes, a incidência e o comprimento de

373 pelos absorventes, mas apresentaram correlação positiva com a densidade do tecido e o diâmetro
374 das raízes (Apêndice 3). As concentrações de K e Ca exibiram correlações negativas com a
375 colonização micorrízica e a incidência de pelos absorventes, mas apresentaram correlação
376 positiva com o diâmetro das raízes. O $q\text{CO}_2$ apresentou correlação negativa com o diâmetro das
377 raízes e correlação positiva com a incidência de pelos absorventes. No solo não rizosférico, o C
378 lábil, o CBM e a respiração basal apresentaram correlações negativas com a colonização
379 micorrízica, o comprimento específico das raízes e a incidência e comprimento de pelos
380 absorventes, mas apresentaram correlação positiva com a densidade do tecido e o diâmetro das
381 raízes. A colonização micorrízica também foi correlacionada negativamente com o C total, o
382 NBM e o teor de N mineral. Houve correlação negativa do C total e do NBM com o
383 comprimento específico e o comprimento de pelos absorventes. O C total e o teor de N mineral
384 foram correlacionados negativamente com a incidência de pelos absorventes e positivamente
385 com o diâmetro da raiz.

386

387 **Discussão**

388 *Plantas das fases iniciais da sucessão investem na eficiência morfológica das raízes e nos FMA*
389 *como estratégias para obter nutrientes*

390 As raízes finas das plantas das áreas do início da sucessão apresentaram maior comprimento
391 específico, maior incidência e comprimento de pelos absorventes, menores diâmetro e densidade
392 do tecido do que as raízes finas das Florestas secundária e madura. Zangaro et al. (2008, 2012a,
393 2014) obtiveram resultados semelhantes neste mesmo ecossistema. As raízes com elevado
394 comprimento específico (Comas e Eissenstat 2004; Haling et al. 2016) e alta incidência de
395 longos pelos absorventes (Peterson e Farquhar 1996; Haling et al. 2013) possuem capacidade de
396 explorar grande volume de solo. Raízes que apresentam pequenos diâmetros permitem maior
397 influxo de nutrientes (Eissenstat 1992). Tais características morfológicas indicam alta eficácia no

398 uso do C para a produção de um sistema de raízes com alto potencial de exploração do solo
399 (Zangaro et al. 2012a), o que combina com as altas demandas nutricionais das plantas heliófilas
400 de rápido crescimento das fases iniciais da sucessão (Zangaro et al. 2008, 2012a). As raízes
401 coletadas nas áreas de Gramíneas e Arbustos apresentaram alta colonização por FMA. Embora
402 as plantas destas áreas possuam raízes finas com morfologia e fisiologia típicas para um alto
403 potencial de absorção de nutrientes, elas não se desenvolvem sem os FMA, fator biótico
404 indispensável para a sobrevivência e crescimento deste grupo funcional de plantas em solo de
405 baixa fertilidade (Zangaro et al. 2000, 2007; Rondina et al. 2014).

406 O alto requerimento nutricional das plantas do início da sucessão pode levar à formação de
407 zona de depleção de nutrientes na rizosfera, visto que a absorção dos nutrientes frequentemente
408 ocorre em taxas maiores do que seus movimentos no solo (Koide 1991; Smith e Read 2008).
409 Neste estudo, foi detectada zona de depleção para N, P, Ca e Mg, na área de Gramíneas, e para
410 Mg, na área de Arbustos, indicando que a absorção destes nutrientes pelas plantas destas áreas
411 ocorre mais rapidamente do que a taxa de disponibilização na rizosfera. Como as hifas dos FMA
412 aumentam consideravelmente o volume do solo explorado (Smith et al. 2011; Smith e Smith
413 2011), a simbiose torna-se fundamental para a obtenção de nutrientes além da zona de depleção,
414 o que ajuda a explicar o investimento destas plantas para manter elevada colonização por FMA
415 (Zangaro et al. 2013, 2014). A essencialidade da simbiose para a disseminação dessas espécies
416 em solos pobres é enfatizada pelo fato de que as flores de algumas espécies herbáceas e
417 gramíneas somente são produzidas na presença dos FMA (Rondina et al. 2014). Mesmo em solos
418 com altos teores de P e outros nutrientes, como na área de Arbustos, as colonizações das raízes
419 por FMA permaneceram altas. Uma elevada taxa fotossintética associada à ocorrência em
420 ambientes abertos, onde a luz não é fator limitante (Santiago e Wright 2007; Goldstein et al.
421 2016), possibilita que plantas do início da sucessão invistam grandes quantidades de
422 fotoassimilados para a manutenção das altas taxas de colonização micorrízica em solo de alta

423 fertilidade (Zangaro et al. 2012b). Plantas do início da sucessão associadas aos FMA em solos
424 férteis apresentam maior concentração de nutrientes na parte aérea, antecipam e aumentam a
425 produção de flores, melhorando a capacidade competitiva no ambiente (Rondina et al. 2014). As
426 elevadas quantidades de esporos de FMA nas áreas com plantas do início da sucessão
427 demonstram que estas são grandes multiplicadoras dos FMA (Zangaro et al. 2008, 2013, 2014).
428 Isto expressa o alto investimento de C pelas plantas na simbiose e a abundância de micélio de
429 FMA no solo (Zangaro et al. 2012a, 2012b, 2013). A multiplicação dos FMA pelas plantas do
430 início da sucessão favorece seus crescimentos, suas reproduções e o estabelecimento de suas
431 proles (Zangaro et al. 2013; Rondina et al. 2014).

432 Os FMA utilizam altas quantidades de C das plantas hospedeiras (Graham 2000; Lynch e Ho
433 2005) e assim modificam a comunidade e a atividade microbiana na rizosfera (Jones et al. 2004;
434 Marschner e Timonen 2006; Mechri et al. 2015). Os FMA alteram os padrões de exsudação da
435 raiz (Jones et al. 2004; Herman et al. 2012; Kaiser et al. 2015), reduzem a exsudação de açúcares
436 (Bansal e Mukerji 1994; Mechri et al. 2015) e aumentam a respiração (consumo de açúcares) da
437 raiz (Douds et al. 2000). A glicose é uma das moléculas mais exsudadas pelas raízes (Jones e
438 Darrah 1996; Toal et al. 2000) e é importante fonte lábil de C para a comunidade microbiana do
439 solo, incluindo os FMA (Shachar-Hill et al. 1995; Solaiman e Saito 1997; Smith e Smith 2012;
440 Blagodatskaya et al. 2014). Neste estudo, as áreas de Gramíneas e de Arbustos apresentaram
441 raízes com altas colonizações por FMA e, ao mesmo tempo, não apresentaram diferenças para C
442 lábil, CBM, NBM, respiração basal e número de células de microrganismos dos diferentes
443 grupos funcionais entre os solos rizosféricos e não rizosféricos. As menores quantidades e
444 atividades de microrganismos na rizosfera estão relacionadas com a menor exsudação de C lábil
445 pelas raízes destas plantas, sendo que parte considerável deste C pode ter sido interceptada pelas
446 hifas dos FMA no interior do córtex antes de ser exsudada (Marschner e Timonen 2006). A
447 proposição de interceptação de parte considerável de C por FMA antes da exsudação é

448 corroborada por Grayston et al. (1996), que verificaram menor liberação de fotoassimilados para
449 a rizosfera nas plantas com ciclo de vida curto do que nas plantas com ciclo de vida longo.
450 Matsumoto et al. (2005) verificaram que plantas com alta colonização por FMA exibiram menor
451 quantidade de alguns grupos funcionais de microrganismos na rizosfera do que plantas não
452 micorrizadas.

453 Nas áreas em início de sucessão, a biomassa vegetal depositada nos solos é pequena e
454 geralmente de baixa recalcitrância (Jobbágy e Jackson 2000; Santiago 2010; Nogueira et al.
455 2016). Isso resulta em baixa incorporação de C e baixa capacidade de estoque de nutrientes no
456 solo (Fearnside e Barbosa 1998; Santiago 2010; Araujo et al. 2011). Portanto, o C investido em
457 FMA, que exploram de maneira eficiente os nutrientes já disponíveis no solo, pode ser mais
458 efetivo para as plantas do início da sucessão do que exsudar C lábil e sustentar microrganismos
459 na rizosfera que atuarão sobre um baixo conteúdo de material orgânico, conseqüentemente com
460 baixo potencial de mineralização de nutrientes. A ausência de diferenças entre o solo rizosférico
461 e não rizosférico para C lábil, biomassa e respiração microbiana sugere que parte dos
462 fotoassimilados interceptada pelos FMA pode ter sido exsudada para o solo não rizosférico
463 através das hifas externas, propiciando o crescimento de outros microrganismos imediatamente
464 ao redor das hifas que exploram o solo não rizosférico (Herman et al. 2012; Kaiser et al. 2015).
465 A exsudação de C ao longo das hifas externas dos FMA distribui o C lábil para o solo não
466 rizosférico, aumentando a quantidade e a atividade de microrganismos que degradam pequena
467 quantidade do material orgânico no solo não rizosférico das áreas em início de sucessão (Azcón-
468 Aguilar e Barea 2015) e auxiliando na disponibilização de nutrientes para absorção via FMA.
469

470 *Plantas das fases tardias da sucessão investem nos microrganismos da rizosfera como estratégia*
471 *para obter nutrientes*

472 Plantas de florestas estão adaptadas à baixa intensidade de luz e apresentam baixas taxas
473 fotossintéticas (Santiago e Wright 2007; Goldstein et al. 2016), baixas taxas de crescimento,
474 baixas taxas metabólicas e baixos requerimentos nutricionais (Zangaro et al. 2003, 2007). As
475 raízes finas das Florestas secundária e madura apresentaram elevado diâmetro, alta densidade do
476 tecido, baixo comprimento específico, baixa incidência de pelos absorventes curtos e baixas
477 colonizações por FMA. A combinação destas características com a alta disponibilidade de
478 nutrientes nos solos florestais explica a ocorrência de um sistema de raízes com morfologia
479 típica de um baixo potencial de exploração e absorção de nutrientes (Zangaro et al. 2014). A
480 produção de raízes mais longevas, mais grossas e com tecidos mais resistentes a herbívoros e
481 patógenos pode ser vantajosa, pois nas florestas o custo de C para a regeneração das raízes é
482 elevado devido à limitação de energia causada pelo sombreamento (Coley 1993; Kitajima 1994;
483 Zangaro et al. 2014). A baixa disponibilidade de luz também pode limitar o C para a manutenção
484 dos FMA nas raízes, uma vez que o custo de C para manter altas colonizações por FMA pode
485 exceder os benefícios obtidos pela planta via aumento na absorção de nutrientes (Johnson et al.
486 1997; Johnson 2010). O elevado diâmetro e a elevada densidade do tecido das raízes também
487 podem dificultar a penetração e a proliferação das hifas dos FMA no córtex (Zangaro et al. 2005,
488 2014). Entretanto, a manutenção de outros grupos funcionais de microrganismos na rizosfera
489 parece ser mais relevante do que os FMA para que as plantas das fases tardias da sucessão
490 obtenham nutrientes do solo.

491 O conteúdo de C lábil no solo rizosférico foi maior do que no solo não rizosférico nas duas
492 florestas estudadas. Isto indica que as plantas destas comunidades exsudam maior quantidade de
493 compostos orgânicos de baixo peso molecular e fácil degradação, como açúcares, aminoácidos e
494 ácidos orgânicos (Grayston et al. 1996; Jones et al. 2004; Jones et al. 2009; de Graaff et al.

495 2010). Ao longo da sucessão, o aumento de C lábil no solo rizosférico acompanhou a diminuição
496 da colonização micorrízica nas raízes das plantas. Isto sugere que, ao investir menos
497 fotoassimilados para sustentar FMA, espécies de plantas das fases tardias da sucessão podem
498 exsudar mais C lábil para o solo rizosférico, aumentando a quantidade e a atividade de
499 microrganismos quimioheterotróficos na rizosfera (Kuzyakov et al. 2007; de Graaff et al. 2010;
500 Zhu et al. 2014; Kuzyakov e Blagodatskaya 2015). Os maiores valores de CBM, NBM,
501 respiração basal e o maior número de células da maioria dos grupos funcionais de
502 microrganismos no solo rizosférico das florestas, em comparação com o solo não rizosférico,
503 indicam que a comunidade microbiana da rizosfera utiliza o C lábil proveniente da exsudação
504 para aumentar sua biomassa e atividade. Isto é corroborado pelos maiores valores de q_{Mic} nos
505 solos rizosféricos, que indicam que na rizosfera houve condições mais favoráveis para a
506 formação de biomassa microbiana (Bini et al. 2014). Os baixos valores de q_{CO_2} observados nos
507 solos das florestas demonstram que a comunidade microbiana não enfrentava condições
508 estressantes, possivelmente devido às condições favoráveis de disponibilidade de C e nutrientes.

509 O aporte de material orgânico no solo das florestas é grande e também de maior recalcitrância
510 (Jobbágy e Jackson 2000; Santiago 2010; Nogueira et al. 2016). O CBM, o NBM e a respiração
511 basal muitas vezes estão positivamente relacionados com a atividade de enzimas microbianas
512 que atuam na decomposição do material orgânico e na mineralização de nutrientes no solo
513 (Matsuoka et al. 2003; Fagotti et al. 2012; Bini et al. 2013; Zhu et al. 2014; Kuzyakov e
514 Blagodatskaya 2015). Neste estudo, além dos elevados valores de CBM, NBM, respiração basal
515 e número de células dos grupos funcionais de microrganismos, também ocorreu a formação de
516 zonas de acúmulo de N, P, K, Ca e Mg na rizosfera das Florestas secundária e madura. O
517 aumento dos nutrientes na rizosfera ocorre porque a exsudação de C lábil proporciona aumento
518 da quantidade e atividade dos microrganismos rizosféricos que disponibilizam nutrientes a partir
519 da decomposição do material orgânico, solubilização de fosfatos e fixação de N_2 . Dentre as

520 moléculas exsudadas pela planta como C lábil podem ocorrer ácidos orgânicos como oxalato,
521 malato e citrato, que solubilizam P a partir de fosfatos de Fe e Al e aumentam a disponibilidade
522 desse elemento na rizosfera (Jones 1998). Além disso, a zona de acúmulo de nutrientes ocorre
523 porque as espécies de plantas das florestas apresentam crescimento lento e baixa demanda
524 nutricional. Assim, a velocidade de disponibilização de nutrientes na rizosfera é maior do que a
525 demanda. Os nutrientes acumulados na rizosfera ficam prontamente disponíveis para a absorção,
526 o que é vantajoso para as espécies de plantas da floresta que apresentam raízes com baixo
527 potencial de exploração e absorção. Portanto, a manutenção de maior quantidade e atividade de
528 microrganismos que decompõem material orgânico, ciclaram e mineralizam nutrientes na
529 rizosfera, por meio de uma maior exsudação de C lábil, parece ser a principal estratégia utilizada
530 pelas plantas das fases tardias da sucessão para obter nutrientes.

531 Portanto, as plantas apresentam estratégias distintas de obtenção de nutrientes do solo e isto
532 está intimamente ligado às características intrínsecas das espécies de plantas que representam os
533 diferentes grupos ecológicos da sucessão, bem como com as características dos ambientes em
534 que elas ocorrem. As plantas das fases iniciais crescem em ambientes com alta incidência de luz,
535 apresentam elevada demanda nutricional, altas taxas metabólicas e de crescimento. Tais plantas
536 investem o C para a produção de um sistema de raízes finas morfologicamente eficiente e para
537 sustentar alta colonização por FMA que, em conjunto, exploram grande volume de solo em um
538 ambiente com baixo aporte de material orgânico. Por outro lado, boa parte das plantas das fases
539 tardias da sucessão crescem em ambientes sombreados, apresentam crescimento lento, baixa taxa
540 metabólica e baixa demanda nutricional. Estas plantas produzem um sistema de raízes finas com
541 baixo potencial de exploração e absorção de nutrientes e exibem baixa associação com FMA.
542 Como o ambiente florestal recebe grande aporte de material orgânico, as plantas exsudam C lábil
543 na rizosfera como estratégia de manutenção de elevada quantidade e atividade de

544 microrganismos quimioheterotróficos, o que aumenta a concentração de nutrientes no solo
545 rizosférico, facilitando a absorção.

546

547 **Referências**

548 Albino UB, Andrade G (2006) Evaluation of the functional group of microorganisms as
549 bioindicators on the rhizosphere microcosm. In: Rai MK (ed) Handbook of Microbial
550 Biofertilizers. Food Products Press, New York, pp 29–49

551 Alef K (1995) Soil respiration. In: Alef K, Nannipieri P (ed) Methods in applied soil microbiology
552 and biochemistry. Academic Press, London, pp 214–219

553 Anderson TH, Domsch KH (1993) The metabolic quotient from CO₂ (*q*CO₂) as a specific activity
554 parameter to assess the effects of environmental conditions, such as pH, on the microbial
555 biomass of forest soils. *Soil Biol Biochem* 25:393–395

556 Araujo EA, Ker JC, Mendonça ES, Silva IR, Oliveira EK (2011) Impacto da conversão floresta –
557 pastagem nos estoques e na dinâmica do carbono e substâncias húmicas do solo no bioma
558 Amazônico. *Acta Amazon* 41:103-114

559 Azcón-Aguilar C, Barea JM (2015) Nutrient cycling in the mycorrhizosphere. *J Soil Sci Plant Nutr*
560 15:372–396

561 Bansal M, Mukerji KG (1994) Positive correlation between VAM-induced changes in root
562 exudation and mycorrhizosphere mycoflora. *Mycorrhiza* 5:39–44

563 Bartlett RJ, Ross DN (1988) Colorimetric determination of oxidizable carbon in acid soil solutions.
564 *Soil Sci Soc Am J* 52:1191–1192

565 Bini D, Santos CA, Bernal LPT, Andrade G, Nogueira MA (2014) Identifying indicators of C and
566 N cycling in a clayey Ultisol under different tillage and uses in winter. *Appl Soil Ecol* 76:95–
567 101

568 Bini D, Santos CA, Carmo KB, Kishino N, Andrade G, Zangaro W, Nogueira MA (2013) Effects
569 of land use on soil organic carbon and microbial processes associated with soil health in
570 Southern Brazil. *Eur J Soil Biol* 55:117–123

571 Blagodatskaya E, Blagodatsky S, Anderson TH, Kuzyakov Y (2014) Microbial growth and carbon
572 use efficiency in the rhizosphere and root-free soil. *PLOS one* doi:10.1371/journal.pone.
573 0093282

574 Brookes PC, Landman A, Pruden G, Jenkinson DS (1985) Chloroform fumigation and the release
575 of soil nitrogen: A rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in
576 soil. *Soil Biol Biochem* 17:837–842

577 Brundrett M, Beegher N, Dell B, Groove T, Malajczuk N (1996) Working with mycorrhizas in
578 forestry and agriculture. *ACIAR Monograph*, Canberra

579 Coley PD (1993) Gap size and plant defences. *Trends Ecol Evol* 8:1–2

580 Comas LH, Bouma TJ, Eissenstat DM (2002) Linking root traits to potential growth rate in six
581 temperate tree species. *Oecologia* 132:34–43

582 Comas LH, Eissenstat DM (2004) Linking root traits to maximum potential growth rate among 11
583 mature temperate tree species. *Funct Ecol* 18:388–397

584 Dakora FD, Phillips DA (2002) Root exudates as mediators of mineral acquisition in low nutrient
585 environments. *Plant Soil* 245:35–47

586 de Graaff MA, Classen AT, Castro HF, Schadt CW (2010) Labile soil carbon inputs mediate the
587 soil microbial community composition and plant residue decomposition rates. *New Phytol*
588 188:1055–1064

589 Döbereiner J, Day JM (1976) Associative symbiosis in tropical grasses: Characterization of
590 microorganisms and dinitrogen fixing sites. In: Newton WE, Nyman CJN (ed) *Proceedings of*
591 *the 1st International Symposium on Nitrogen Fixation II*. Washington State University Press,
592 Pullman, pp 518–538

593 Douds DD, Pfeffer PE, Shachar-Hill Y (2000) Carbon partitioning, cost and metabolism of
594 arbuscular mycorrhizae. In: Douds DD, Kapulnik Y (ed) Arbuscular mycorrhizas: physiology
595 and function. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp 107–130

596 Eissenstat DM (1992) Costs and benefits of constructing roots of small diameter. *J Plant Nutr* 15:
597 763–782

598 Fagotti DSL, Miyauchi MYH, Oliveira AG, Santinoni IA, Eberhardt DN, Nimtz A, Ribeiro RA,
599 Paula AM, Queiroz CAS, Andrade G, Zangaro W, Nogueira MA (2012) Gradients in N-cycling
600 attributes along forestry and agricultural land-use systems are indicative of soil capacity for N
601 supply. *Soil Use Manage* 28:292–298

602 FAO (1994) Soil map of the world. FAO-UNESCO, Roma

603 Farrar J, Hawes M, Jones DL, Lindow S (2003) How roots control the flux of carbon to the
604 rhizosphere. *Ecology* 84:827–837

605 Fearnside PM, Barbosa RI (1998) Soil carbon changes from conversion of forest to pasture in
606 Brazilian Amazonia. *Forest Ecol Manag* 108:147-166

607 Feije F, Anger V (1972) Spot test in inorganic analysis. *Anal Chim Acta* 149:363–367

608 Goldstein G, Santiago LS, Campanello PI, Avalos G, Zhang YJ, Villagra M (2016) Facing
609 shortage or excessive light: how tropical and subtropical trees adjust their photosynthetic
610 behavior and life history traits to a dynamic forest environment. In: Goldstein G, Santiago LS
611 (ed) *Tropical Tree Physiology: adaptations and responses in a changing environment*. Springer
612 International Publishing, Gewerbestrasse, pp 319–336

613 Gower ST (1987) Relations between mineral nutrient availability and fine root biomass in two
614 Costa Rican tropical wet forests: a hypothesis. *Biotropica* 19:171–175

615 Graham JH (2000) Assessing costs of arbuscular mycorrhizal symbiosis in agroecosystems. In:
616 Podila GK, Douds DD (ed) *Current advances in mycorrhizae research*. American
617 Phytopathological Society Press, St. Paul, pp 127–140

618 Grayston SJ, Vaughan D, Jones DL (1996) Rhizosphere carbon flow in trees, in comparasion with
619 annual plants: the importance of root exudation and its impact on microbial activity and nutrient
620 availability. *Appl Soil Ecol* 5:29–56

621 Haling RE, Brown LK, Bengough AG, Young IM, Hallett PD, White PJ, George TS (2013) Root
622 hairs improve root penetration, root-soil contact, and phosphorus acquisition in soils of different
623 strength. *J Exp Bot* 64:3711–3721

624 Haling RE, Yang Z, Shadwell N, Culvenor RA, Stefanski A, Ryan MH, Sandral GA, Kidd DR,
625 Lambers H, Simpson RJ (2016) Root morphological traits that determine phosphorus-
626 acquisition efficiency and critical external phosphorus requirement in pasture species. *Funct*
627 *Plant Biol* 43:815–826

628 Herman DJ, Firestone MK, Nuccio E, Hodge A (2012) Interactions between an arbuscular
629 mycorrhizal fungus and a soil microbial community mediating litter decomposition. *FEMS*
630 *Microbial Ecol* 80:236–247

631 Jahnel MC, Cardoso EJBN, Dias CTS (1999) Determinação do número mais provável de
632 microrganismos do solo pelo método de plaqueamento por gotas. *Rev Bras Ciênc Solo* 23:553–
633 559

634 Jobbágy EG, Jackson RB (2000) The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to
635 climate and vegetation. *Ecol Appl* 10:423–436

636 Johnson NC (2010) Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular
637 mycorrhizas across scales. *New Phytol* 185:631–647

638 Johnson NC, Graham JH, Smith FA (1997) Functioning of mycorrhizal associations along the
639 mutualism-parasitism continuum. *New Phytol* 35:575–585

640 Jones DL (1998) Organic acids in the rhizosphere – a critical review. *Plant Soil* 205:25–44

641 Jones DL, Darrah PR (1996) Re-sorption of organic compounds by roots of *Zea mays* L. and its
642 consequences in the rhizosphere. 3. Characteristics of sugar influx and efflux. *Plant Soil*
643 178:153–160

644 Jones DL, Hodge A, Kuzyakov Y (2004) Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition.
645 *New Phytol* 163:459–480

646 Jones DL, Nguyen C, Finlay RD (2009) Carbon flow in the rhizosphere: carbon trading at the soil-
647 root interface. *Plant Soil* 321:5–33

648 Kaiser C, Kilburn MR, Clode PL, Fuchslueger L, Koranda M, Cliff JB, Solaiman ZM, Murphy
649 DV (2015) Exploring the transfer of recent plant photosynthates to soil microbes: mycorrhizal
650 pathway vs direct root exudation. *New Phytol* 205:1537–1551

651 Keeney DR, Nelson DW (1982) Nitrogen inorganic forms. In: Page AL, Miller RH, Keeney DR
652 (ed) *Methods of soil analysis, part 2: Chemical and microbiological properties*. American
653 Society of Agronomy, Madison, pp 643–698

654 Kiers ET, Duhamel M, Beestty Y, Mensah JA, Franken O, Verbruggen E, Fellbaum CR,
655 Kowalchuk GA, Hart MM, Bago A, Palmer TM, West SA, Vandenkoornhuyse P, Jansa J,
656 Bücking H (2011) Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis.
657 *Science* 333:880–882

658 Kitajima K (1994) Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as
659 correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98:419–428

660 Koide RT (1991) Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection.
661 *New Phytol* 117:365–386

662 Kuster E, Williams ST (1964) Selection of media for isolation of streptomycetes. *Nature* 202:928–
663 929

664 Kuzyakov Y, Blagodatskaya E (2015) Microbial hotspots and hot moments in soil: concept and
665 review. *Soil Biol Biochem* 83:184–199

666 Kuzyakov Y, Hill PW, Jones DL (2007) Root exudate components change litter decomposition in
667 a simulated rhizosphere depending on temperature. *Plant Soil* 290:293–305

668 Lynch JP, Ho MD (2005) Rhizoeconomics: Carbon costs of phosphorus acquisition. *Plant Soil*
669 269:45–56

670 Marschner P, Timonen S (2006) Bacterial community composition and activity in rhizosphere of
671 roots colonized by arbuscular mycorrhizal fungi. In: Mukerji KG, Manoharachary C, Singh J
672 (ed) *Microbial activity in the rhizosphere*. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, pp 139–172

673 Matsumoto LS, Martines AM, Avanzi MA., Albino UB, Brasil CB, Saridakis DP, Rampazo LGL,
674 Zangaro W, Andrade G (2005) Interactions among functional groups in the cycling of carbon,
675 nitrogen and phosphorus in the rhizosphere of three successional species of tropical woody
676 trees. *Appl Soil Ecol* 28:57–65

677 Matsuoka M, Mendes IC, Loureiro MF (2003) Biomassa microbiana e atividade enzimática em
678 solos sob vegetação nativa e sistemas agrícolas anuais e perenes na Região de Primavera do
679 Leste (MT). *Rev Bras Ciênc Solo* 27:425–433

680 McGonigle TP, Evans DG, Miller MH (1990) Effect of degree of soil disturbance on mycorrhizal
681 colonization and phosphorus absorption by maize in growth chamber and field experiments. *New*
682 *Phytol* 116:629–636

683 Mechri B, Manga AGB, Tekaya M, Attia F, Cheheb H, Meriem FB, Braham M, Boujnah D,
684 Hammami M (2014) Changes in microbial communities and carbohydrate profiles induced by
685 the mycorrhizal fungus (*Glomus intraradices*) in rhizosphere of olive trees (*Olea europaea* L.).
686 *Appl Soil Ecol* 75:124–133

687 Nogueira LR, Silva CF, Pereira MG, Gaia-Gomes JH, Silva EMR (2016) Biological properties
688 and organic matter dynamics of soil in pasture and natural regeneration areas in the Atlantic
689 Forest biome. *Rev Bras Ciênc Solo*. doi:10.1590/18069657rbc20150366

690 Pabst H, Kühnel A, Kuzyakov Y (2013) Effect of land-use and elevation on microbial biomass
691 and water extractable carbon in soils of Mt. Kilimanjaro ecosystems. *Appl Soil Ecol* 67:10–19

692 Pavan MA, Bloch MF, Zempulski HC, Miyazawa M, Zocoler DC (1992) Manual de análise
693 química de solo e controle de qualidade. IAPAR, Londrina

694 Peterson RL, Farquhar ML (1996) Root hairs: specialized tubular cells extending root surfaces.
695 *Bot Rev* 62:1–40

696 Pontecorvo G, Roper JA, Hemons LM, MacDonalds KD, Buffon AWJ (1953) The genetics of
697 *Aspergillus nidulans*. *Adv Genet* 5:141–238

698 Rondina ABL, Lescano LEAM, Alves RA, Matsuura EM, Nogueira MA, Zangaro W (2014)
699 Arbuscular mycorrhizas increase survival, precocity and flowering of herbaceous and shrubby
700 species of early stages of tropical succession in pot cultivation. *J Trop Ecol* 30:599–614

701 Santiago LS (2010) Can growth form classification predict litter nutrient dynamics and
702 decomposition rates in lowland wet forest? *Biotropica* 42:72–79

703 Santiago LS, Wright SJ (2007) Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth
704 form. *Funct Ecol* 21:19–27

705 Sarathchandra SV (1978) Nitrification activities and the changes in the population of nitrifying
706 bacteria in soil perfused with two different H-ion concentrations. *Plant Soil* 50:99–111

707 Schachtman DP, Reid RJ, Aylim SM (1998) Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. *Plant*
708 *Physiol* 116:447–453

709 Shachar-Hill Y, Pfeffer PE, Douds DD, Osman SF, Doner LW, Ratcliffe RG (1995) Partitioning of
710 intermediary carbon metabolism in vesicular-arbuscular mycorrhizal leek. *Plant Physiol* 108:7–
711 15

712 Smith SE, Jakobsen I, Grølund M, Smith FA (2011) Roles of arbuscular mycorrhizas in plant
713 phosphorus nutrition: Interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular

714 mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant
715 phosphorus acquisition. *Plant Physiol* 156:1050–1057

716 Smith SE, Read DJ (2008) *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, London

717 Smith SE, Smith FA (2011) Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new
718 paradigms from cellular to ecosystem scales. *Ann Rev Plant Biol* 62:227–250

719 Smith SE, Smith FA (2012) Fresh perspectives on the roles of arbuscular mycorrhizal fungi in
720 plant nutritional and growth. *Mycologia* 104:1–13

721 Solaiman MDZ, Saito M (1997) Use of sugars by intraradical hyphae of arbuscular mycorrhizal
722 fungi revealed by radiorespirometry. *New Phytol* 136:533–538

723 Tennant D (1975) A test of modified line intersect method of estimating root length. *J Ecol* 63:995-
724 1001

725 Toal ME, Yeomans C, Killham K, Meharg AA (2000) A review of rhizosphere carbon flow
726 modeling. *Plant Soil* 222:263–281

727 Vance ED, Brookes PC, Jenkinson DS (1987) An extraction method for measuring soil microbial
728 biomass C. *Soil Biol Biochem* 19:703–707

729 Wilson PW, Knight SC (1952) *Experiments in bacterial physiology*. Burgess, Mineapolis

730 Wood PJ (1980) Specificity in the interaction of direct dyes with polysaccharides. *Carbohydr Res*
731 85:271–287

732 Zangaro W, Alves RA, Lescano LE, Ansanelo AP, Nogueira MA (2012a) Investment in fine roots
733 and arbuscular mycorrhizal fungi decrease during succession in three Brazilian ecosystems.
734 *Biotropica* 44:141–150

735 Zangaro W, Alves RA, Souza PB, Rostirola LV, Lescano LEAM, Rondina ABL, Nogueira MA
736 (2014) Succession and environmental variation influence soil exploration potential by fine roots
737 and mycorrhizal fungi in an Atlantic ecosystem in southern Brazil. *J Trop Ecol* 30:237–248

738 Zangaro W, Ansanelo AP, Lescano LEAM, Alves RA, Rondina ABL, Nogueira MA (2012b)
739 Infection intensity, spore density and inoculum potential of arbuscular mycorrhizal fungi
740 decrease during secondary succession in tropical Brazilian ecosystems. *J Trop Ecol* 28:453–
741 462

742 Zangaro W, Assis RL, Rostirola LV, Souza PB, Gonçalves MC, Andrade G, Nogueira MA (2008)
743 Changes in arbuscular mycorrhizal associations and fine root traits in sites under different plant
744 successional phases in southern Brazil. *Mycorrhiza* 19:37–45

745 Zangaro W, Bononi VLR, Trufen SB (2000) Mycorrhizal dependency, inoculum potential and
746 habitat preference of native woody species in South Brazil. *J Trop Ecol* 16:603–622

747 Zangaro W, Nishidate FR, Camargo FRS, Romagnoli GG, Vandresen J (2005) Relationships
748 among arbuscular mycorrhizas, root morphology and seedling growth of tropical native woody
749 species in southern Brazil. *J Trop Ecol* 21:529–540

750 Zangaro W, Nishidate FR, Vandresen J, Andrade G, Nogueira MA (2007) Root mycorrhizal
751 colonization and plant responsiveness are related to root plasticity, soil fertility and
752 successional status of native woody species in southern Brazil. *J Trop Ecol* 23:53–62

753 Zangaro W, Nisizaki SMA, Domingos JCB, Nakano EM (2003) Mycorrhizal response and
754 successional status in 80 woody species from south Brazil. *J Trop Ecol* 19:315–324

755 Zangaro W, Rostirola LV, Souza PB, Alves RA, Lescano LEAM, Rondina ABL, Nogueira, MA
756 Carrenho R (2013) Root colonization and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi in
757 distinct successional stages from an Atlantic rainforest biome in southern Brazil. *Mycorrhiza*
758 23:221–233

759 Zhu B, Gutknecht JLM, Herman DJ, Keck DC, Firestone MK, Cheng W (2014) Rhizosphere
760 priming effects on soil carbon and nitrogen mineralization. *Soil Biol Biochem* 76:183–192

Lista de figuras

Fig 1. Precipitação pluvial mensal (colunas) e média mensal da temperatura do ar (linha) do período de amostragem em um ecossistema de Floresta Estacional Semidecidual, localizado em Londrina, Paraná, Brasil.

Fig 2. Colonização micorrízica arbuscular nas raízes (a) e número de esporos de FMA no solo (b) de área de Gramíneas (Gram), de Arbustos (Arb), Floresta secundária (Sec) e Floresta madura (Mad) de um ecossistema de Floresta Estacional Semidecidual do sul do Brasil. Barras verticais indicam desvio padrão (n = 28). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($\alpha = 0.05$).

Fig 3. Comprimento total (a), comprimento específico (b), diâmetro (c), densidade do tecido (d), incidência de pelos absorventes (e) e comprimento de pelos absorventes (f) de raízes finas de área de Gramíneas (Gram), de Arbustos (Arb), Floresta secundária (Sec) e Floresta madura (Mad) de um ecossistema de Floresta Estacional Semidecidual do sul do Brasil. Barras verticais indicam desvio padrão (n = 28). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($\alpha = 0.05$).

Fig 4. Carbono total (a), carbono lábil (b), carbono da biomassa microbiana (c), nitrogênio da biomassa microbiana (d), respiração basal (e), quociente metabólico (f), quociente microbiano (g), nitrogênio mineral (h), fósforo (i), potássio (j), cálcio (k), magnésio (l) e pH (m) do solo rizosférico (coluna branca) e do solo não rizosférico (coluna pontilhada) de área de Gramíneas (Gram), de Arbustos (Arb), Floresta secundária (Sec) e Floresta madura (Mad) de um ecossistema de Floresta Estacional Semidecidual do sul do Brasil. Barras verticais indicam desvio padrão (n = 28). Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (para solo rizosférico) ou minúscula (para solo não rizosférico)

não diferem entre si pelo teste de Tukey ($\alpha = 0.05$). * representa diferença significativa entre solo rizosférico e não rizosférico dentro de uma mesma área ($\alpha = 0.05$).

Fig 5. Razão solo rizosférico/solo não rizosférico (razão R/NR) para carbono total (C-total), carbono lábil (C-lábil), carbono da biomassa microbiana (CBM), nitrogênio da biomassa microbiana (NBM), respiração basal, quociente metabólico (qCO_2), quociente microbiano ($qMic$), nitrogênio mineral, fósforo, potássio, cálcio, magnésio e pH de área de Gramíneas (Gram), de Arbustos (Arb), Floresta secundária (Sec) e Floresta madura (Mad) de um ecossistema de Floresta Estacional Semidecidual do sul do Brasil. Barras verticais indicam desvio padrão ($n = 28$). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($\alpha = 0.05$).

Fig 6. Análises de componentes principais (PCA) baseadas em atributos de raízes relacionados com absorção (a) e atributos microbiológicos e químicos do solo rizosférico e do solo não rizosférico (b) de área de Gramíneas (Gram), de Arbustos (Arb), Floresta secundária (Sec) e Floresta madura (Mad) de um ecossistema de Floresta Estacional Semidecidual do sul do Brasil. RG = solo rizosférico da área de Gramíneas, NRG = solo não rizosférico da área de Gramíneas, RA = solo rizosférico da área de Arbustos, NRA = solo não rizosférico da área de Arbustos, RS = solo rizosférico da Floresta secundária, NRS = solo não rizosférico da Floresta secundária, RM = solo rizosférico da Floresta madura, NRM = solo não rizosférico da Floresta madura, CMA = colonização micorrízica arbuscular, CTR = comprimento total das raízes, CER = comprimento específico das raízes, DR = diâmetro das raízes, DTR = densidade do tecido das raízes, IPA = incidência de pelos absorventes, CPA = comprimento de pelos absorventes, Resp = respiração basal, C-lábil = carbono lábil, C-total = carbono total, CBM = carbono da biomassa microbiana, NBM = nitrogênio da biomassa microbiana, qCO_2 = quociente metabólico, $qMic$ = quociente microbiano.

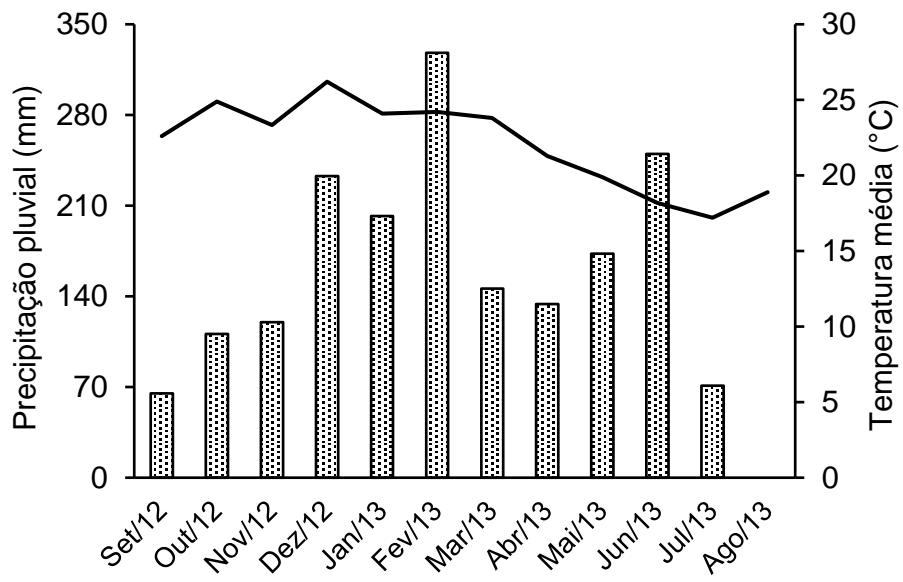


Fig 1.

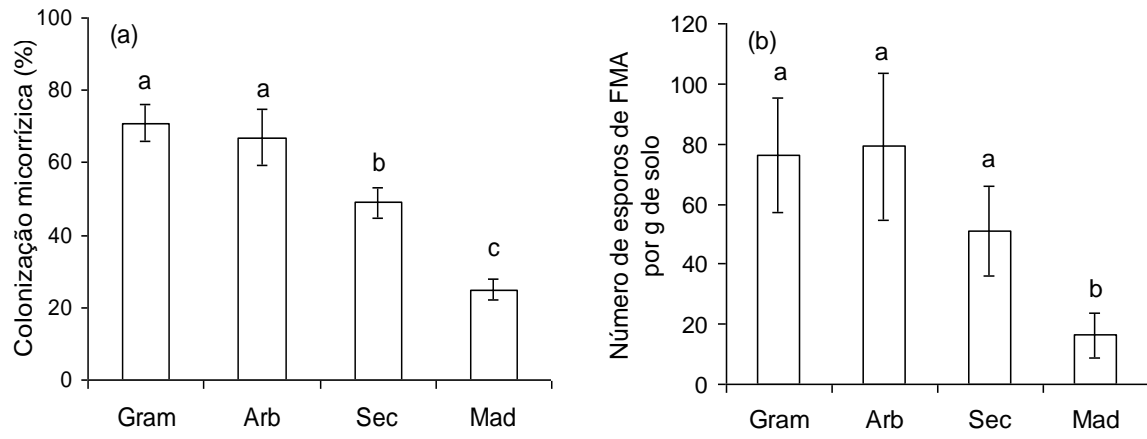


Fig 2.

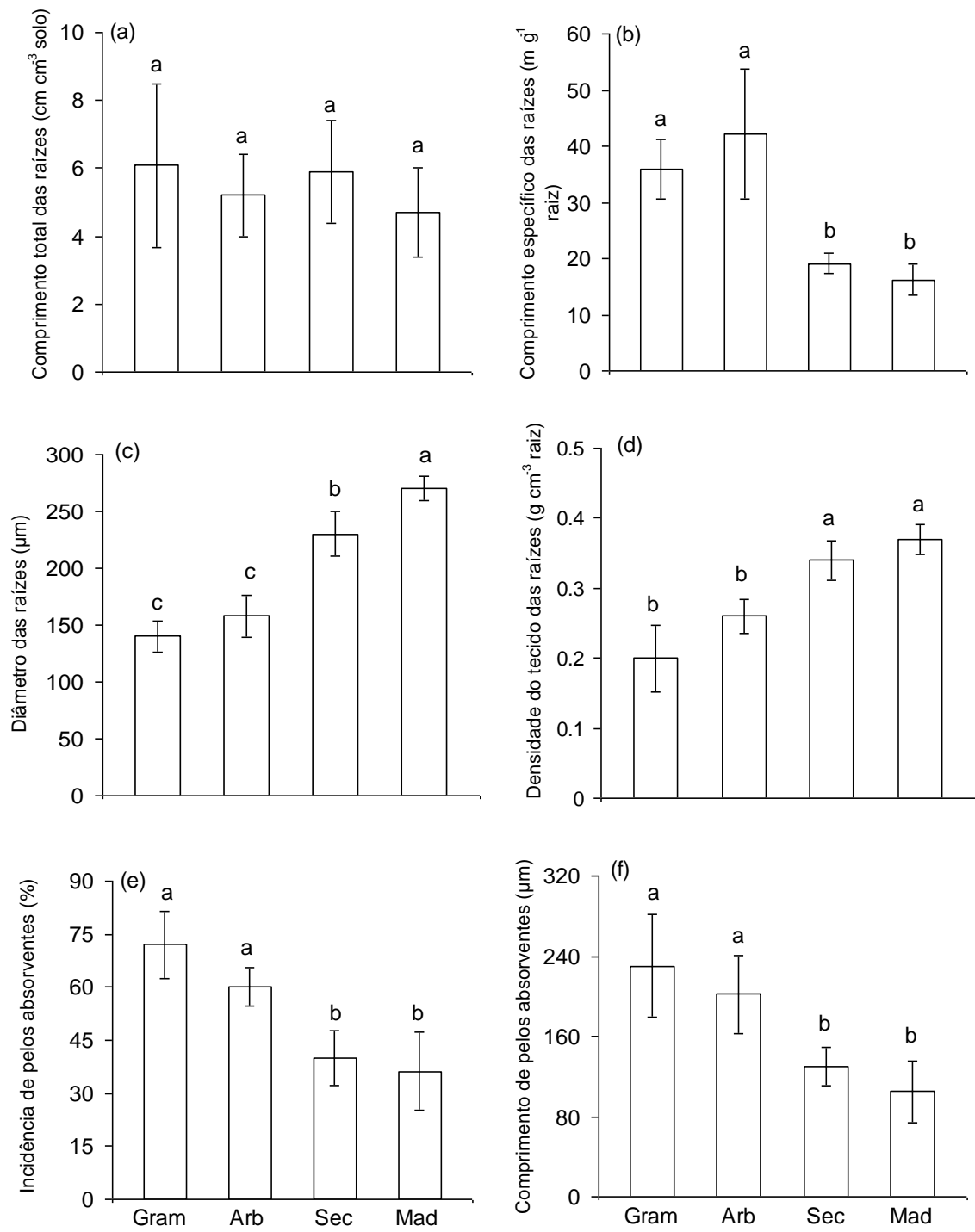


Fig 3.

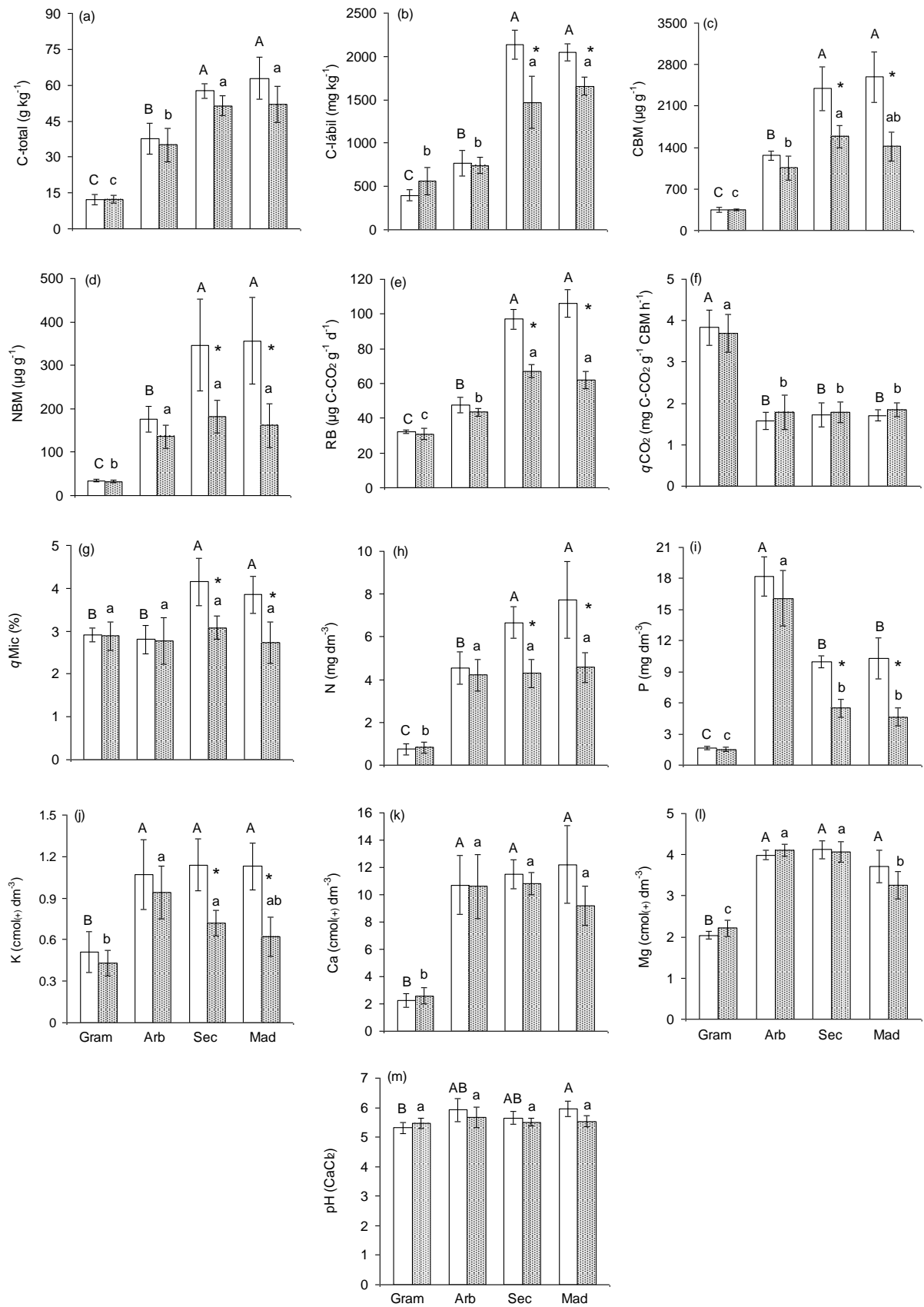


Fig 4.

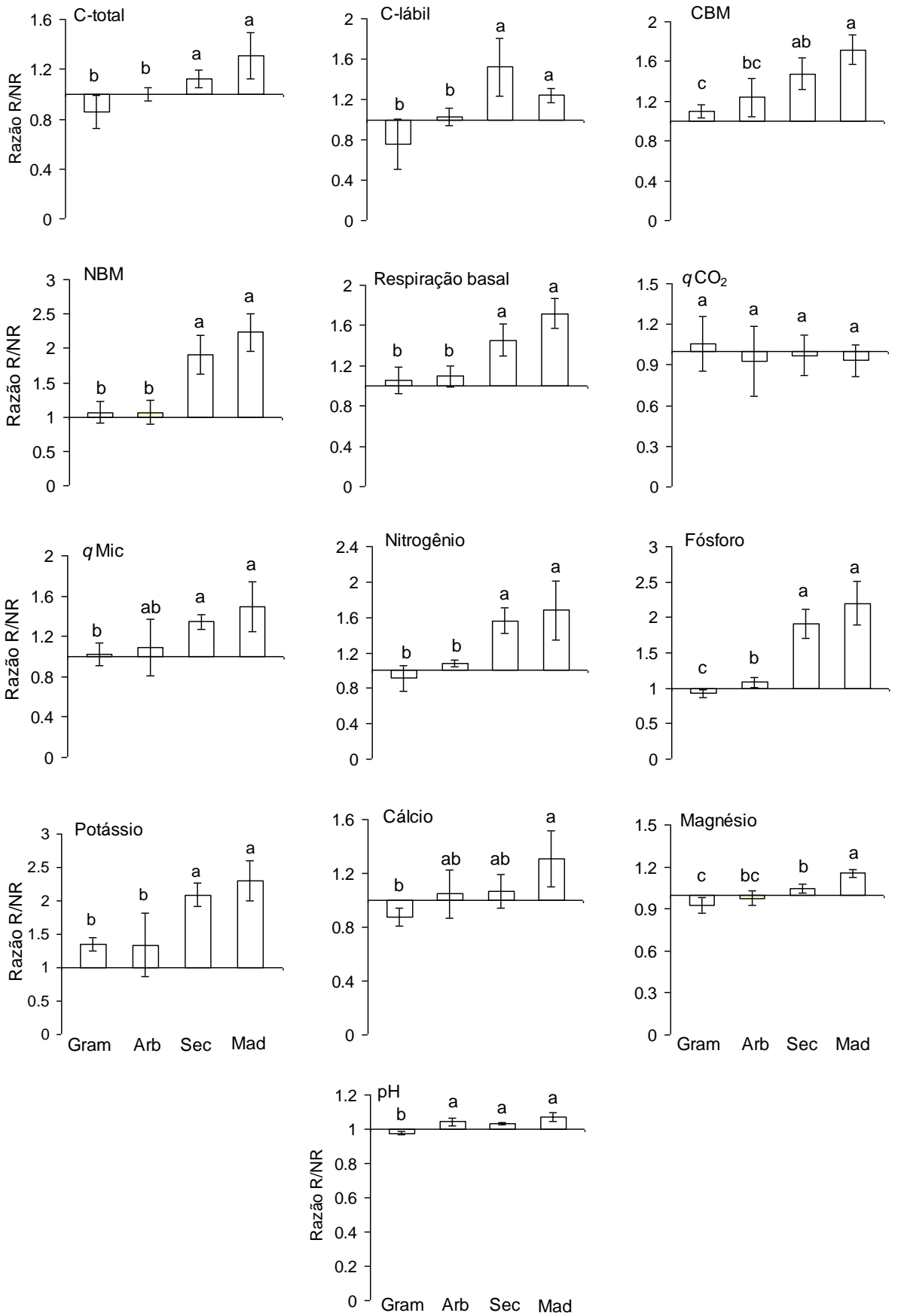


Fig 5.

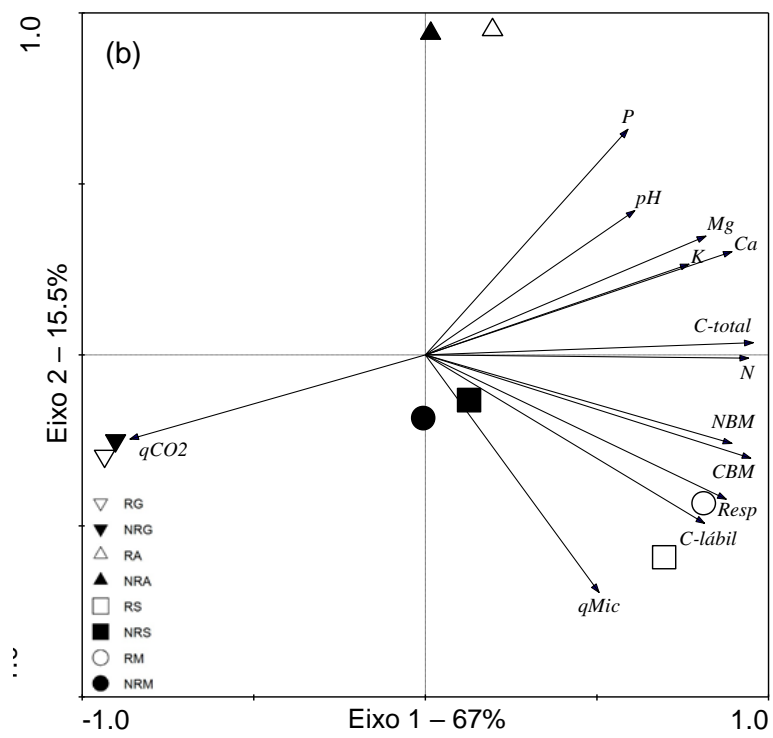
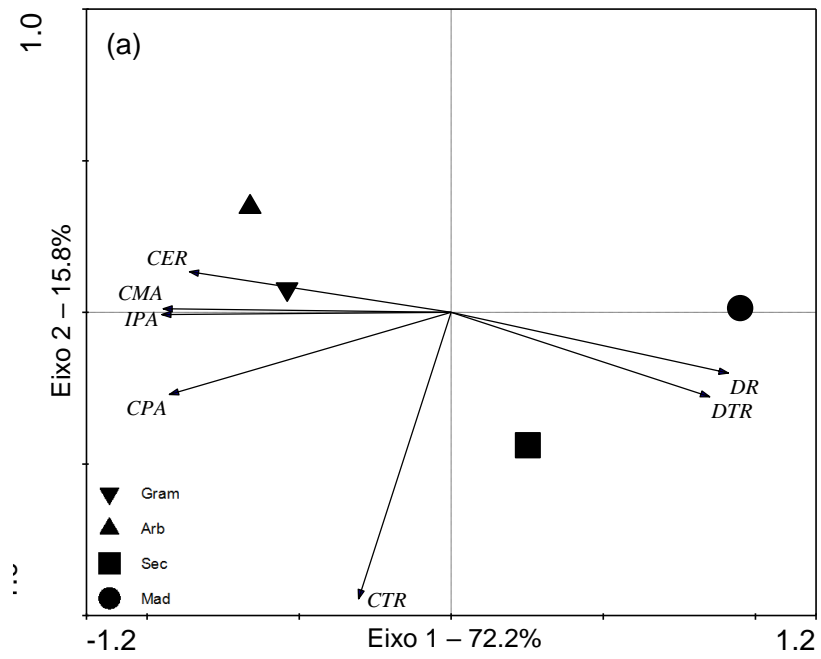
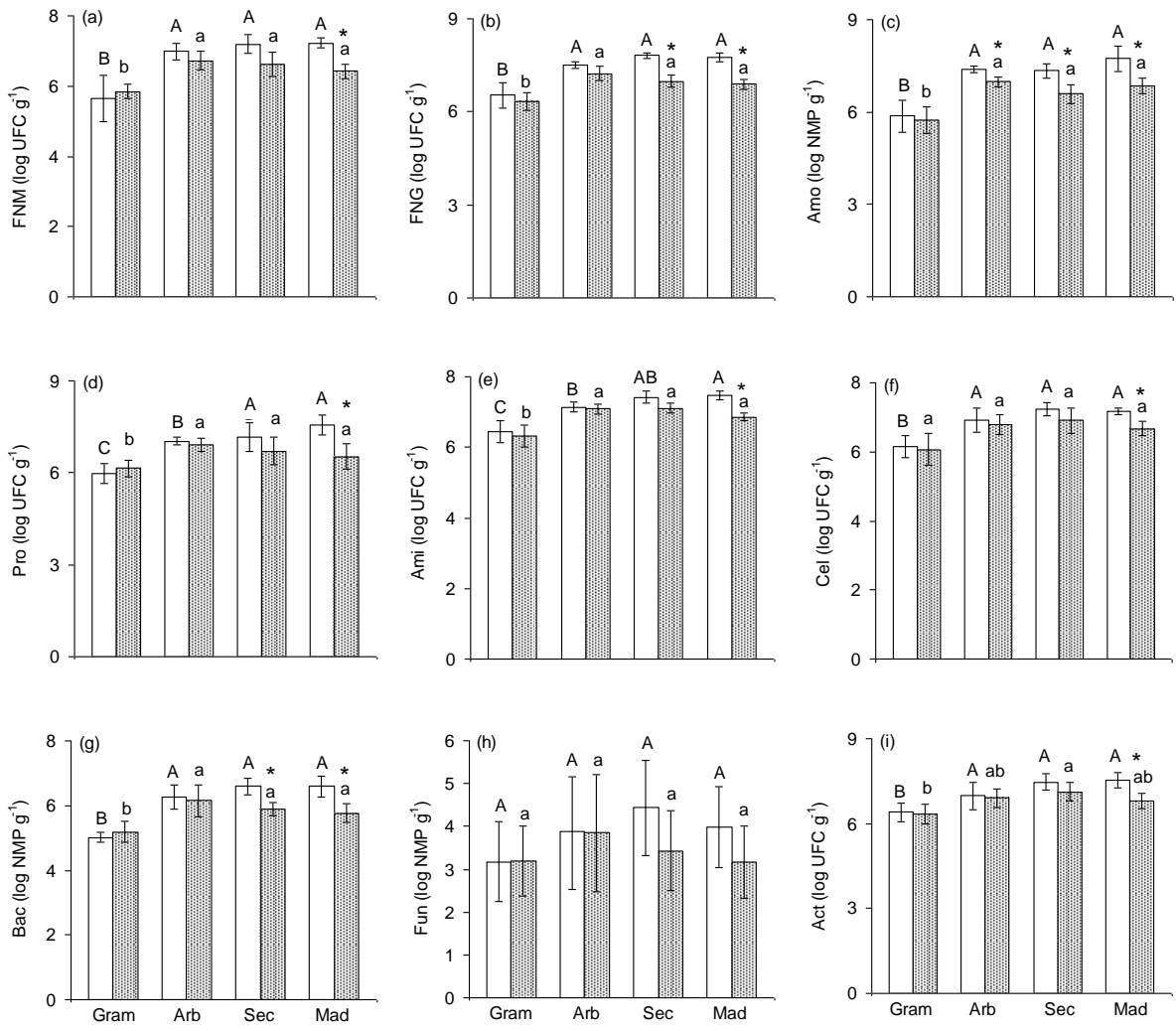


Fig 6.

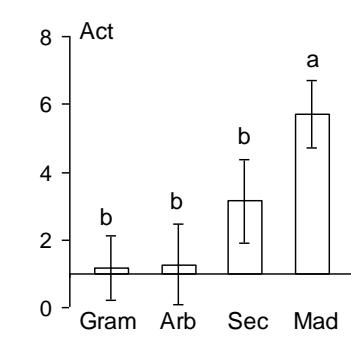
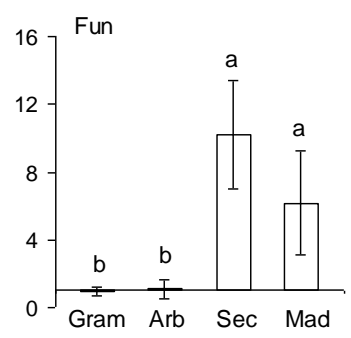
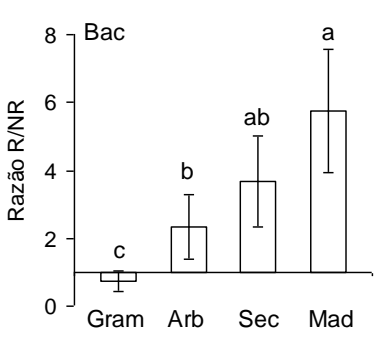
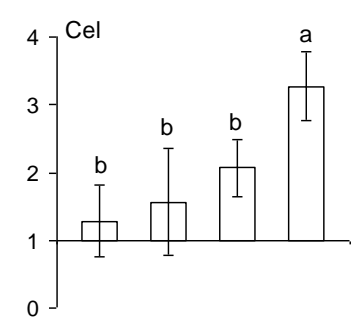
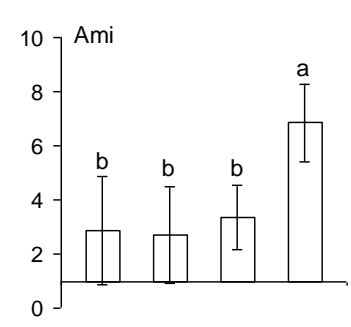
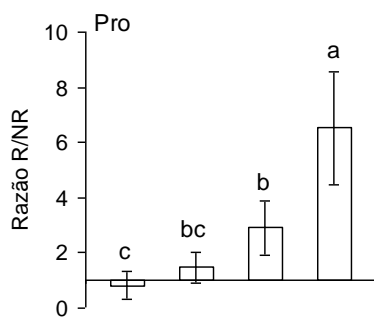
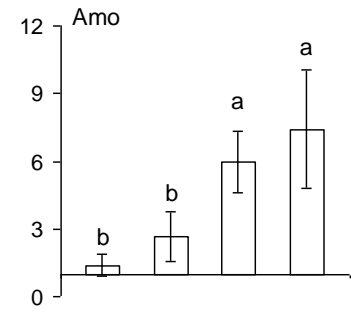
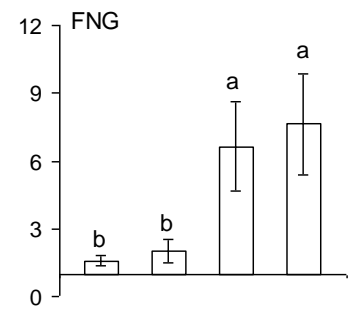
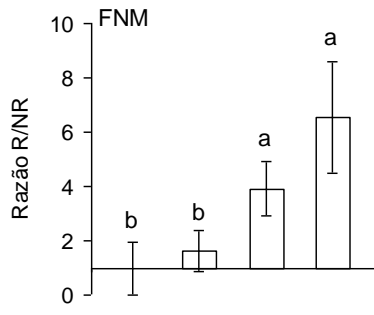
Lista de apêndices

Apêndice 1. Bactérias fixadoras de N_2 que utilizam malato como fonte de C (a), bactérias fixadoras de N_2 que utilizam glicose como fonte de C (b), amonificadores (c), proteolíticos (d), amilolíticos (e), celulolíticos (f), bactérias heterotróficas (g), fungos (h) e actinobactérias (i) do solo rizosférico (coluna branca) e do solo não rizosférico (coluna pontilhada) de área de Gramíneas (Gram), de Arbustos (Arb), Floresta secundária (Sec) e Floresta madura (Mad) de um ecossistema de Floresta Estacional Semidecidual do sul do Brasil. Barras verticais indicam desvio padrão ($n = 28$). Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (para solo rizosférico) ou minúscula (para solo não rizosférico) não diferem entre si pelo teste de Tukey ($\alpha = 0.05$). * representa diferença significativa entre solo rizosférico e não rizosférico dentro de uma mesma área ($\alpha = 0.05$).

Apêndice 2. Razão solo rizosférico/solo não rizosférico (razão R/NR) para bactérias fixadoras de N_2 que utilizam malato como fonte de carbono (FNM), bactérias fixadoras de N_2 que utilizam glicose como fonte de carbono (FNG), amonificadores (Amo), proteolíticos (Pro), amilolíticos (Ami), celulolíticos (Cel), bactérias heterotróficas (Bac), fungos (Fun) e actinobactérias (Act) de área de Gramíneas (Gram), de Arbustos (Arb), Floresta secundária (Sec) e Floresta madura (Mad) de um ecossistema de Floresta Estacional Semidecidual do sul do Brasil. Barras verticais indicam desvio padrão ($n = 28$). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($\alpha = 0.05$).



Apêndice 1.



Apêndice 2.

Apêndice 3. Coeficiente de correlação de Pearson (r) entre atributos relacionados aos FMA e de raízes finas com atributos microbiológicos e químicos dos solos rizosférico e não rizosférico de área de Gramíneas, de Arbustos, Floresta secundária e Floresta madura de um ecossistema de Floresta Estacional Semidecidual do sul do Brasil. CMA = colonização micorrízica arbuscular, EMA = número de esporos de FMA no solo, CTR = comprimento total das raízes, CER = comprimento específico das raízes, DR = diâmetro das raízes, DTR = densidade do tecido das raízes, IPA = incidência de pelos absorventes, CPA = comprimento de pelos absorventes, C-total = carbono total do solo, C-lábil = carbono lábil do solo, CBM = carbono da biomassa microbiana, NBM = nitrogênio da biomassa microbiana, RESP = respiração basal do solo, qCO_2 = quociente metabólico, $qMic$ = quociente microbiano. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

| Solo rizosférico | | | | | | | | | | | | | |
|----------------------|----------|----------|----------|----------|----------|---------|----------|--------|----------|-------|--------|--------|-------|
| | C-total | C-lábil | CBM | NBM | RESP | qCO_2 | $qMic$ | pH | N | P | K | Ca | Mg |
| CMA | -0.59*** | -0.74*** | -0.68*** | -0.60*** | -0.77*** | 0.35 | -0.51** | -0.36 | -0.68*** | 0.03 | -0.40* | -0.48* | -0.26 |
| EMA | -0.46* | -0.63*** | -0.51** | -0.37 | -0.67*** | 0.16 | -0.44* | -0.40* | -0.59** | 0.19 | -0.37 | -0.47* | -0.28 |
| CTR | -0.02 | 0.05 | -0.02 | -0.07 | -0.01 | -0.05 | 0.03 | -0.03 | 0.04 | 0.00 | 0.17 | -0.01 | 0.05 |
| CER | -0.49** | -0.75*** | -0.67*** | -0.61*** | -0.76*** | 0.19 | -0.71*** | -0.09 | -0.50** | 0.28 | -0.16 | -0.34 | -0.23 |
| DR | 0.42* | 0.59** | 0.59** | 0.63*** | 0.70*** | -0.45* | 0.45* | 0.38* | 0.51** | 0.19 | 0.44* | 0.43* | 0.36 |
| DTR | 0.52** | 0.57** | 0.51** | 0.53** | 0.60*** | -0.21 | 0.48* | 0.06 | 0.45* | -0.16 | 0.28 | 0.31 | 0.21 |
| IPA | -0.54** | -0.60** | -0.66*** | -0.68*** | -0.71*** | 0.45* | -0.56** | -0.36 | -0.57*** | -0.08 | -0.42* | -0.39* | -0.34 |
| CPA | -0.51** | -0.57** | -0.47* | -0.45* | -0.64*** | 0.28 | -0.39* | -0.22 | -0.41* | 0.11 | -0.23 | -0.32 | -0.27 |
| Solo não rizosférico | | | | | | | | | | | | | |
| CMA | -0.53** | -0.67*** | -0.49** | -0.42* | -0.63*** | 0.35 | -0.05 | 0.03 | -0.45* | 0.31 | 0.28 | -0.24 | 0.01 |
| EMA | -0.32 | -0.58** | -0.30 | -0.14 | -0.49* | 0.11 | -0.02 | -0.13 | -0.41* | 0.28 | 0.20 | -0.31 | -0.08 |
| CTR | 0.01 | -0.05 | 0.02 | 0.00 | 0.04 | 0.14 | -0.10 | 0.04 | 0.07 | -0.02 | 0.09 | 0.07 | 0.17 |
| CER | -0.38* | -0.56** | -0.45* | -0.39* | -0.50** | 0.12 | -0.19 | 0.09 | -0.12 | 0.29 | 0.35 | -0.17 | -0.05 |
| DR | 0.47* | 0.51** | 0.46* | 0.37 | 0.47* | -0.32 | 0.07 | 0.06 | 0.43* | -0.18 | -0.09 | 0.30 | 0.21 |
| DTR | 0.33 | 0.52** | 0.49** | 0.42* | 0.51** | -0.11 | 0.29 | -0.21 | 0.28 | -0.35 | -0.32 | 0.16 | 0.09 |
| IPA | -0.43* | -0.49** | -0.39* | -0.31 | -0.55** | 0.26 | -0.09 | 0.07 | -0.40* | 0.27 | 0.13 | -0.29 | -0.19 |
| CPA | -0.39* | -0.57** | -0.40* | -0.38* | -0.46* | 0.32 | -0.13 | 0.11 | -0.27 | 0.34 | 0.18 | -0.21 | -0.09 |

Capítulo 2 – Influência da sazonalidade na produção de raízes e suas interações com microrganismos ao longo da sucessão em ecossistema de Floresta Atlântica do sul do Brasil*

Artur Berbel Lirio Rondina¹, Marco Antonio Nogueira², Waldemar Zangaro¹

¹Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Departamento de Biologia Animal e Vegetal, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Londrina, 86051-990, Londrina, PR, Brasil

²Laboratório de Biotecnologia do Solo, Embrapa Soja, Caixa Postal 231, 86001-970, Londrina, PR, Brasil

Autor para correspondência:

Waldemar Zangaro

Departamento de Biologia Animal e Vegetal, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Londrina, 86051-990, Londrina, PR, Brasil

Telefone: ++55 43 33714247, Fax: ++55 43 33714550

E-mail: wzangaro@uel.br

*Este artigo será submetido ao periódico *Plant and Soil*

Fator de impacto (JCR[®] 2015) = 2.969; Qualis Capes 2015 na área Biodiversidade: A1

1 **RESUMO**

2 As raízes finas representam parte importante da produtividade primária do ecossistema, e suas
3 interações com microrganismos influenciam a aquisição de nutrientes pelas plantas, a
4 diversidade e a funcionalidade das comunidades ao longo da sucessão. A sazonalidade influencia
5 a produção de raízes finas e as interações raízes-microrganismos. Neste estudo, objetivou-se
6 analisar a influência da sazonalidade na produção de raízes, na interação das plantas com fungos
7 micorrízicos arbusculares (FMA) e com microrganismos da rizosfera e na formação de zonas de
8 acúmulo/depleção de nutrientes no solo rizosférico em áreas representativas de diferentes
9 estádios da sucessão de um ecossistema de Floresta Estacional Semidecidual. Uma área de
10 gramíneas e uma área de vegetação arbustiva representaram os estádios iniciais da sucessão, e
11 uma floresta secundária e uma floresta madura representaram os estádios tardios. Dois períodos
12 sazonais foram considerados: primavera-verão, com maior temperatura, precipitação pluvial e
13 comprimento do dia, e outono-inverno. Foi determinada a massa seca e a taxa de colonização
14 micorrízica das raízes finas. Em amostras de solo rizosférico e não rizosférico foram
15 determinados o carbono (CBM) e nitrogênio (NBM) da biomassa microbiana, respiração basal,
16 taxas de amonificação e nitrificação, atividade da celulase, glutaminase e fosfatases ácida e
17 alcalina, diversidade metabólica da comunidade microbiana (usando Biolog Ecolplante®) e
18 teores de C total, C lábil, N, P, K, Ca, Mg, Fe, Cu, Zn e Mn. Com o avanço da sucessão a massa
19 de raízes finas aumentou e a taxa de colonização das raízes por FMA diminuiu. Nas fases iniciais
20 da sucessão, poucas diferenças foram observadas entre solo rizosférico e não rizosférico para
21 biomassa, atividade e diversidade metabólica microbiana. Por outro lado, nas florestas, o solo
22 rizosférico exibiu maiores valores para o C lábil, CBM, NBM, respiração basal, taxa de
23 amonificação, atividade da glutaminase e das fosfatases ácida e alcalina do que o solo não
24 rizosférico. Nas áreas em estádios iniciais da sucessão, a massa de raízes e a colonização
25 micorrízica foram menores no outono-inverno do que na primavera-verão. No solo rizosférico, o

26 teor de C lábil, a biomassa e atividade dos microrganismos também foram menores no outono-
27 inverno. Houve zona de acúmulo de N, K, Mg e Fe neste período, enquanto que na primavera-
28 verão ocorreu zona de depleção. Nas florestas, a sazonalidade não alterou a massa de raízes e a
29 colonização micorrízica. No solo rizosférico, a sazonalidade pouco influenciou os teores de C
30 lábil, a biomassa, a atividade e a diversidade metabólica de microrganismos. Zonas de acúmulo
31 de nutrientes ocorreram em ambos os períodos sazonais. A influência da sazonalidade na
32 produção de raízes finas, nas interações entre raízes e microrganismos e na formação de zonas de
33 acúmulo/depleção de nutrientes foi mais intensa nas áreas em início da sucessão do que nas
34 florestas. Isto está relacionado com o ciclo de vida e com as mudanças fisiológicas sazonais
35 exibidas pelas plantas dos diferentes grupos funcionais da sucessão.

36 **Palavras-chave:** biomassa microbiana, carbono lábil, enzimas do solo, micorrizas arbusculares,
37 respiração microbiana, rizosfera.

38 **ABSTRACT**

39 Fine roots represent an important part of the ecosystem primary productivity, and interactions
40 between fine roots and microorganisms influence plant nutrient uptake, community diversity and
41 functionality over succession. Seasonality influences fine-roots production and root-
42 microorganisms interactions. In this study, we aimed to analyze the influence of seasonality on
43 the fine-roots production, on the interaction of plants with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF)
44 and with rhizospheric microorganisms, and on the formation of nutrient accumulation/depletion
45 zones in the rhizosphere in areas of different successional stages of a Semideciduous Seasonal
46 Forest ecosystem. A grassland and a shrubby vegetation represented the early-successional
47 stages, and a secondary forest and a mature forest represented the late stages. Two seasonal
48 periods were considered: spring-summer, with higher temperature, rainfall and daylength, and
49 fall-winter. Fine-roots dry mass and AMF-root colonization were assessed. Rhizospheric and
50 bulk soils were sampled to assess carbon (CMB) and nitrogen (NMB) of microbial biomass,
51 basal respiration, ammonification and nitrification rates, activity of cellulase, glutaminase, acid
52 and alkaline phosphatases, metabolic diversity of microbial community (using Biolog Ecoplate®)
53 and concentration of total C, labile C, N, P, K, Ca, Mg, Fe, Cu, Zn and Mn. Fine-root mass
54 increased and AMF-root colonization decreased over succession. In the early-successional areas,
55 few differences were observed between rhizospheric and bulk soils for microbial biomass,
56 activity and metabolic diversity. In the forests, rhizospheric soil exhibited higher values of labile
57 C, CMB, NMB, basal respiration, ammonification rate and activity of glutaminase and acid and
58 alkaline phosphatases than bulk soil. In the early-successional areas, fine-root mass and AMF-
59 root colonization were lower in fall-winter than in spring-summer. In the rhizospheric soil, labile
60 C amount and microbial biomass and activity were also lower in fall-winter. Accumulation zones
61 of N, K, Mg and Fe were detected in rhizosphere during this period, whereas nutrient depletion
62 zones were detected during spring-summer. In the forests, seasonality did not affect fine-root

63 mass and AMF-root colonization. Seasonality had little influence on the amount of labile C and
64 on the microbial biomass, activity and metabolic diversity. Nutrient accumulation zones were
65 detected in both seasonal periods. The influence of seasonality on the fine-roots production, on
66 the interactions between roots and microorganisms and on the formation of nutrient
67 accumulation/depletion zones was more intense at early stages of succession than at the late
68 ones. This is related to the lifespan and to the seasonal physiological changes exhibited by plants
69 of the different functional groups of succession.

70 **Keywords:** arbuscular mycorrhizas, labile carbon, microbial biomass, microbial respiration,
71 rhizosphere, soil enzymes.

72 **Introdução**

73 Na dinâmica da sucessão tropical, a comunidade vegetal pioneira é tipicamente composta por
74 gramíneas, herbáceas e arbustos intolerantes ao sombreamento e de rápido crescimento. Estas
75 plantas são substituídas por espécies arbóreas de ciclo de vida curto e intolerantes ao
76 sombreamento que, por não suportarem a própria sombra, diminuem em abundância,
77 proporcionando o estabelecimento de arbóreas tolerantes ao sombreamento, que apresentam
78 crescimento lento, ciclo de vida longo e predominam nas fases tardias da sucessão (Saldarriaga
79 et al. 1988; Guariguata e Ostertag 2001). Dentre os fatores bióticos que influenciam a
80 diversidade e a funcionalidade das comunidades ao longo da sucessão destacam-se as interações
81 entre raízes e microrganismos (Kardol et al. 2006; León et al. 2016). As raízes finas são
82 responsáveis pela aquisição de recursos do solo pelas plantas e representam uma importante
83 parte da produtividade primária do ecossistema (Jaramillo et al. 2003; Malhi et al. 2011). Os
84 compostos orgânicos exsudados pelas raízes finas possibilitam a ocorrência de maior quantidade
85 e atividade de microrganismos de diversos grupos funcionais no solo rizosférico quando
86 comparado ao solo não rizosférico (Badri e Vivanco 2009; Jones et al. 2009; Dotaniya e Meena
87 2015). Estes microrganismos participam das transformações da matéria orgânica, dos ciclos
88 biogeoquímicos e, assim, disponibilizam nutrientes para a absorção pelas plantas (Batterman et
89 al. 2013; Kuzyakov e Blagodatskaya 2015). A associação entre raízes finas e fungos micorrízicos
90 arbusculares (FMA) também tem importante papel na aquisição de recursos pelas plantas. As
91 hifas são consideradas extensões das raízes e aumentam significativamente o volume de solo que
92 pode ser explorado (Smith e Read 2008). A simbiose proporciona aumento na absorção de água
93 e nutrientes, principalmente P, N e Zn (Smith et al. 2011) e, conseqüentemente, a produção de
94 biomassa (Zangaro et al. 2000, 2003), flores e sementes pelos vegetais (Koide e Dickie 2002;
95 Rondina et al. 2014). Em troca, FMA recebem fotoassimilados das plantas para a produção de
96 suas estruturas vegetativas e reprodutivas (Smith e Read 2008; Smith e Smith 2011). Por meio

97 das hifas que colonizam o córtex das raízes, FMA podem interceptar parte dos fotoassimilados
98 antes da exsudação e, desse modo, competem com microrganismos da rizosfera pelo C
99 disponibilizado pelas plantas (Marschner e Timonen 2006).

100 As interações entre plantas e microrganismos do solo, bem como as características das raízes
101 finas, podem sofrer influência da sazonalidade (Jones et al. 2004; Zangaro et al. 2014).
102 Comunidades em estádios iniciais da sucessão são mais sujeitas a variações das condições
103 ambientais do que comunidades em estádios tardios (Helmus et al. 2010; Bhaskar et al. 2014).
104 Em ecossistema de Floresta Estacional Semidecidual do sul do Brasil, comunidades em início de
105 sucessão apresentaram diminuição na quantidade de raízes finas vivas, na quantidade e
106 comprimento de pelos absorventes e na taxa de colonização por FMA durante o período sazonal
107 menos favorável para o crescimento das plantas, caracterizado por apresentar dias mais curtos,
108 temperaturas mais baixas e menor precipitação pluvial. Entretanto, comunidades em estádios
109 tardios não apresentaram tais alterações em decorrência da sazonalidade (Zangaro et al. 2013,
110 2014). Variações sazonais na temperatura, pluviosidade, potencial hídrico do solo, umidade do ar
111 e intensidade luminosa influenciam a rizodeposição, que compreende tanto o C proveniente da
112 exsudação das raízes quanto o C disponibilizado pela sua morte (Jones et al. 2004, 2009), o que
113 pode modificar a diversidade e a atividade dos microrganismos no solo rizosférico (Smalla et al.
114 2001; Marschner et al. 2002; Kaiser et al. 2011). As enzimas do solo, produzidas por fungos,
115 bactérias e outros organismos, são importantes indicadoras das respostas da comunidade
116 microbiana às variações sazonais da rizodeposição e das condições ambientais (Kaiser e al.
117 2010; Bárta et al. 2014; Liu et al. 2014). Modificações na atividade de enzimas do solo afetam a
118 ciclagem de C e nutrientes, podendo influenciar na formação de zonas de acúmulo ou depleção
119 de nutrientes na rizosfera (Dotaniya e Meena 2015). A formação destas zonas também é
120 influenciada pelo movimento dos íons no solo, pela demanda nutricional da planta, pelo

121 comprimento dos pelos absorventes e pela razão área/volume do sistema de raízes finas (Koide
122 1991; Schachtman et al. 1998; Smith e Read 2008).

123 O entendimento da dinâmica sazonal da produção de raízes e das interações entre raízes e
124 microrganismos em ecossistemas naturais é de grande importância, uma vez que pode auxiliar na
125 compreensão e em previsões de alterações nos ciclos biogeoquímicos e na produtividade
126 primária em um cenário de mudanças no clima e na disponibilidade de alguns recursos, como
127 CO₂ e H₂O (Treseder et al. 2012; Smith et al. 2015; Warren et al. 2015). Neste estudo, objetivou-
128 se avaliar, em áreas em diferentes estágios da sucessão de um ecossistema de Floresta Atlântica,
129 a influência da sazonalidade na produção de raízes, na interação das plantas com FMA e com
130 microrganismos da rizosfera e na formação de zonas de acúmulo ou depleção de nutrientes no
131 solo rizosférico.

132

133 **Metodologia**

134 *Áreas de estudo*

135 As áreas estão localizadas no município de Londrina, Estado do Paraná, Brasil, no domínio do
136 ecossistema Floresta Estacional Semidecidual (bioma Mata Atlântica), em uma região de
137 transição entre as zonas tropicais e subtropicais do hemisfério sul. O solo é classificado como
138 Rhodic Ferralsol (FAO 1994), contendo mais de 70% de argila originária de rocha basáltica. O
139 clima é classificado como Cfa (mesotérmico, subtropical úmido), com média anual de
140 temperatura do ar de 21 °C e média de precipitação pluvial anual de 1600 mm. A maior parte das
141 chuvas ocorre entre outubro e março, mas a região não apresenta estação seca bem definida
142 (Chagas e Silva e Soares-Silva 2000). As amostragens foram realizadas em agosto e novembro
143 de 2014 e em fevereiro e maio de 2015. Dois períodos sazonais foram considerados para a região
144 estudada com base em registros históricos de temperatura do ar e pluviosidade coletados entre
145 1976 e 2009: primavera-verão (entre outubro e março) e outono-inverno (entre abril e setembro)

146 (ver Zangaro et al. 2013). Dados de precipitação pluvial e média mensal da temperatura do ar no
147 município de Londrina durante o período de amostragem foram obtidos da estação
148 agrometeorológica do Instituto Agrônomo do Paraná (www.iapar.br), e dados de comprimento
149 do dia foram obtidos do Observatório Nacional (www.on.br).

150 Quatro áreas em diferentes estádios sucessionais foram estudadas. A primeira área
151 apresentava solo de baixa fertilidade e teve o horizonte A e parte do horizonte B do solo
152 removidos em 1986, quando 3 m da camada superior foram retirados (23° 19' 33.7" S, 51° 11'
153 42.5" W). As gramíneas *Paspalum notatum* Flügge e *Cynodon* sp., regeneradas
154 espontaneamente, são as principais espécies de plantas da área, embora ocorram alguns
155 indivíduos das espécies *Solanum viarum* Dunal, *Hypochoeris* spp. e *Borreria latifolia* (Aubl.)
156 K.Schum. A segunda área é uma vegetação arbustiva regenerada após abandono de uma
157 pastagem em 2008 (23° 26' 30.3" S, 51° 14' 41.3" W). No momento das coletas, as principais
158 espécies na área eram as gramíneas *P. notatum*, *Megathyrsus maximus* (Jacq.) B.K.Simon &
159 S.W.L.Jacobs e *Urochloa decumbens* (Stapf) R.D. Webster, as herbáceas *Bidens pilosa* L.,
160 *Porophyllum ruderale* (Jacq.) Cass. e *Tridax procumbens* L., os arbustos *Baccaris* sp., *Vernonia*
161 *cognata* Less. e *Mimosa* sp., além de alguns indivíduos das espécies arbóreas pioneiras *Croton*
162 *urucurana* Baill., *Solanum granuloseprosum* Dunal e *Poecilanthe parviflora* Benth. A terceira
163 área é uma floresta secundária regenerada após o abandono de uma pastagem em 1987 (23° 27'
164 3.9" S, 51° 13' 45.4" W). As espécies arbóreas mais frequentes eram *Alchornea triplinervia*
165 (Spreng.) Müll.Arg., *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan, *Colubrina glandulosa* Perkins,
166 *Croton floribundus* Spreng., *Tabernaemontana catharinensis* A.DC., *Jacaranda puberula* Cham.
167 e *Ocotea puberula* (Rich.) Nees. A quarta área é um fragmento maduro de Floresta Estacional
168 Semidecidual situado no Parque Estadual Mata dos Godoy (23° 26' 51.2" S, 51° 15' 13.7" W). As
169 espécies arbóreas mais frequentes na área eram *Actinostemon concolor* (Spreng.) Müll.Arg.,
170 *Aspidosperma polyneuron* Müll.Arg., *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl., *Euterpe*

171 *edulis* Mart., *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms, *Holocalyx balansae* Micheli, *Sorocea*
172 *bonplandii* (Baill.) W.C.Burger et al., além de espécies dos gêneros *Guarea* e *Trichilia*.

173

174 *Extração de raízes e taxa de colonização micorrízica*

175 Foram demarcadas 7 parcelas permanentes de 15 m × 15 m em cada área de estudo. Três
176 amostras aleatórias de solo foram coletadas em cada parcela utilizando trado coletor de volume
177 fixo de 79.5 cm³ (4.5 cm de diâmetro e 5 cm de altura). Cada amostra foi imersa em água
178 durante 15 min e submetida a peneiramento úmido (malha de 0.25 mm) para obtenção de raízes
179 finas vivas com diâmetro ≤ 2 mm. Estas foram separadas manualmente das raízes mortas
180 verificando a coloração, a elasticidade e o grau de coesão do córtex e do estelo, com auxílio de
181 estereomicroscópio (40×) (Gower 1987). Para a determinação da massa seca, parte das raízes
182 finas vivas foi seca em estufa a 60 °C até massa constante.

183 Cerca de 1 g de raízes finas frescas de cada amostra foi clarificada em KOH 10%, acidificada
184 em HCl 1%, lavada em água corrente e corada com azul de tripano 0.05% para a coloração de
185 estruturas de FMA no interior das raízes (Brundrett et al. 1996). Para algumas raízes com
186 pigmentação escura, utilizou-se H₂O₂ 0.5% após o KOH. A taxa de colonização micorrízica das
187 raízes foi estimada pelo método de intersecção de quadrantes utilizando microscópio de luz
188 (100×) (McGonigle et al. 1990).

189

190 *Atributos microbiológicos, bioquímicos e químicos em solo rizosférico e não rizosférico*

191 Doze sub-amostras de raízes finas dos primeiros 5 cm de profundidade foram obtidas
192 aleatoriamente em cada parcela. Estas raízes foram agitadas manualmente em bandejas de modo
193 que todo o solo aderido às suas superfícies, considerado solo rizosférico, fosse obtido.
194 Simultaneamente, doze sub-amostras de solo não aderido às raízes foram coletadas na mesma
195 parcela e este solo foi considerado como não rizosférico. Portanto, foram obtidas sete amostras

196 compostas de solo rizosférico e sete amostras compostas de solo não rizosférico em cada área
197 por amostragem. As amostras obtidas foram prontamente armazenadas em caixa térmica com
198 gelo no local de coleta. No laboratório, as amostras foram peneiradas em malha de 4 mm e uma
199 alíquota de 10 g de cada amostra foi seca a 105 °C por 24 h para determinar o conteúdo de água.
200 Parte das amostras foi acondicionada em câmara fria a 4 °C, para as análises microbiológicas e
201 bioquímicas posteriores, e parte foi armazenada em freezer a -20 °C, para a análise de
202 diversidade metabólica da comunidade microbiana.

203 O carbono da biomassa microbiana (CBM) foi quantificado pelo método de fumigação-
204 extração (Vance et al. 1987). Duas alíquotas de 20 g da amostra tiveram suas umidades ajustadas
205 para 60% da capacidade de retenção de água e uma foi fumigada com clorofórmio a 25 °C por 24
206 h. Após extração com K_2SO_4 0.5 mol L⁻¹ o carbono orgânico dos extratos das alíquotas fumigada
207 e não fumigada foi oxidado com $KMnO_4$ e quantificado colorimetricamente (Bartlett e Ross
208 1988). O nitrogênio da biomassa microbiana (NBM) foi quantificado nos mesmos extratos por
209 digestão sulfúrica seguida pelo método azul de indofenol (Feije e Anger 1972). Calculou-se o
210 CBM e o NBM pela diferença entre o carbono e o nitrogênio do extrato da alíquota fumigada e o
211 da alíquota não fumigada, empregando os coeficientes de extração $K_C = 0.33$, para o carbono, e
212 $K_N = 0.68$, para o nitrogênio (Brookes et al. 1985). O carbono do extrato da alíquota não
213 fumigada foi considerado como carbono lábil (C lábil) (Pabst et al. 2013). A respiração basal do
214 solo foi determinada com base no CO_2 liberado de alíquotas de 50 g de amostras incubadas em
215 frascos hermeticamente fechados, a 28 °C, no escuro, por 7 d, contendo armadilhas de CO_2 com
216 $NaOH$ 0.5 mol L⁻¹. A quantificação do CO_2 proveniente da respiração no solo foi realizada por
217 titulação do $NaOH$ remanescente com HCl 0.5 mol L⁻¹ (Alef 1995).

218 Para a determinação das atividades das fosfatases ácida (EC 3.1.3.2) e alcalina (EC 3.1.3.1),
219 alíquotas de 0.5 g de cada amostra foram incubadas a 37 °C, por 1 h, no respectivo tampão
220 universal modificado (pH 6.5 ou pH 11.0), usando de p -nitrofenil fosfato dissódico 0.05 mol L⁻¹

221 como substrato. Após paralisação da reação com CaCl_2 0.5 mol L^{-1} e NaOH 0.5 mol L^{-1} , a
222 mistura foi filtrada e o p -nitrofenol produzido foi quantificado por espectrofotometria (Tabatabai
223 e Bremner 1969). Os brancos foram tratados da mesma maneira que as amostras, porém, o
224 substrato foi adicionado após a adição do CaCl_2 e do NaOH , antes da filtração. Para a
225 quantificação da atividade da celulase (EC 3.2.1.4), uma alíquota de 5 g de cada amostra solo foi
226 incubada a 50°C , por 24 h, em tampão fosfato (pH 5.5), utilizando carboximetilcelulose (CMC)
227 0.7% como substrato. Os açúcares redutores provenientes da hidrólise do CMC foram
228 quantificados pelo método azul da Prússia (Schinner e von Mersi 1990). Os brancos foram
229 tratados da mesma maneira que as amostras, mas o CMC foi adicionado após a incubação. Para
230 determinar a atividade da glutaminase (EC 3.5.1.2), 1 g de solo de cada amostra foi incubada a
231 37°C , por 2 h, em tampão THAM (pH 10.0), com L-glutamina 0.5 mol L^{-1} como substrato
232 (Bottomley et al. 1994). O NH_4^+ produzido pela hidrólise da L-glutamina foi extraído com
233 solução de KCl 2.5 mol L^{-1} e AgSO_4 100 mg L^{-1} , destilado pelo método Kjeldahl e titulado
234 (Keeney e Nelson 1982). Os brancos foram tratados da mesma maneira que as amostras, contudo
235 a L-glutamina foi adicionada após a solução de KCl e AgSO_4 .

236 As taxas de amonificação e nitrificação foram determinadas considerando a concentração de
237 NH_4^+ e de NO_3^- nas amostras antes e depois da incubação a 28°C , por 21 d, no escuro, com e
238 sem adição de $125 \mu\text{g N-amoniacoal g}^{-1}$ solo. O NH_4^+ e o NO_3^- foram extraídos com KCl 2 mol L^{-1}
239 ¹ de uma alíquota de 10 g de solo. A quantificação do NH_4^+ e do NO_3^- nos extratos foi realizada
240 em microplacas, em triplicata, pelos métodos verde de salicilato (Searle 1984) e Griess/Vanádio
241 (Miranda et al. 2001), respectivamente. O NH_4^+ e o NO_3^- das amostras antes da incubação foram
242 considerados o teor de N mineral no solo.

243 Para análise química, alíquotas das amostras foram secas à temperatura ambiente após
244 peneiramento com malha de 2 mm. O pH foi obtido em solução de CaCl_2 0.01 mol L^{-1} e o
245 carbono total (C total) foi determinado pelo método Walkley-Black. Fósforo e potássio foram

246 extraídos com Mehlich-1 e determinados por espectrofotometria e fotometria de chama,
247 respectivamente. Cálcio e magnésio foram extraídos com KCl 1 mol L⁻¹ e determinados por
248 espectrofotometria de absorção atômica (Pavan et al. 1992). Ferro, zinco, cobre e manganês
249 foram extraídos com Mehlich-1 e quantificados por espectrofotometria de absorção atômica
250 (Defilippo e Ribeiro 1997).

251

252 *Diversidade metabólica da comunidade microbiana*

253 A diversidade metabólica da comunidade microbiana foi determinada por meio de microplacas
254 Biolog Ecoplate[®] (Biolog Inc., Hayward, CA, USA), as quais contêm 31 fontes orgânicas de C
255 (carboidratos, ácidos carboxílicos, aminoácidos, aminas, fenóis e polímeros) em triplicata.
256 Primeiramente, foram quantificadas as bactérias cultiváveis totais nas amostras de solo
257 suspendendo 10 g de solo em 90 mL de solução NaCl 0.85% por 30 minutos em agitador
258 horizontal. Em seguida, diluições entre 10⁻³ e 10⁻⁷ da suspensão foram adicionadas em meio ágar
259 nutriente liquefeito e cinco gotas de 40 µL foram imediatamente distribuídas em placas de Petri.
260 As placas foram incubadas a 28 °C, no escuro, e avaliadas após 72 h de incubação. A contagem
261 de bactérias totais foi realizada pelo número mais provável estimado em tabela de probabilidades
262 (Jahnel et al. 1999). Para a montagem das microplacas Biolog, 10 g das amostras de solo foram
263 suspendidas em 90 mL de solução NaCl 0.85% por 1 h em agitador horizontal. Seguidamente,
264 120 µL da diluição apropriada, com concentração aproximada de 1000 células mL⁻¹, foram
265 inoculados em cada poço das microplacas, as quais foram incubadas no escuro a 28 °C. As
266 microplacas foram analisadas em espectrofotômetro de microplacas a 590 nm. As leituras foram
267 realizadas no momento prévio à incubação, após 12 h, 24 h e, em seguida, a cada 24 h até 7 d de
268 incubação (para as áreas de Arbustos, Floresta secundária e Floresta madura) ou até 10 d de
269 incubação (para a área de Gramíneas), para a obtenção da média de desenvolvimento de cor de
270 0.8–1.0 unidade de absorbância para cada placa (Zak et al. 1994; Souza et al. 2012). Para

271 diminuir efeitos de diferenças na concentração do inóculo entre as amostras, os dados foram
272 normalizados dividindo-se os valores brutos de absorvância de cada poço pela média de
273 desenvolvimento de cor da placa (Garland e Mills 1991). A partir dos valores normalizados,
274 calculou-se o número de diferentes substratos utilizados pela comunidade microbiana, referido
275 como a riqueza de substratos (S) e o índice de diversidade de Shannon (H'), que considera tanto
276 a riqueza de substratos utilizados como a intensidade em que os mesmos são consumidos pelos
277 microrganismos (Zak et al. 1994).

278

279 *Análise dos dados*

280 Os dados foram submetidos às análises de normalidade, pelo teste de Shapiro-Wilk, e
281 homocedasticidade, pelo teste de Levene. As razões solo rizosférico/solo não rizosférico (razão
282 R/NR) dos atributos microbiológicos, bioquímicos e químicos foram calculadas em cada período
283 sazonal dentro de cada estágio da sucessão. Os dados expressos em porcentagem (colonização
284 micorrízica e taxa de nitrificação) e as razões R/NR foram previamente transformados em
285 arcoseno(x/100) para serem analisados. Os efeitos dos fatores sazonalidade (primavera-verão e
286 outono-inverno) e estágio sucessiona sobre a colonização micorrízica, a massa seca das raízes e
287 as razões R/NR foram analisados por meio da Anova de dois fatores seguida pelo teste de Tukey.
288 Dentro de cada estágio sucessiona, os efeitos dos fatores solo (rizosférico e não rizosférico) e
289 sazonalidade sobre o índice de diversidade de Shannon, a riqueza de substratos utilizados pela
290 comunidade microbiana, e sobre as variáveis microbiológicas, bioquímicas e químicas foram
291 analisados por meio da Anova de dois fatores. Análises de componentes principais (PCA) foram
292 realizadas para observar o comportamento dos atributos microbiológicos, bioquímicos e
293 químicos, frente às variáveis ambientais (precipitação pluvial, temperatura do ar, comprimento
294 do dia e conteúdo de água no solo), nos solos rizosféricos e não rizosféricos de cada estágio da
295 sucessão. O nível de significância adotado em todos os testes foi de 5%.

296

297 **Resultados**

298 As médias mensais de temperatura do ar, comprimento do dia, precipitação pluvial e teor de água
299 no solo foram maiores durante o período primavera-verão do que durante o outono-inverno (Fig
300 1). A média de temperatura do ar durante a primavera-verão foi 24.1 °C, sendo janeiro o mês
301 mais quente, enquanto que a média no outono-inverno foi 19.5 °C, sendo julho o mês mais frio
302 (Fig 1a). A média do comprimento do dia durante primavera-verão foi 13.2 h, sendo janeiro o
303 mês com dias mais longos. Durante o período outono-inverno, a média do comprimento do dia
304 foi 11.0 h, e julho apresentou os dias mais curtos. A média de precipitação pluvial na primavera-
305 verão foi 147 mm, com a maior precipitação em dezembro, e a média de precipitação pluvial no
306 outono-inverno foi 83.5 mm, com a menor precipitação em junho. O teor de água no solo (Fig
307 1b) pouco diferiu entre os períodos sazonais dentro de cada área, uma vez que outono-inverno
308 não foi um período seco. A média do teor de água no solo na primavera-verão foi 0.24 g g⁻¹ na
309 área de Gramíneas, 0.34 g g⁻¹ na área de Arbustos, 0.39 g g⁻¹ na Floresta secundária e 0.52 g g⁻¹
310 na Floresta madura. Durante o outono-inverno, as médias foram 0.23 g g⁻¹ na área de Gramíneas,
311 0.34 g g⁻¹ na área de Arbustos, 0.36 g g⁻¹ na Floresta secundária e 0.48 g g⁻¹ na Floresta madura.

312 A colonização micorrízica nas raízes (Fig 2a) diminuiu com o avanço da sucessão em ambos
313 os períodos sazonais, sendo os maiores valores encontrados nas raízes coletadas nas áreas de
314 Gramíneas e Arbustos, seguidas pela Floresta secundária, e os menores valores encontrados nas
315 raízes da Floresta madura. Nas áreas de Gramíneas e Arbustos, a colonização micorrízica nas
316 raízes foi maior na primavera-verão do que no outono-inverno, sendo que nas florestas não
317 ocorreram variações sazonais. A massa seca das raízes (Fig 2b) aumentou com o avanço da
318 sucessão em ambos os períodos sazonais, sendo que os valores encontrados nas raízes das
319 Florestas secundária e madura foram maiores do que nas raízes das áreas de Gramíneas e de
320 Arbustos. Nas áreas de Gramíneas e de Arbustos, a massa seca das raízes foi maior na

321 primavera-verão do que no outono-inverno, e não foram observadas variações sazonais nas
322 Florestas secundária e madura.

323 Nas áreas de Gramíneas e de Arbustos, não houve diferenças entre solo rizosférico e solo não
324 rizosférico para CBM, NBM, respiração basal, atividade das fosfatases ácida e alcalina e da
325 glutaminase, taxa de amonificação, pH e teores de C total, N, P, K, Ca, Mg, Fe, Zn, Cu e Mn em
326 ambos os períodos sazonais (Tabela 1). No solo rizosférico, o CBM foi maior na primavera-
327 verão do que no outono-inverno. A respiração basal foi maior na primavera-verão do que no
328 outono-inverno tanto no solo rizosférico quanto no solo não rizosférico. No solo rizosférico, a
329 atividade da celulase e o teor de N foram maiores no outono-inverno do que na primavera-verão.
330 Na área de Gramíneas, a taxa de nitrificação foi maior no solo rizosférico do que no solo não
331 rizosférico tanto na primavera-verão quanto no outono-inverno. Durante o período outono-
332 inverno, a atividade da celulase foi maior no solo rizosférico do que no solo não rizosférico. A
333 fosfatase alcalina apresentou maior atividade durante a primavera-verão do que durante o
334 outono-inverno tanto no solo rizosférico quanto no não rizosférico. Ainda na área de Gramíneas,
335 o C lábil foi maior na primavera-verão do que no outono-inverno em ambos os solos. Na área de
336 Arbustos, o CBM, o NBM e o C lábil do solo rizosférico foram maiores na primavera-verão do
337 que no outono-inverno. A respiração basal foi maior no solo rizosférico do que no não
338 rizosférico em ambos os períodos. Os teores de K e Ca foram maiores no outono-inverno do que
339 na primavera-verão tanto no solo rizosférico quanto no solo não rizosférico. Nas Florestas
340 secundária e madura, o CBM, NBM, a atividade da glutaminase e da fosfatase alcalina e os
341 teores de C lábil, N e P foram maiores no solo rizosférico do que no solo não rizosférico, tanto
342 na primavera-verão quanto no outono-inverno. Nas duas florestas, não houve diferenças entre os
343 períodos primavera-verão e outono-inverno para CBM, atividades da celulase, da glutaminase e
344 das fosfatases ácida e alcalina, taxas de amonificação e nitrificação, pH e teores de C total, N, P,
345 K, Ca, Mg, Fe, Zn, Cu e Mn. Na Floresta secundária, a respiração basal, a taxa de amonificação

346 e os teores de K, Ca e Zn foram maiores no solo rizosférico do que no solo não rizosférico no
347 período primavera-verão. O NBM foi maior na primavera-verão do que no outono-inverno, tanto
348 no solo rizosférico quanto no solo não rizosférico. No solo rizosférico, a respiração basal e o teor
349 de C lábil foram maiores durante a primavera-verão do que no outono-inverno. Na Floresta
350 madura, o NBM, a respiração basal e a atividade da fosfatase ácida foram maiores no solo
351 rizosférico do que no solo não rizosférico tanto na primavera-verão quanto no outono-inverno. O
352 teor de Mn foi maior no solo rizosférico do que no solo não rizosférico apenas em primavera-
353 verão. A respiração basal foi maior durante a primavera-verão do que durante o outono-inverno
354 tanto no solo rizosférico quanto no solo não rizosférico (Tabela 1).

355 As razões solo rizosférico/solo não rizosférico (R/NR) do CBM, NBM, respiração basal do
356 solo, taxa de amonificação e atividades da glutaminase e das fosfatases ácida e alcalina e a taxa
357 de amonificação aumentaram com o avanço da sucessão (Fig 3). Ao contrário, as razões da
358 atividade da celulase e a taxa de nitrificação diminuíram com a sucessão. As razões R/NR do
359 CBM, atividades da glutaminase e da fosfatase alcalina foram maiores nas Florestas secundária e
360 madura do que nas áreas de Gramíneas e Arbustos em ambos os períodos sazonais. A razão
361 R/NR do NBM foi maior na Floresta madura do que nas demais áreas no período primavera-
362 verão. No outono-inverno, esta razão foi maior na Floresta madura do que nas áreas de
363 Gramíneas e Arbustos, sendo que a Floresta secundária não diferiu das demais. A razão R/NR da
364 respiração basal do solo foi maior nas Florestas secundária e madura do que nas áreas de
365 Gramíneas e Arbustos primavera-verão. Durante o outono-inverno, tal razão foi maior na
366 Floresta madura do que nas áreas de Gramíneas e Arbustos, sendo que a Floresta secundária não
367 diferiu das demais áreas. A razão R/NR da atividade da fosfatase ácida foi maior na Floresta
368 madura do que nas demais áreas nos dois períodos sazonais. A razão R/NR da celulase não
369 diferiu entre as áreas dos quatro estádios sucessionais na primavera-verão. Durante outono-
370 inverno, esta razão foi maior na área de Gramíneas do que nas Florestas secundária e madura,

371 sendo que a área de Arbustos não diferiu das demais. Em ambos os períodos sazonais, a razão
372 R/NR da taxa de amonificação foi maior nas Florestas secundária e madura, seguidas pela área
373 de Arbustos, e a área de Gramíneas apresentou as menores razões, com valores negativos. A
374 razão R/NR da taxa de nitrificação foi maior na área de Gramíneas do que nas demais áreas em
375 ambos os períodos sazonais (Fig 3).

376 As razões R/NR para os teores de C lábil, N, P, K, Ca, Mg, Zn, Cu, Mn e do pH aumentaram
377 com o avanço da sucessão (Fig 4). Apenas a razão R/NR do teor de C total não diferiu entre os
378 estádios sucessionais em nenhum período sazonal. As razões R/NR dos teores de C lábil, N, P e
379 Cu foram maiores nas Florestas secundária e madura do que nas áreas de Gramíneas e Arbustos
380 em ambos os períodos sazonais. As razões R/NR dos teores de K e Zn foram maiores nas
381 Florestas secundária e madura do que nas áreas de Gramíneas e Arbustos no período primavera-
382 verão. Durante o outono-inverno, estas razões foram maiores na Floresta madura do que nas
383 áreas de Gramíneas e de Arbustos, sendo que a Floresta secundária não diferiu das demais. Em
384 ambos os períodos sazonais, a razão R/NR do teor de Ca foi maior nas Florestas secundária e
385 madura do que na área de Gramíneas, sendo que a área de Arbustos não diferiu das demais áreas.
386 No período primavera-verão, a razão R/NR do teor de Mg foi maior nas Florestas secundária e
387 madura do que na área de Gramíneas, sendo que a área de Arbustos não diferiu das demais. No
388 outono-inverno, esta razão foi maior na Floresta madura do que nas áreas de Gramíneas e
389 Arbustos, e a Floresta secundária não diferiu das demais. A razão R/NR do teor de Fe não diferiu
390 entre nenhuma das áreas na primavera-verão, mas no outono-inverno foi maior nas áreas de
391 Gramíneas e de Arbustos do que na Floresta madura, sendo que a Floresta secundária não diferiu
392 das demais. A razão R/NR do Mn foi maior nas Florestas secundária e madura do que nas áreas
393 de Gramíneas e de Arbustos durante a primavera-verão. No outono-inverno, não houve
394 diferenças entre as áreas. A razão R/NR do pH foi maior na Floresta madura do que nas demais
395 áreas durante a primavera-verão. No outono-inverno, não houve diferenças entre as áreas. Nas

396 áreas de Gramíneas e Arbustos, ocorreu formação de zona de depleção de C lábil, P, K e Cu em
397 ambos os períodos sazonais. Durante a primavera-verão, foram observadas zonas de depleção de
398 N, Mg e Fe, na área de Gramíneas, e de N e Fe, na área de Arbustos. As Florestas secundária e
399 madura exibiram zona de depleção de Fe em ambos os períodos. Porém, nas duas florestas,
400 houve zonas de acúmulo de todos os outros nutrientes e de C total e C lábil em ambos os
401 períodos sazonais (Fig 4).

402 Nas PCAs, foram observados comportamentos similares entre as áreas de Gramíneas e de
403 Arbustos e entre as Florestas secundária e madura (Fig 5). Na área de Gramíneas, houve
404 separação clara dos solos rizosféricos e não rizosféricos entre os períodos primavera-verão e
405 outono-inverno ao longo do eixo 1 (Fig 5a). Durante a primavera-verão, o solo rizosférico e o
406 solo não rizosférico ficaram relacionados positivamente com o comprimento do dia, a
407 temperatura do ar e a precipitação pluvial. O solo rizosférico ficou mais positivamente
408 relacionado com C lábil, CBM, respiração basal, taxa de nitrificação e atividades da fosfatase
409 ácida e da glutaminase. Por outro lado, o solo não rizosférico ficou mais positivamente
410 relacionado com a atividade da fosfatase alcalina, o teor de Fe e a taxa de amonificação. No
411 período outono-inverno, os solos rizosférico e não rizosférico ficaram mais positivamente
412 relacionados com a atividade da celulase e o teor de P. Na área de Arbustos, também houve
413 distinção dos solos rizosféricos e não rizosféricos entre os períodos primavera-verão e outono-
414 inverno ao longo do eixo 1 (Fig 5b). No período primavera-verão, o solo rizosférico e o solo não
415 rizosférico ficaram relacionados positivamente com o comprimento do dia, a temperatura do ar e
416 a precipitação pluvial. O solo rizosférico ficou mais positivamente relacionado com NBM, C
417 lábil e CBM, enquanto que o solo não rizosférico ficou mais relacionado com a atividade da
418 fosfatase alcalina e o teor de Cu. No outono-inverno, o solo rizosférico e o solo não rizosférico
419 ficaram mais positivamente relacionados com as atividades da celulase e da fosfatase ácida, e
420 com os teores de N e Mg. Na Floresta secundária, o eixo 1 separou nitidamente os solos

421 rizosféricos dos solos não rizosféricos, independentemente do período sazonal (Fig 5c). Os solos
422 rizosféricos da primavera-verão e do outono-inverno ficaram mais positivamente relacionados
423 com CBM, NBM, respiração basal, taxas de amonificação e nitrificação, atividades das
424 fosfatases ácida e alcalina e da glutaminase, e teores de C lábil, N, Ca, P, e Zn, enquanto os solos
425 não rizosféricos apresentaram relação negativa com a maioria das variáveis. Na Floresta madura,
426 também houve distinção clara entre solos rizosféricos e solos não rizosféricos ao longo do eixo 1
427 (Fig 5d). O solo rizosférico no período primavera-verão ficou mais positivamente relacionado
428 com CBM, respiração basal, taxas de amonificação e nitrificação, pH, teor de C lábil e atividades
429 da fosfatase alcalina e da glutaminase. No outono-inverno, o solo rizosférico ficou mais
430 relacionado com a atividade da fosfatase ácida e os teores de Zn, Ca, Cu, P, C total, Mg, Mn, K e
431 N. Os solos não rizosféricos ficaram mais relacionados com o teor de Fe, na primavera-verão, e
432 com a atividade da celulase, no outono-inverno.

433 A riqueza de substratos utilizados pela comunidade microbiana não diferiu entre os solos
434 rizosférico e não rizosférico e entre os períodos primavera-verão e outono-inverno em nenhum
435 dos estádios sucessionais (Tabela 2). Na área de Gramíneas, de Arbustos e na Floresta
436 secundária, o índice de diversidade de Shannon não diferiu entre os solos rizosférico e não
437 rizosférico e entre os períodos primavera-verão e outono-inverno. Na Floresta madura, o índice
438 de diversidade de Shannon foi maior no solo rizosférico do que no solo não rizosférico durante a
439 primavera-verão, mas não diferiu entre os solos durante o outono-inverno.

440

441 **Discussão**

442 *Produção de raízes finas*

443 A massa seca das raízes finas aumentou com o avanço da sucessão, corroborando resultados de
444 Zangaro et al. (2013, 2014), para o mesmo ecossistema, e de Hertel et al. (2003), Jaramillo et al.
445 (2003) e Vargas et al. (2008), para outros ecossistemas florestais. As raízes finas das plantas dos

446 estádios tardios da sucessão apresentam menor comprimento específico, maior diâmetro, maior
447 densidade do tecido, menor incidência e comprimento de pelos absorventes (Zangaro et al. 2007)
448 do que as raízes finas de plantas dos estádios iniciais da sucessão. Estas características mostram
449 que as espécies tardias apresentam raízes com alto potencial de acúmulo de C e baixo potencial
450 de exploração do solo (Zangaro et al. 2012a, 2014), enquanto que as espécies iniciais utilizam o
451 C com maior eficiência e produzem um sistema de raízes com elevado potencial de exploração e
452 de absorção de nutrientes (Comas e Eissenstat 2004), o que combina com suas altas demandas
453 nutricionais (Zangaro et al. 2003).

454 A sazonalidade influenciou a produção de raízes nas áreas em início de sucessão, mas não
455 afetou a produção nas florestas. Nas áreas de Gramíneas e de Arbustos, a massa seca das raízes
456 finas foi maior no período mais favorável para o crescimento das plantas (primavera-verão) do
457 que no período menos favorável (outono-inverno), indicando diferença sazonal na produção de
458 raízes finas nestas comunidades. A produção e a expansão de raízes finas aumentam com o
459 aumento da temperatura (Pregitzer et al. 2000; Comas et al. 2005; Comas et al. 2012) e da
460 irradiância (Fitter et al. 1998; Edwards et al. 2004). A incidência e o comprimento de pelos
461 absorventes também aumentam com o aumento da produção das raízes pelas espécies de plantas
462 do início da sucessão (Zangaro et al. 2014). A baixa produção de raízes nas áreas de Gramíneas e
463 de Arbustos durante outono-inverno foi associada às temperaturas mais baixas, ao menor
464 comprimento do dia e à menor precipitação pluvial, como também ao típico ciclo de vida curto
465 das plantas das fases iniciais da sucessão. Além disso, elevada quantidade de raízes mortas foi
466 encontrada nas áreas de Gramíneas e de Arbustos no outono-inverno. Isto demonstra que, nas
467 comunidades do início da sucessão, a renovação das raízes finas é sazonal, e que a maior
468 produção de novas raízes ocorre no período em que as plantas encontram melhores condições
469 para o crescimento e apresentam maiores demandas nutricional e metabólica. Por outro lado, nas
470 Florestas secundária e madura, onde predominam plantas com ciclo de vida longo e com baixa

471 demanda nutricional intrínseca, não foram observados efeitos sazonais na massa seca das raízes
472 porque nestes ambientes a produção e a taxa de renovação das raízes finas são constantes ao
473 longo do ano (Powers et al. 2005; Zangaro et al. 2014).

474

475 *Interações entre raízes e FMA*

476 A colonização micorrízica nas raízes diminuiu com o avanço da sucessão, corroborando Aidar et
477 al. (2004) e Zangaro et al. (2000, 2012a, 2012b, 2013, 2014) para ecossistemas da Floresta
478 Atlântica. Esta diminuição reflete as relações distintas que as plantas dos diferentes grupos
479 funcionais possuem com os FMA. Plantas das fases iniciais da sucessão apresentam maior
480 colonização micorrízica e dependência dos FMA para sobreviver, crescer (Siqueira et al. 1998;
481 Zangaro et al. 2000, 2003, 2007) e se reproduzir (Rondina et al. 2014) e também multiplicam
482 mais FMA do que plantas das fases tardias (Zangaro et al. 2012b, 2013). Plantas pioneiras, que
483 muitas vezes crescem em solos com baixa fertilidade, utilizam os FMA como estratégia para
484 aumentar o volume de solo explorado e obter os nutrientes em quantidade suficiente para a
485 manutenção de suas altas demandas nutricionais e metabólicas e suas elevadas taxas de
486 crescimento (Zangaro et al. 2003; Rondina et al. 2014). Os elevados comprimentos total e
487 específico e a elevada incidência de pelos absorventes longos nas raízes das plantas pioneiras,
488 além de aumentar o potencial de absorção, também aumentam a probabilidade de contato entre
489 as raízes e os propágulos de FMA no solo, resultando em maior colonização micorrízica (Comas
490 et al. 2012; Zangaro et al. 2012a). Além disso, as elevadas taxas fotossintéticas típicas das
491 plantas de início de sucessão (Santiago e Wright 2007) possibilitam que grandes quantidades de
492 fotoassimilados possam ser utilizadas para a manutenção das elevadas taxas de colonização
493 micorrízica, que demandam grande investimento de C pelas plantas hospedeiras (Graham 2000;
494 Lynch e Ho 2005). Por outro lado, plantas das fases tardias da sucessão apresentam crescimento
495 lento, baixa demanda nutricional (Zangaro et al. 2003) e baixa colonização das raízes por FMA.

496 Estas plantas crescem sob denso dossel e enfrentam forte competição por luz (Lusk et al. 2008;
497 Lohbeck et al. 2014), condição que pode diminuir a translocação de C para a manutenção de
498 FMA (Gamage et al. 2004; Johnson 2010). A baixa colonização micorrízica das raízes das
499 florestas também pode estar associada ao baixo comprimento total e específico, à baixa
500 incidência e comprimento de pelos absorventes, ao elevado diâmetro e à elevada densidade do
501 tecido das raízes finas. Estas características morfológicas influenciam negativamente na
502 probabilidade de encontro das raízes com propágulos de FMA no solo e na capacidade de
503 proliferação dos FMA no córtex (Zangaro et al. 2013, 2014).

504 Nas áreas de Gramíneas e de Arbustos, a colonização por FMA nas raízes foi menor no
505 outono-inverno do que na primavera-verão, resultado também verificado por Zangaro et al.
506 (2013) no mesmo ecossistema. A menor colonização por FMA coincide com o período de menor
507 produção de raízes e com a menor atividade das plantas hospedeiras. Em temperaturas mais
508 baixas, o metabolismo e a taxa fotossintética das plantas diminuem (Yamori et al. 2013),
509 podendo reduzir a quantidade de C investido para a manutenção dos FMA nas raízes (Hawkes et
510 al. 2008; Busby et al. 2012; Johnson et al. 2017). A menor disponibilidade de luz nos dias curtos
511 também pode resultar em menor alocação de fotoassimilados para a manutenção dos FMA (Fitter
512 et al. 1998; Johnson 2010). Por outro lado, nas Florestas secundária e madura não houve
513 variação sazonal da colonização micorrízica nas raízes. No outono-inverno, além das condições
514 climáticas menos favoráveis, algumas espécies da Floresta Estacional Semidecidual perdem suas
515 folhas (IBGE 1992), o que também pode contribuir para a diminuição do investimento de C
516 pelas plantas para manutenção dos FMA (Saravesi et al. 2014). No entanto, a não variação da
517 colonização por FMA nos dois períodos possivelmente ocorreu devido à baixa densidade e
518 atividade metabólica dos FMA associados às plantas das florestas. A colonização micorrízica
519 pode estar em níveis muito baixos que não causam prejuízos energéticos significativos para as
520 plantas, especialmente no período menos favorável.

521
522 *Interações entre raízes e microrganismos da rizosfera*
523 Nas áreas de Gramíneas e de Arbustos, os teores de C lábil não diferiram entre os solos
524 rizosféricos e não rizosféricos, indicando baixa exsudação de compostos orgânicos de fácil
525 degradação pelas raízes. Plantas de ciclo de vida curto exsudam menos compostos orgânicos do
526 que plantas de ciclo de vida longo (Grayston et al. 1996). A baixa exsudação possivelmente
527 ocorre porque parte considerável dos fotoassimilados pode ser interceptada pelos FMA no
528 interior das raízes antes de sua liberação para o solo (Rondina 2017). Os FMA demandam
529 grandes quantidades de C das plantas hospedeiras (Graham 2000; Lynch e Ho 2005) e alteram os
530 padrões de exsudação das raízes (Jones et al. 2004; Kaiser et al. 2015), reduzindo, por exemplo,
531 a exsudação de açúcares e aminoácidos (Marschner et al. 2002; Mechri et al. 2015).

532 Os exsudatos das raízes são a principal fonte de C lábil para os microrganismos
533 quimioheterotróficos da rizosfera (Jones et al. 2009; de Graaff et al. 2010; Blagodatskaya et al.
534 2014; Kuzyakov e Blagodatskaya 2015). Os solos rizosféricos e não rizosféricos das áreas de
535 Gramíneas e Arbustos não apresentaram diferenças para CBM, NBM, respiração basal e
536 atividades das enzimas glutaminase e fosfatases ácida e alcalina. Isto indica que a baixa
537 exsudação do C lábil limitou a biomassa e a atividade de microrganismos na rizosfera das plantas
538 destas comunidades. As áreas em início de sucessão geralmente apresentam solos de baixa
539 fertilidade e que recebem pequeno aporte de material orgânico, o que resulta em baixa
540 incorporação de C e baixa capacidade de estoque de nutrientes (Santiago 2010; Nogueira et al.
541 2016). Nessa condição, pode ser mais vantajoso para as plantas pioneiras, que possuem altas
542 demandas nutricionais, investir C para a manutenção dos FMA, que exploram com eficiência os
543 nutrientes já disponíveis no solo, do que exsudar C lábil e sustentar grande quantidade e
544 atividade de microrganismos na rizosfera. Estes microrganismos irão atuar sobre um baixo teor
545 de material orgânico e, portanto, poucos nutrientes serão mineralizados e disponibilizados para

546 as plantas. Além disso, a riqueza de substratos orgânicos utilizados pelos microrganismos e os
547 índices de diversidade metabólica da comunidade microbiana não diferiram entre solo rizosférico
548 e não rizosférico. Isso indica que, além da baixa exsudação de C lábil, a variedade de compostos
549 orgânicos exsudados pelas raízes pode ter sido baixa, possivelmente, devido à baixa diversidade
550 de espécies de plantas nas áreas em início de sucessão (Steinauer et al. 2016).

551 Na área de Gramíneas, a taxa de amonificação foi muito baixa em ambos os solos, e no solo
552 rizosférico os valores foram negativos em ambas as estações, resultando em valores negativos
553 das razões R/NR. Isto indica que a mineralização do N foi menor do que sua imobilização pelos
554 microrganismos. As taxas de amonificação negativas estão relacionadas com a baixa
555 disponibilidade de C lábil (Campos et al. 2012) e com a baixa quantidade e qualidade do material
556 orgânico depositado no solo (Shi et al. 2006; Robertson e Groffman 2007). Entretanto, a taxa de
557 nitrificação foi maior no solo rizosférico do que no não rizosférico. Plantas do gênero *Paspalum*,
558 que predominam na área de Gramíneas, podem estimular a nitrificação (Bowatte et al. 2011), a
559 qual é realizada por microrganismos quimiolitotróficos que obtêm energia a partir da oxidação
560 do NH_4^+ a NO_3^- (Robertson e Groffman 2007). Desse modo, a baixa exsudação de C pelas raízes
561 e o baixo aporte de material orgânico no solo não limitam energeticamente a nitrificação. Além
562 disso, a baixa exsudação de C lábil na rizosfera pode ter estimulado a atividade dos nitrificadores
563 ao limitar o crescimento de microrganismos quimioheterotróficos e, assim, diminuir a
564 competição por NH_4^+ (Verhagen et al. 1992; Booth et al. 2005).

565 No solo rizosférico das áreas de Gramíneas e Arbustos, o CBM e a respiração basal foram
566 menores no outono-inverno do que na primavera-verão, indicando efeito sazonal na quantidade e
567 atividade dos microrganismos na rizosfera. Na área de Gramíneas, a menor atividade da fosfatase
568 alcalina durante o outono-inverno indica redução na atividade dos microrganismos
569 mineralizadores de P (Shi et al. 2013). Não houve diferença na riqueza de substratos utilizados e
570 na diversidade metabólica da comunidade microbiana entre os períodos sazonais. Isto sugere

571 que, nas áreas em início de sucessão, a sazonalidade afeta mais a quantidade e a atividade dos
572 microrganismos do que a estrutura funcional da comunidade microbiana. O período primavera-
573 verão é mais favorável para o crescimento e atividade dos microrganismos (Marschner et al.
574 2002; Shi et al. 2013; Liu et al. 2014), bem como para a fisiologia das plantas pioneiras. Apesar
575 da menor ocorrência de chuvas no outono-inverno, o teor de água no solo variou pouco entre os
576 períodos sazonais, de modo que as temperaturas mais baixas podem ter sido o fator ambiental
577 que afetou o crescimento e a atividade microbiana (Curiel et al. 2007). No outono-inverno,
578 houve diminuição do teor de C lábil no solo rizosférico de ambas as áreas devido ao menor
579 crescimento, metabolismo e fotossíntese das plantas (Jones et al. 2004, 2009), afetando
580 negativamente a biomassa e atividade microbiana na rizosfera (Marschner et al. 2002; Liu et al.
581 2014). Entretanto, no solo rizosférico das áreas em início de sucessão, a atividade da celulase foi
582 maior no outono-inverno do que na primavera-verão. A troca sazonal de raízes finas nestas áreas
583 resulta em grande quantidade de raízes mortas durante o outono-inverno, que servem de
584 substrato para os microrganismos celulolíticos aumentarem sua atividade. Portanto, a variação
585 sazonal na quantidade e na composição dos substratos orgânicos disponíveis no solo rizosférico
586 pode ser o principal fator que configurou as variações na biomassa e atividade dos
587 microrganismos na rizosfera das áreas em início de sucessão.

588 Nas Florestas secundária e madura, o teor de C lábil no solo rizosférico foi maior do que no
589 solo não rizosférico, indicando que as plantas destas comunidades exsudam pelas raízes grandes
590 quantidades de compostos orgânicos de fácil degradação (Grayston et al. 1996; Jones et al. 2009;
591 de Graaff et al. 2010). Estas plantas apresentaram baixas taxas de colonização por FMA e, ao
592 investirem pouco C para sustentar esta simbiose, podem exsudar grandes quantidades de C lábil
593 na rizosfera (Rondina 2017), o que aumenta a biomassa e a atividade de microrganismos
594 quimioheterotróficos (de Graaff et al. 2010; Kuzyakov e Blagodatskaya 2015). Isto pode ser
595 verificado pelos maiores valores de CBM, NBM, respiração basal, taxa de amonificação e

596 atividade da glutaminase e da fosfatases ácida e alcalina nos solos rizosféricos das florestas, em
597 comparação com os solos não rizosféricos. Devido à elevada produção primária nas florestas,
598 ocorre grande aporte de material orgânico no solo (Santiago 2010; Nogueira et al. 2016). As
599 enzimas do solo atuam na decomposição do material orgânico e na mineralização dos nutrientes,
600 tornando-os disponíveis para a absorção pelas raízes (Koranda et al. 2013; Bárta et al. 2014; Zhu
601 et al. 2014; Dotaniya e Meena 2015). Portanto, uma elevada exsudação de C lábil pelas raízes
602 mantém elevada biomassa e atividade microbiana na rizosfera, o que aumenta as taxas de
603 mineralização de nutrientes, podendo ser esta a principal estratégia ecológica utilizada pelas
604 plantas de estádios sucessionais tardios para obter nutrientes (Rondina 2017).

605 As florestas foram menos influenciadas pela sazonalidade do que as áreas em início de
606 sucessão. No solo rizosférico da Floresta secundária, os valores de C lábil, NBM e respiração
607 basal foram menores no outono-inverno do que na primavera-verão. Além disso, a diferença
608 entre solo rizosférico e não rizosférico para a taxa de amonificação no período primavera-verão
609 desapareceu no outono-inverno. Possivelmente, a diminuição da respiração do solo rizosférico e
610 a ausência de diferenças entre solo rizosférico e não rizosférico para a taxa de amonificação
611 ocorreram devido à diminuição da exsudação de C lábil, visto que a mineralização do N (Meier
612 et al. 2017) e a respiração microbiana (Curiel et al. 2007; de Graaff et al. 2010; Zhu et al. 2014)
613 apresentam relação positiva com a exsudação de C lábil pelas raízes. Na Floresta madura,
614 apenas a respiração basal nos dois solos foi menor no outono-inverno do que na primavera-
615 verão. As temperaturas mais baixas no outono-inverno podem ter influenciado negativamente a
616 respiração basal (Curiel et al. 2007), uma vez que não houve variação sazonal no teor de C lábil.
617 Contudo, temperaturas mais baixas e menor comprimento do dia provocam mudanças
618 fisiológicas nas plantas e podem ter causado alterações qualitativas nos exsudatos das raízes
619 (Badri e Vivanco 2009), o que contribuiu para a diminuição da respiração microbiana (van Hees
620 et al. 2005). Na Floresta madura, a diversidade metabólica da comunidade microbiana foi maior

621 no solo rizosférico do que no solo não rizosférico no período primavera-verão, mas no outono-
622 inverno essa diferença desapareceu, o que também pode estar relacionado com variações
623 sazonais na qualidade, e não na quantidade, dos compostos orgânicos exsudados pelas raízes.

624

625 *Zonas de acúmulo/depleção de nutrientes*

626 O alto requerimento nutricional e as características morfológicas do sistema de raízes finas das
627 plantas do início da sucessão, como o elevado comprimento específico, baixo diâmetro e elevada
628 incidência de pelos absorventes longos (Zangaro et al. 2012a, 2014, 2016), podem levar à
629 formação de zona de depleção de nutrientes no solo rizosférico. Neste estudo, ocorreu zona de
630 depleção de P, K e Cu nas áreas de Gramíneas e de Arbustos em ambos os períodos sazonais. Na
631 primavera-verão, houve zona de depleção de N e Fe nas áreas de Gramíneas e de Arbustos, além
632 de Mg na área de Gramíneas. A formação de zona de depleção indica que a absorção destes
633 nutrientes pelas plantas ocorreu mais rapidamente do que a taxa de disponibilização na rizosfera.
634 Desse modo, a associação com FMA é determinante para que as plantas do início da sucessão
635 obtenham nutrientes além das zonas de depleção (Koide 1991; Smith et al. 2011; Smith e Smith
636 2011). Por outro lado, no outono-inverno ocorreram zonas de acúmulo de N, Mg e Fe nas áreas
637 de Gramíneas e Arbustos. Além disso, no solo rizosférico, os teores de N na área de Gramíneas e
638 os teores de N, K e Ca na área de Arbustos foram maiores no outono-inverno do que na
639 primavera-verão. Como a biomassa e a atividade microbiana na rizosfera das plantas do início da
640 sucessão diminuem no outono-inverno, a inversão de zona de depleção para zona de acúmulo de
641 nutrientes na rizosfera pode ser atribuída à diminuição da quantidade de raízes, da incidência e
642 comprimento dos pelos absorventes e da demanda nutricional das plantas neste período (Zangaro
643 et al. 2014).

644 Nas Florestas secundária e madura foram detectadas zonas de acúmulo de N, P, K, Ca, Mg,
645 Cu, Zn e Mn tanto na primavera-verão quanto no outono-inverno. Também ocorreram maiores

646 teores de N e P no solo rizosférico, quando comparado com o não rizosférico, em ambos os
647 períodos sazonais. As zonas de acúmulo de nutrientes nas florestas possivelmente ocorreram
648 devido à elevada biomassa e atividade de microrganismos na rizosfera que decompõem o
649 material orgânico (Dotaniya e Meena 2015) e disponibilizam nutrientes para uma vegetação com
650 inerente baixa demanda nutricional associada ao seu lento crescimento (Zangaro et al. 2003).
651 Desse modo, o acúmulo ocorreu porque a taxa de disponibilização de nutrientes na rizosfera foi
652 maior do que a demanda, independente do período sazonal. O acúmulo de nutrientes no solo
653 rizosférico pode ser vantajoso para as plantas de estádios tardios da sucessão, que apresentam
654 raízes com baixo potencial de exploração e absorção (Zangaro et al. 2012a, 2014, 2016).
655 Entretanto, foi verificada zona de depleção apenas para o Fe nas florestas em ambos os períodos
656 sazonais, que pode ter ocorrido devido à imobilização desse nutriente pela elevada biomassa
657 microbiana da rizosfera (Morris et al. 1990).

658 Em resumo, a influência da sazonalidade na produção de raízes finas, nas interações entre
659 raízes e microrganismos e na formação de zonas de acúmulo/depleção de nutrientes foi mais
660 intensa nos estádios iniciais da sucessão do que nos estádios tardios. Essa influência foi
661 relacionada com o ciclo de vida e com alterações fisiológicas sazonais que as plantas dos
662 diferentes grupos funcionais apresentam. Durante o outono-inverno, as plantas pioneiras de ciclo
663 de vida curto encontram-se senescentes ou menos ativas fisiologicamente, de modo que
664 diminuem suas demandas nutricionais, a produção de raízes, o investimento de C na simbiose
665 com FMA e a exsudação de C lábil pelas raízes. Isso resulta em diminuição da colonização
666 micorrízica nas raízes e da biomassa e atividade microbiana na rizosfera, além de inversão de
667 zona de depleção para zona de acúmulo de alguns nutrientes na rizosfera. Por outro lado, as
668 plantas tardias da sucessão, que possuem ciclo de vida longo e baixa demanda nutricional
669 intrínseca, não diminuem a produção de raízes e a colonização micorrízica no outono-inverno. A
670 exsudação de C lábil, a biomassa e a atividade microbiana em suas rizosferas pouco variam

671 sazonalmente, de modo que os nutrientes acumulam no solo rizosférico independentemente do
672 período sazonal.

673

674 **Referências**

675 Aidar MPM, Carrenho R, Joly CA (2004) Aspects of arbuscular mycorrhizal fungi in an Atlantic
676 Forest chronosequence. *Biota Neotrop* 4:1–15

677 Alef K (1995) Soil respiration. In: Alef K, Nannipieri P (ed) *Methods in applied soil microbiology*
678 and biochemistry. Academic Press, London, pp 214–219

679 Badri DV, Vivanco JM (2009) Regulation and function of roots exudates. *Plant Cell Environ*
680 32:666–681

681 Bárta J, Šlajsová P, Tahovská K, Pícek T, Šantrůčková H (2014) Different temperature sensitivity
682 and kinetics of soil enzymes indicate seasonal shifts in C, N and P nutrient stoichiometry in
683 acid forest soil. *Biogeochemistry* 117:525–537

684 Bartlett RJ, Ross DN (1988) Colorimetric determination of oxidizable carbon in acid soil solutions.
685 *Soil Sci Soc Am J* 52:1191–1192

686 Batterman SA, Hedin LO, van Breugel M, Ransijn J, Craven DJ, Hall JS (2013) Key role of
687 symbiotic dinitrogen fixation in tropical forest secondary succession. *Nature* 502:224–227

688 Bhaskar R, Dawson TE, Balvanera P (2014) Community assembly and functional diversity along
689 succession post-managemet. *Funct Ecol* 28:1256–1265

690 Blagodatskaya E, Blagodatsky S, Anderson TH, Kuzyakov Y (2014) Microbial growth and carbon
691 use efficiency in the rhizosphere and root-free soil. *PLOS one* doi:10.1371/journal.pone.
692 0093282

693 Booth MS, Stark JM, Edwards R (2005) Controls on nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: A
694 synthetic analysis of literature data. *Ecol Monogr* 75:139–157

695 Bottomley PS, Angle JS, Weaver RW (1994) Methods of soil analysis, part 2: microbiological and
696 biochemical properties. SSSA, Madison

697 Bowatte S, Barrett B, Luscombe C, Hume DE, Luo D, Theobald P, Newton PCD (2011) Effect of
698 grass species and fungal endophyte on soil nitrification potential. *New Zeal J Agr Res* 54:275–
699 284

700 Brookes PC, Landman A, Pruden G, Jenkinson DS (1985) Chloroform fumigation and the release
701 of soil nitrogen: A rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil.
702 *Soil Biol Biochem* 17:837–842

703 Brundrett M, Beegher N, Dell B, Groove T, Malajczuk N (1996) Working with mycorrhizas in
704 forestry and agriculture. ACIAR Monograph, Canberra

705 Busby RR, Paschke MW, Stromberger ME, Gebhart DL (2012) Seasonal variation in arbuscular
706 mycorrhizal fungi root Colonization of cheatgrass (*Bromus tectorum*), an invasive winter
707 annual. *J Ecosys Ecograph* doi:10.4172/2157-7625.S8-001

708 Campos AC, Etchevers JB, Oleschko KL, Hidalgo CM (2012) Soil microbial biomass and nitrogen
709 mineralization rates along an altitudinal gradient on the Cofre de Perote volcano (Mexico): the
710 importance of landscape position and land use. *Land Degrad Develop* doi: 10.1002/ldr.2185

711 Chagas e Silva F, Soares-Silva LH (2000) Arboreal flora of the Godoy Forest State Park, Londrina,
712 PR, Brazil. *Edinb J Bot* 57:107–120

713 Comas LH, Anderson LJ, Dunst RM, Lakso AN, Eissenstat DM (2005) Canopy and environmental
714 control of root dynamics in a long-term study of Concord grape. *New Phytol* 167:829–840

715 Comas LH, Eissenstat DM (2004) Linking root traits to maximum potential growth rate among 11
716 mature temperate tree species. *Funct Ecol* 18:388–397

717 Comas LH, Mueller KE, Taylor LL, Midford PE, Callahan HS, Beerling DJ (2012) Evolutionary
718 patterns and biogeochemical significance of angiosperm root traits. *Int J Plant Sci* 173:584–595

719 Curiel YJ, Baldocchi D, Gershenson A, Goldstein A, Misson L, Wong S (2007) Microbial soil
720 respiration and its dependency on carbon inputs, soil temperature and moisture. *Glob Change*
721 *Biol* 13:2018–2035

722 de Graaff MA, Classen AT, Castro HF, Schadt CW (2010) Labile soil carbon inputs mediate the
723 soil microbial community composition and plant residue decomposition rates. *New Phytol*
724 188:1055–1064

725 Defilippo BV, Ribeiro AC (1997) Análise química do solo – metodologia. Universidade Federal
726 de Viçosa, Viçosa

727 Dotaniya ML, Meena VD (2015) Rhizosphere effect on nutrient availability in soil and its uptake
728 by plants: a review. *Proc Natl Acad Sci India* 85:1–12

729 Edwards EJ, Benham DG, Marland LA, Fitter AH (2004) Root production is determined by
730 radiation flux in a temperate grassland community. *Glob Change Biol* 10:209–227

731 FAO (1994) Soil map of the world. FAO-UNESCO, Roma

732 Feije F, Anger V (1972) Spot test in inorganic analysis. *Anal Chim Acta* 149:363–367

733 Fitter AH, Graves JD, Self GK, Brown TK, Bogie DS, Taylor K (1998) Root production, turnover
734 and respiration under two grassland types along an altitudinal gradient: influence of temperature
735 and solar radiation. *Oecologia* 114:20–30

736 Gamage HK, Singhakumara BMP, Ashton MS (2004) Effects of light and fertilization on
737 arbuscular mycorrhizal colonization and growth of tropical rainforest *Syzygium* tree seedlings.
738 *J Trop Ecol* 20:525–534

739 Garland JL, Mills AL (1991) Classification and characterization of heterotrophic microbial
740 communities on the basis of patterns of community level sole carbon source utilization. *Appl*
741 *Environ Microb* 57:2351–2359

742 Gower ST (1987) Relations between mineral nutrient availability and fine root biomass in two
743 Costa Rican tropical wet forests: a hypothesis. *Biotropica* 19:171–175

744 Graham JH (2000) Assessing costs of arbuscular mycorrhizal symbiosis in agroecosystems. In:
745 Podila GK, Douds DD (ed) Current advances in mycorrhizae research. American
746 Phytopathological Society Press, St. Paul, pp 127–140

747 Grayston SJ, Vaughan D, Jones DL (1996) Rhizosphere carbon flow in trees, in comparasion with
748 annual plants: the importance of root exudation and its impact on microbial activity and nutrient
749 availability. *Appl Soil Ecol* 5:29–56

750 Guariguata MR, Ostertag R (2001) Neotropical secondary forest succession: changes in structural
751 and functional characteristics. *For Ecol Manage* 148:185–206

752 Hawkes CV, Hartley IP, Ineson P, Fitter AH (2008) Soil temperature affects carbon allocation
753 within arbuscular mycorrhizal networks and carbon transport from plant to fungus. *Glob
754 Change Biol* 14:1181–1190

755 Helmus MR, Keller W, Paterson MJ, Cannon CH, Yan ND, Rusak JA (2010) Communities contain
756 closely related species during ecosystem disturbance. *Ecol Lett* 13:162–174

757 Hertel D, Leuschner C, Hölscher D (2003) Size and structure of fine root systems in old-growth
758 and secondary tropical montane forests (Costa Rica). *Biotropica* 35:143–153

759 IBGE (1992) Manual técnico da vegetação brasileira: manuais técnicos de geociências nº 1.
760 Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro

761 Jahnle MC, Cardoso EJB, Dias CTS (1999) Determinação do número mais provável de
762 microrganismos do solo pelo método de plaqueamento por gotas. *Rev Bras Ciênc Solo* 23:553–
763 559

764 Jaramillo VJ, Ahedo-Hernández R, Kauffman JB (2003) Root biomass and carbon in a tropical
765 evergreen forest of Mexico: changes with secondary succession and forest conversion to
766 pasture. *J Trop Ecol* 19:457–464

767 Johnson NC (2010) Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular
768 mycorrhizas across scales. *New Phytol* 185:631–647

769 Johnson NC, Miller RM, Wilson GWT (2017) Mycorrhizal interactions with climate, soil parent
770 material and topography. In: Johnson NC, Gehring C, Jansa J (ed) Mycorrhizal mediation of
771 soil: fertility, structure and carbon storage. Elsevier, Amsterdam, pp 47–66

772 Jones DL, Hodge A, Kuzyakov Y (2004) Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition.
773 *New Phytol* 163:459–480

774 Jones DL, Nguyen C, Finlay RD (2009) Carbon flow in the rhizosphere: carbon trading at the soil-
775 root interface. *Plant Soil* 321:5–33

776 Kaiser C, Fuchslueger L, Koranda M, Gorfer M, Stange CF, Kitzler B, Rasche F, Strauss J,
777 Sessitsch A, Zechmeister-Boltenstern S, Richter A (2011) Plants control the seasonal dynamics
778 of microbial N cycling in a beech forest soil by belowground C allocation. *Ecology* 92:1036–
779 1051

780 Kaiser C, Kilburn MR, Clode PL, Fuchslueger L, Koranda M, Cliff JB, Solaiman ZM, Murphy
781 DV (2015) Exploring the transfer of recent plant photosynthates to soil microbes: mycorrhizal
782 pathway vs direct root exudation. *New Phytol* 205:1537–1551

783 Kaiser C, Koranda M, Kitzler B, Fuchslueger L, Schnecker J, Schweiger P, Rasche F, Zechmeister-
784 Boltenstern S, Sessitsch A, Richter A (2010) Belowground carbon allocation by trees drives
785 seasonal patterns of extracellular enzyme activities by altering microbial community
786 composition in a beech forest soil. *New Phytol* 187:843–858

787 Kardol P, Bezemer TM, van der Putten WH (2006) Temporal variation in plant-soil feedback
788 controls succession. *Ecol Lett* 9:1080–1088

789 Keeney DR, Nelson DW (1982) Nitrogen inorganic forms. In: Page AL, Miller RH, Keeney DR
790 (ed) *Methods of soil analysis, part 2: Chemical and microbiological properties*. American
791 Society of Agronomy, Madison, pp 643–698

792 Koide RT (1991) Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection.
793 *New Phytol* 117:365–386

794 Koide RT, Dickie IA (2002) Effects of mycorrhizal fungi on plant populations. *Plant Soil* 244:307-
795 317

796 Koranda M, Kaiser C, Fuchslueger L, Kitzler B, Sessitsch A, Zechmeister-Boltenstern S, Richter
797 A (2013) Seasonal variation in functional properties of microbial communities in beech forest
798 soil. *Soil Biol Biochem* 60:95–104

799 Kuzyakov Y, Blagodatskaya E (2015) Microbial hotspots and hot moments in soil: concept and
800 review. *Soil Biol Biochem* 83:184–199

801 León DG, Moora M, Öpik M, Neuenkamp L, Gerz M, Jairus T, Vasar M, Bueno CG, Davison J,
802 Zobel M (2016) Symbiont dynamics during ecosystem succession: co-occurring plant and
803 arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Microbial Ecol* doi:10.1093/femsec/fiw097

804 Liu D, Fang S, Tian Y, Dun X (2014) Seasonal and clonal variations of microbial biomass and
805 processes in the rhizosphere of poplar plantation. *Appl Soil Ecol* 78:65–72

806 Lohbeck M, Poorter L, Martínez-Ramos M, Rodríguez-Velázquez, van Breugel M, Bongers F
807 (2014) Changing drivers of species dominance during tropical forest succession. *Funct Ecol*
808 28:1052–1058

809 Lusk CH, Reich PB, Montgomery RA, Ackerly DD, Cavender-Bares J (2008) Why are evergreen
810 leaves so contrary about shade? *Trends Ecol Evol* 23:299–303

811 Lynch JP, Ho MD (2005) Rhizoeconomics: Carbon costs of phosphorus acquisition. *Plant Soil*
812 269:45–56

813 Malhi Y, Doughty C, Galbraith D (2011) The allocation of ecosystem net primary productivity in
814 tropical forests. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 366:3225–3245

815 Marschner P, Marino W, Lieberei R (2002) Seasonal effects on microorganisms in the rhizosphere
816 of two tropical plants in polyculture agroforestry system in Central Amazonia, Brazil. *Biol*
817 *Fertil Soil* 35:68–71

818 Marschner P, Timonen S (2006) Bacterial community composition and activity in rhizosphere of
819 roots colonized by arbuscular mycorrhizal fungi. In: Mukerji KG, Manoharachary C, Singh J
820 (ed) Microbial activity in the rhizosphere. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, pp 139–172

821 McGonigle TP, Evans DG, Miller MH (1990) Effect of degree of soil disturbance on mycorrhizal
822 colonization and phosphorus absorption by maize in growth chamber and field experiments. New
823 Phytol 116:629–636

824 Mechri B, Manga AGB, Tekaya M, Attia F, Cheheb H, Meriem FB, Braham M, Boujnah D,
825 Hammami M (2014) Changes in microbial communities and carbohydrate profiles induced by
826 the mycorrhizal fungus (*Glomus intraradices*) in rhizosphere of olive trees (*Olea europaea* L.).
827 Appl Soil Ecol 75:124–133

828 Meier IC, Finzi AC, Phillips RP (2017) Root exudates increase N availability by stimulating
829 microbial turnover of fast-cycling N pools. Soil Biol Biochem 106:119–128

830 Miranda KM, Espey MG, Wink DA (2001) A rapid, simple spectrophotometric method for
831 simultaneous detection of nitrate and nitrite. Nitric Oxide-Biol Ch 5:62–71

832 Morris DR, Loeppert RH, Moore TJ (1990) Indigenous soil factors influencing iron chlorosis of
833 soybean in calcareous soil. Soil Sci Soc Am J 54:1329–1336

834 Nogueira LR, Silva CF, Pereira MG, Gaia-Gomes JH, Silva EMR (2016) Biological properties
835 and organic matter dynamics of soil in pasture and natural regeneration areas in the Atlantic
836 Forest biome. Rev Bras Cienc Solo. doi:10.1590/18069657rbc20150366

837 Pabst H, Kühnel A, Kuzyakov Y (2013) Effect of land-use and elevation on microbial biomass
838 and water extractable carbon in soils of Mt. Kilimanjaro ecosystems. Appl Soil Ecol 67:10–19

839 Pavan MA, Bloch MF, Zempulski HC, Miyazawa M, Zocoler DC (1992) Manual de análise
840 química de solo e controle de qualidade. IAPAR, Londrina

841 Powers JS, Treseder KK, Lerdau MT (2005) Fine roots, arbuscular mycorrhizal hyphae and soil
842 nutrients in four neotropical rain forests: patterns across large geographic distance. *New Phytol*
843 165:913–921

844 Pregitzer KS, King JS, Burton AJ, Brown SE (2000) Responses of tree fine roots to temperature.
845 *New Phytol* 147:105–115

846 Robertson GP, Groffman PM (2007) Nitrogen transformations. In: Paul EA (ed) *Soil*
847 *microbiology, ecology, and biochemistry*. Academic Press, Oxford, pp 341–364

848 Rondina ABL, Lescano LEAM, Alves RA, Matsuura EM, Nogueira MA, Zangaro W (2014)
849 Arbuscular mycorrhizas increase survival, precocity and flowering of herbaceous and shrubby
850 species of early stages of tropical succession in pot cultivation. *J Trop Ecol* 30:599–614

851 Rondina ABL (2017) A morfologia das raízes e suas interações com microrganismos são
852 modificadas pelas plantas ao longo da sucessão como estratégias para obtenção de nutrientes.
853 Tese de doutorado (Capítulo 1), Universidade Estadual de Londrina

854 Saldarriaga JG, West DC, Tharp ML, Uhl C (1988) Long-term chronosequence of forest
855 succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *J Ecol* 76:938–958

856 Santiago LS (2010) Can growth form classification predict litter nutrient dynamics and
857 decomposition rates in lowland wet forest? *Biotropica* 42:72–79

858 Santiago LS, Wright SJ (2007) Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth
859 form. *Funct Ecol* 21:19–27

860 Saravesi K, Routsalainen AL, Cahill JF (2014) Contrasting impacts of defoliation on root
861 colonization by arbuscular mycorrhizal and dark septate endophytic fungi of *Medicago sativa*.
862 *Mycorrhiza* 24:239–245

863 Schachtman DP, Reid RJ, Aylim SM (1998) Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. *Plant*
864 *Physiol* 116:447–453

865 Schinner F, von Mersi W (1990) Xylanase-, CM-cellulase and invertase activity in soil: an
866 improved method. *Soil Biol Biochem* 22:511–515

867 Searle PL (1984) The Berthelot or indophenol reaction and its use in the analytical chemistry of
868 nitrogen. *Analyst* 109:549–568

869 Shi W, Yao H, Bowman D (2006) Soil microbial biomass, activity and nitrogen transformations
870 in a turfgrass chronosequence. *Soil Biol Biochem* 38:311–319

871 Shi Y, Lalande R, Hamel C, Ziadi N, Gagnon B, Hu Z (2013) Seasonal variation of microbial
872 biomass, activity, and community structure in soil under different tillage and phosphorus
873 management practices. *Biol Fertil Soils* 49:803–818

874 Siqueira JO, Carneiro MAC, Curi N, Rosado SCS, Davide AC (1998) Mycorrhizal colonization
875 and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in
876 southeastern Brazil. *For Ecol Manage* 107:241–252

877 Smalla K, Wieland G, Buchner A, Zock A, Parzy J, Kaiser S, Roskot N, Heuer H, Berg G (2001)
878 Bulk and rhizosphere soil bacterial communities studied by denaturing gradient gel
879 electrophoresis: plant-dependent enrichment and seasonal shifts revealed. *Appl Environ*
880 *Microbiol* 67:4742–4751

881 Smith SE, Jakobsen I, Grølund M, Smith FA (2011) Roles of arbuscular mycorrhizas in plant
882 phosphorus nutrition: Interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular
883 mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant
884 phosphorus acquisition. *Plant Physiol* 156:1050–1057

885 Smith SE, Read DJ (2008) *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, London

886 Smith SE, Smith FA (2011) Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new
887 paradigms from cellular to ecosystem scales. *Ann Rev Plant Biol* 62:227–250

888 Souza LM, Schlemmer F, Alencar PM, Lopes AAC, Passos SR, Xavier GR, Fernandes MF,
889 Mendes IC, Reis FB (2012) Estrutura metabólica e genética de comunidades bacterianas em
890 solo de cerrado sob diferentes manejos. *Pesq Agropec Bras* 47:269–276

891 Steinauer K, Chatzinotas A, Eisenhauer N (2016) Root exudate cocktails: the link between plant
892 diversity and soil microorganisms? *Ecol Evol* 6:7387–7396

893 Tabatabai MA, Bremner JM (1969) Use of *p*-nitrofenol phosphate for assay of soil phosphatase
894 activity. *Soil Biol Biochem* 1:301–307

895 Treseder KK, Balser TC, Bradford MA, Brodie EL, Dubinsky EA, Eviner VT, Hofmockel KS,
896 Lennon JT, Levine UY, MacGregor BJ, Pett-Ridge J, Waldrop MP (2012) Integrating microbial
897 ecology into ecosystem models: challenges and priorities. *Biogeochemistry* 109:7–18

898 van Hees PAW, Jones DL, Finlay R, Godbold DL, Lundström US (2005) The carbon we do not
899 see – the impact of low molecular weight compounds on carbon dynamics and respiration in
900 forest soils: a review. *Soil Biol Biochem* 37:1–13

901 Vance ED, Brookes PC, Jenkinson DS (1987) An extraction method for measuring soil microbial
902 biomass C. *Soil Biol Biochem* 19:703–707

903 Vargas R, Allen MF, Allen EB (2008) Biomass and carbon accumulation in a fire chronosequence
904 of a seasonally dry tropical forest. *Glob Change Biol* 14:109–124

905 Verhagen FJM, Duyts H, Laanbroek HJ (1992) Competition for ammonium between nitrifying
906 and heterotrophic bacteria in continuously percolated soil columns. *Appl Environ Microbiol*
907 58:3303–3311

908 Warren JM, Hanson PJ, Iversen CM, Kumar J, Walker AP, Wullschleger SD (2015) Root
909 structural and functional dynamics in terrestrial biosphere models evaluation and
910 recommendations. *New Phytol* 205:59–78

911 Yamori W, Hikosaka K, Way DA (2013) Temperature response of photosynthesis in C3, C4, and
912 CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. *Photosynth Res*
913 doi:10.1007/s11120-013-9874-6

914 Zak JC, Willig MR, Morrhead DL, Wildman HG (1994) Functional diversity of microbial
915 communities: a quantitative approach. *Soil Biol Biochem* 26:1101–1108

916 Zangaro W, Alves RA, Lescano LE, Ansanelo AP, Nogueira MA (2012a) Investment in fine roots
917 and arbuscular mycorrhizal fungi decrease during succession in three Brazilian ecosystems.
918 *Biotropica* 44:141–150

919 Zangaro W, Alves RA, Souza PB, Rostirola LV, Lescano LEAM, Rondina ABL, Nogueira MA
920 (2014) Succession and environmental variation influence soil exploration potential by fine roots
921 and mycorrhizal fungi in an Atlantic ecosystem in southern Brazil. *J Trop Ecol* 30:237–248

922 Zangaro W, Ansanelo AP, Lescano LEAM, Alves RA, Rondina ABL, Nogueira MA (2012b)
923 Infection intensity, spore density and inoculum potential of arbuscular mycorrhizal fungi
924 decrease during secondary succession in tropical Brazilian ecosystems. *J Trop Ecol* 28:453–
925 462

926 Zangaro W, Bononi VLR, Trufen SB (2000) Mycorrhizal dependency, inoculum potential and
927 habitat preference of native woody species in South Brazil. *J Trop Ecol* 16:603–622

928 Zangaro W, Lescano LEAM, Matsuura EM, Rondina ABL, Nogueira MA (2016) Differences
929 between root traits of early- and late-successional trees influence below-ground competition
930 and seedling establishment. *J Trop Ecol* 32:300–313

931 Zangaro W, Nishidate FR, Vandresen J, Andrade G, Nogueira MA (2007) Root mycorrhizal
932 colonization and plant responsiveness are related to root plasticity, soil fertility and successional
933 status of native woody species in southern Brazil. *J Trop Ecol* 23:53–62

934 Zangaro W, Nisizaki SMA, Domingos JCB, Nakano EM (2003) Mycorrhizal response and
935 successional status in 80 woody species from south Brazil. *J Trop Ecol* 19:315–324

- 936 Zangaro W, Rostirola LV, Souza PB, Alves RA, Lescano LEAM, Rondina ABL, Nogueira, MA
937 Carrenho R (2013) Root colonization and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi in
938 distinct successional stages from an Atlantic rainforest biome in southern Brazil. *Mycorrhiza*
939 23:221–233
- 940 Zhu B, Gutknecht JLM, Herman DJ, Keck DC, Firestone MK, Cheng W (2014) Rhizosphere
941 priming effects on soil carbon and nitrogen mineralization. *Soil Biol Biochem* 76:183–192

Lista de tabelas

Tabela 1. Médias (\pm desvio padrão) de atributos microbiológicos, bioquímicos e químicos do solo rizosférico e do solo não rizosférico de área de Gramíneas, de Arbustos, Floresta secundária e Floresta madura de um ecossistema de Floresta Estacional Semidecidual do sul do Brasil na primavera-verão e no outono-inverno. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (para solo) ou minúscula (para período sazonal) não diferem entre si dentro de uma mesma área pela Anova ($\alpha = 0.05$; $n = 14$). CBM = carbono da biomassa microbiana, NBM = nitrogênio da biomassa microbiana, AR = açúcares redutores, PNF = p -nitrofenol.

| Atributos | Primavera-verão | | Outono-inverno | |
|---|---------------------|----------------------|---------------------|----------------------|
| | Solo rizosférico | Solo não rizosférico | Solo rizosférico | Solo não rizosférico |
| Área de Gramíneas | | | | |
| CBM ($\mu\text{g g}^{-1}$) | 772 \pm 82.2 Aa | 646 \pm 109 Aa | 566 \pm 73.6 Ab | 623 \pm 84.7 Aa |
| NBM ($\mu\text{g g}^{-1}$) | 62.5 \pm 13.3 Aa | 63.3 \pm 13.7 Aa | 60.2 \pm 10.2 Aa | 64.3 \pm 9.54 Aa |
| Respiração basal ($\mu\text{g C-CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ d}^{-1}$) | 28.8 \pm 6.41 Aa | 26.1 \pm 4.05 Aa | 15.5 \pm 6.11 Ab | 14.8 \pm 4.56 Ab |
| Celulase ($\mu\text{g AR g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) | 224 \pm 34.5 Ab | 251 \pm 30.1 Aa | 356 \pm 53.2 Aa | 265 \pm 28.7 Ba |
| Glutaminase ($\mu\text{g N-NH}_4^+ \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) | 16.5 \pm 3.10 Aa | 17.6 \pm 3.68 Aa | 13.2 \pm 3.79 Aa | 13.4 \pm 4.46 Aa |
| Fosfatase ácida ($\mu\text{g PNF g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) | 341 \pm 102 Aa | 301 \pm 69.6 Aa | 293 \pm 103 Aa | 252 \pm 67.5 Aa |
| Fosfatase alcalina ($\mu\text{g PNF g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) | 243 \pm 18.9 Aa | 256 \pm 35.0 Aa | 143 \pm 33.8 Ab | 160 \pm 32.6 Ab |
| Taxa de amonificação ($\mu\text{g N-NH}_4^+ \text{ g}^{-1} \text{ d}^{-1}$) | -0.12 \pm 0.10 Aa | 0.16 \pm 0.24 Aa | -0.08 \pm 0.04 Aa | 0.18 \pm 0.32 Aa |
| Taxa de nitrificação (%) | 19.9 \pm 3.71 Aa | 10.1 \pm 2.90 Ba | 17.3 \pm 6.63 Aa | 11.2 \pm 6.12 Ba |
| C-total (g kg^{-1}) | 15.3 \pm 4.25 Aa | 13.1 \pm 3.64 Aa | 17.7 \pm 2.42 Aa | 18.6 \pm 2.41 Aa |
| C-lábil (mg kg^{-1}) | 524 \pm 47.2 Aa | 587 \pm 68.6 Aa | 404 \pm 50.8 Ab | 429 \pm 74.3 Ab |
| N (mg kg^{-1}) | 1.24 \pm 0.11 Ab | 1.52 \pm 0.59 Aa | 1.59 \pm 0.10 Aa | 1.16 \pm 0.46 Aa |
| P (mg kg^{-1}) | 1.93 \pm 0.76 Aa | 2.35 \pm 0.51 Aa | 2.16 \pm 0.63 Aa | 2.37 \pm 0.55 Aa |
| K ($\text{cmol}(+) \text{ kg}^{-1}$) | 0.49 \pm 0.14 Aa | 0.51 \pm 0.09 Aa | 0.52 \pm 0.07 Aa | 0.57 \pm 0.05 Aa |
| Ca ($\text{cmol}(+) \text{ kg}^{-1}$) | 0.92 \pm 0.26 Aa | 0.89 \pm 0.11 Aa | 0.90 \pm 0.25 Aa | 0.95 \pm 0.34 Aa |
| Mg ($\text{cmol}(+) \text{ kg}^{-1}$) | 2.51 \pm 0.54 Aa | 2.47 \pm 0.34 Aa | 2.76 \pm 0.43 Aa | 2.42 \pm 0.38 Aa |
| Fe ($\text{cmol}(+) \text{ kg}^{-1}$) | 107 \pm 32.6 Aa | 109 \pm 25.8 Aa | 98.2 \pm 16.5 Aa | 93.6 \pm 17.8 Aa |
| Zn ($\text{cmol}(+) \text{ kg}^{-1}$) | 14.5 \pm 1.78 Aa | 13.1 \pm 2.38 Aa | 14.7 \pm 1.85 Aa | 13.6 \pm 2.19 Aa |
| Cu ($\text{cmol}(+) \text{ kg}^{-1}$) | 9.76 \pm 1.71 Aa | 9.85 \pm 0.55 Aa | 9.82 \pm 0.54 Aa | 9.97 \pm 0.54 Aa |
| Mn ($\text{cmol}(+) \text{ kg}^{-1}$) | 237 \pm 31.3 Aa | 206 \pm 36.2 Aa | 224 \pm 37.1 Aa | 208 \pm 19.2 Aa |
| pH (CaCl ₂) | 5.54 \pm 0.13 Aa | 5.61 \pm 0.25 Aa | 5.49 \pm 0.11 Aa | 5.59 \pm 0.24 Aa |
| Área de Arbustos | | | | |
| CBM ($\mu\text{g g}^{-1}$) | 796 \pm 114 Aa | 716 \pm 176 Aa | 468 \pm 159 Ab | 651 \pm 165 Aa |
| NBM ($\mu\text{g g}^{-1}$) | 141 \pm 27.6 Aa | 128 \pm 28.1 Aa | 90.8 \pm 27.1 Ab | 101 \pm 24.7 Aa |
| Respiração basal ($\mu\text{g C-CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ d}^{-1}$) | 35.1 \pm 3.21 Aa | 30.6 \pm 2.52 Aa | 24.4 \pm 5.46 Ab | 20.3 \pm 5.27 Ab |
| Celulase ($\mu\text{g AR g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) | 370 \pm 27.2 Ab | 349 \pm 54.1 Aa | 446 \pm 36.4 Aa | 393 \pm 58.2 Aa |
| Glutaminase ($\mu\text{g N-NH}_4^+ \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) | 21.1 \pm 3.45 Aa | 21.5 \pm 3.93 Aa | 19.6 \pm 3.37 Aa | 20.9 \pm 3.41 Aa |
| Fosfatase ácida ($\mu\text{g PNF g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) | 816 \pm 122 Aa | 840 \pm 165 Aa | 849 \pm 152 Aa | 815 \pm 89.4 Aa |
| Fosfatase alcalina ($\mu\text{g PNF g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) | 384 \pm 69.1 Aa | 401 \pm 72.8 Aa | 301 \pm 36.2 Aa | 324 \pm 41.3 Aa |
| Taxa de amonificação ($\mu\text{g N-NH}_4^+ \text{ g}^{-1} \text{ d}^{-1}$) | 1.54 \pm 0.63 Aa | 0.95 \pm 0.81 Aa | 1.47 \pm 0.45 Aa | 1.01 \pm 0.87 Aa |
| Taxa de nitrificação (%) | 43.3 \pm 8.79 Aa | 41.6 \pm 4.52 Aa | 46.6 \pm 7.63 Aa | 38.7 \pm 4.04 Aa |
| C-total (g kg^{-1}) | 22.2 \pm 2.47 Aa | 20.9 \pm 2.65 Aa | 25.2 \pm 4.40 Aa | 22.9 \pm 2.39 Aa |
| C-lábil (mg kg^{-1}) | 751 \pm 99.1 Aa | 761 \pm 113 Aa | 549 \pm 81.6 Ab | 606 \pm 136 Aa |
| N (mg kg^{-1}) | 2.21 \pm 0.25 Ab | 2.54 \pm 0.29 Aa | 2.91 \pm 0.32 Aa | 2.62 \pm 0.45 Aa |
| P (mg kg^{-1}) | 3.04 \pm 1.26 Aa | 3.10 \pm 0.83 Aa | 2.84 \pm 1.21 Aa | 3.13 \pm 0.35 Aa |
| K ($\text{cmol}(+) \text{ kg}^{-1}$) | 0.31 \pm 0.08 Ab | 0.32 \pm 0.03 Ab | 0.85 \pm 0.18 Aa | 0.88 \pm 0.18 Aa |
| Ca ($\text{cmol}(+) \text{ kg}^{-1}$) | 2.88 \pm 0.43 Ab | 2.70 \pm 0.27 Ab | 4.14 \pm 0.54 Aa | 3.66 \pm 0.33 Aa |
| Mg ($\text{cmol}(+) \text{ kg}^{-1}$) | 2.55 \pm 0.19 Aa | 2.25 \pm 0.26 Aa | 2.72 \pm 0.46 Aa | 2.46 \pm 0.39 Aa |
| Fe ($\text{cmol}(+) \text{ kg}^{-1}$) | 68.1 \pm 9.16 Aa | 79.8 \pm 13.6 Aa | 79.9 \pm 14.8 Aa | 68.2 \pm 11.1 Aa |
| Zn ($\text{cmol}(+) \text{ kg}^{-1}$) | 14.6 \pm 1.86 Aa | 12.9 \pm 1.59 Aa | 13.4 \pm 2.16 Aa | 12.8 \pm 1.98 Aa |

| | | | | |
|---|----------------|----------------|----------------|----------------|
| Cu (cmol(+) kg ⁻¹) | 23.9 ± 1.66 Aa | 25.7 ± 1.22 Aa | 22.9 ± 3.67 Aa | 25.6 ± 1.96 Aa |
| Mn (cmol(+) kg ⁻¹) | 393 ± 41.3 Aa | 376 ± 54.1 Aa | 411 ± 24.9 Aa | 384 ± 63.3 Aa |
| pH (CaCl ₂) | 5.60 ± 0.16 Aa | 5.61 ± 0.16 Aa | 5.58 ± 0.21 Aa | 5.51 ± 0.20 Aa |
| Floresta secundária | | | | |
| CBM (µg g ⁻¹) | 2063 ± 391 Aa | 1102 ± 175 Ba | 1850 ± 259 Aa | 1267 ± 301 Ba |
| NBM (µg g ⁻¹) | 452 ± 37.6 Aa | 369 ± 22.4 Ba | 304 ± 14.2 Ab | 252 ± 25.5 Bb |
| Respiração basal (µg C-CO ₂ g ⁻¹ d ⁻¹) | 88.9 ± 9.10 Aa | 61.7 ± 12.5 Ba | 56.6 ± 9.45 Ab | 43.5 ± 9.87 Aa |
| Celulase (µg AR g ⁻¹ h ⁻¹) | 560 ± 36.6 Aa | 534 ± 42.9 Aa | 571 ± 47.4 Aa | 567 ± 47.2 Aa |
| Glutaminase (µg N-NH ₄ ⁺ g ⁻¹ h ⁻¹) | 130 ± 11.9 Aa | 102 ± 13.4 Ba | 119 ± 9.03 Aa | 92.5 ± 10.1 Ba |
| Fosfatase ácida (µg PNF g ⁻¹ h ⁻¹) | 1574 ± 241 Aa | 1312 ± 223 Aa | 1467 ± 278 Aa | 1291 ± 264 Aa |
| Fosfatase alcalina (µg PNF g ⁻¹ h ⁻¹) | 870 ± 103 Aa | 634 ± 68.7 Ba | 793 ± 44.7 Aa | 644 ± 54.8 Ba |
| Taxa de amonificação (µg N-NH ₄ ⁺ g ⁻¹ d ⁻¹) | 2.79 ± 0.58 Aa | 1.59 ± 0.41 Ba | 2.11 ± 1.11 Aa | 1.70 ± 0.71 Aa |
| Taxa de nitrificação (%) | 35.6 ± 2.08 Aa | 31.1 ± 4.96 Aa | 33.9 ± 3.32 Aa | 31.2 ± 4.71 Aa |
| C-total (g kg ⁻¹) | 48.1 ± 3.18 Aa | 42.1 ± 4.22 Aa | 47.3 ± 2.92 Aa | 50.1 ± 9.23 Aa |
| C-lábil (mg kg ⁻¹) | 1986 ± 182 Aa | 1211 ± 294 Ba | 1584 ± 219 Ab | 1091 ± 198 Ba |
| N (mg kg ⁻¹) | 7.31 ± 0.68 Aa | 4.54 ± 0.48 Ba | 6.95 ± 0.62 Aa | 4.30 ± 0.62 Ba |
| P (mg kg ⁻¹) | 8.58 ± 1.04 Aa | 5.28 ± 0.54 Ba | 7.48 ± 0.93 Aa | 5.62 ± 0.71 Ba |
| K (cmol(+) kg ⁻¹) | 0.90 ± 0.12 Aa | 0.67 ± 0.15 Ba | 0.76 ± 0.25 Aa | 0.63 ± 0.16 Aa |
| Ca (cmol(+) kg ⁻¹) | 8.94 ± 0.61 Aa | 7.41 ± 0.72 Ba | 8.56 ± 0.91 Aa | 6.96 ± 0.94 Aa |
| Mg (cmol(+) kg ⁻¹) | 2.93 ± 0.72 Aa | 2.39 ± 0.54 Aa | 2.93 ± 0.65 Aa | 2.69 ± 0.59 Aa |
| Fe (cmol(+) kg ⁻¹) | 26.5 ± 5.77 Aa | 28.3 ± 6.23 Aa | 25.8 ± 4.12 Aa | 28.7 ± 6.01 Aa |
| Zn (cmol(+) kg ⁻¹) | 15.8 ± 1.64 Aa | 11.2 ± 1.79 Ba | 12.8 ± 2.46 Aa | 11.2 ± 2.15 Aa |
| Cu (cmol(+) kg ⁻¹) | 5.85 ± 1.12 Aa | 5.09 ± 0.53 Aa | 5.98 ± 1.45 Aa | 5.51 ± 1.32 Aa |
| Mn (cmol(+) kg ⁻¹) | 830 ± 154 Aa | 717 ± 168 Aa | 680 ± 175 Aa | 647 ± 138 Aa |
| pH (CaCl ₂) | 5.69 ± 0.19 Aa | 5.73 ± 0.25 Aa | 5.60 ± 0.16 Aa | 5.61 ± 0.14 Aa |
| Floresta madura | | | | |
| CBM (µg g ⁻¹) | 2293 ± 302 Aa | 1643 ± 253 Ba | 2261 ± 241 Aa | 1699 ± 192 Ba |
| NBM (µg g ⁻¹) | 547 ± 48.3 Aa | 306 ± 44.6 Ba | 445 ± 105 Aa | 275 ± 43.4 Ba |
| Respiração basal (µg C-CO ₂ g ⁻¹ d ⁻¹) | 124 ± 21.8 Aa | 72.8 ± 19.3 Ba | 69.2 ± 16.3 Ab | 40.7 ± 4.21 Bb |
| Celulase (µg AR g ⁻¹ h ⁻¹) | 709 ± 30.5 Aa | 701 ± 32.6 Ab | 723 ± 37.4 Aa | 793 ± 31.9 Aa |
| Glutaminase (µg N-NH ₄ ⁺ g ⁻¹ h ⁻¹) | 106 ± 15.2 Aa | 71.2 ± 6.92 Ba | 88.5 ± 9.32 Aa | 64.5 ± 6.87 Ba |
| Fosfatase ácida (µg PNF g ⁻¹ h ⁻¹) | 1427 ± 326 Aa | 852 ± 237 Ba | 1236 ± 175 Aa | 777 ± 110 Ba |
| Fosfatase alcalina (µg PNF g ⁻¹ h ⁻¹) | 744 ± 84.2 Aa | 465 ± 79.1 Ba | 763 ± 57.2 Aa | 541 ± 64.6 Ba |
| Taxa de amonificação (µg N-NH ₄ ⁺ g ⁻¹ d ⁻¹) | 3.92 ± 1.10 Aa | 2.20 ± 0.45 Ba | 3.51 ± 0.81 Aa | 2.02 ± 0.58 Ba |
| Taxa de nitrificação (%) | 32.7 ± 6.41 Aa | 34.7 ± 8.06 Aa | 29.5 ± 4.23 Aa | 27.1 ± 7.71 Aa |
| C-total (g kg ⁻¹) | 52.0 ± 5.85 Aa | 46.8 ± 4.81 Aa | 50.2 ± 4.88 Aa | 48.0 ± 4.68 Aa |
| C-lábil (mg kg ⁻¹) | 2054 ± 240 Aa | 1437 ± 212 Ba | 2060 ± 213 Aa | 1202 ± 209 Ba |
| N (mg kg ⁻¹) | 7.61 ± 0.62 Aa | 5.54 ± 0.60 Ba | 7.85 ± 0.71 Aa | 5.01 ± 0.71 Ba |
| P (mg kg ⁻¹) | 8.45 ± 1.02 Aa | 4.18 ± 0.47 Ba | 8.32 ± 0.87 Aa | 4.75 ± 1.23 Ba |
| K (cmol(+) kg ⁻¹) | 0.87 ± 0.08 Aa | 0.67 ± 0.10 Aa | 0.88 ± 0.19 Aa | 0.63 ± 0.13 Aa |
| Ca (cmol(+) kg ⁻¹) | 9.12 ± 0.98 Aa | 8.37 ± 1.67 Aa | 10.3 ± 2.50 Aa | 8.75 ± 2.38 Aa |
| Mg (cmol(+) kg ⁻¹) | 3.04 ± 0.45 Aa | 2.64 ± 0.76 Aa | 2.86 ± 0.61 Aa | 2.67 ± 0.69 Aa |
| Fe (cmol(+) kg ⁻¹) | 28.9 ± 5.60 Aa | 34.9 ± 12.0 Aa | 27.7 ± 6.52 Aa | 36.9 ± 8.47 Aa |
| Zn (cmol(+) kg ⁻¹) | 14.8 ± 2.98 Aa | 13.6 ± 1.99 Aa | 14.4 ± 3.17 Aa | 13.8 ± 3.46 Aa |
| Cu (cmol(+) kg ⁻¹) | 7.37 ± 1.59 Aa | 6.83 ± 1.17 Aa | 7.12 ± 1.18 Aa | 6.96 ± 1.14 Aa |
| Mn (cmol(+) kg ⁻¹) | 775 ± 129 Aa | 562 ± 70.1 Ba | 725 ± 95.1 Aa | 619 ± 131 Aa |
| pH (CaCl ₂) | 5.70 ± 0.18 Aa | 5.56 ± 0.27 Aa | 5.48 ± 0.29 Aa | 5.58 ± 0.32 Aa |

Tabela 2. Médias (\pm desvio padrão) do índice de diversidade de Shannon (H') e da riqueza de substratos orgânicos utilizados pela comunidade microbiana (S) do solo rizosférico e do solo não rizosférico de área de Gramíneas, de Arbustos, Floresta secundária e Floresta madura de um ecossistema de Floresta Estacional Semidecidual do sul do Brasil na primavera-verão e no outono-inverno. Os dados foram obtidos via ensaio em microplacas Biolog Ecoplate[®]. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (para solo) ou minúscula (para período sazonal) não diferem entre si dentro de uma mesma área pela Anova ($\alpha = 0.05$; $n = 3$).

| | Primavera-verão | | Outono-inverno | |
|----------------------------|--------------------|----------------------|--------------------|----------------------|
| | Solo rizosférico | Solo não rizosférico | Solo rizosférico | Solo não rizosférico |
| Área de Gramíneas | | | | |
| H' | 2.21 \pm 0.21 Aa | 2.38 \pm 0.12 Aa | 2.45 \pm 0.15 Aa | 2.28 \pm 0.19 Aa |
| S | 7.33 \pm 3.21 Aa | 9.00 \pm 2.64 Aa | 10.3 \pm 1.15 Aa | 9.34 \pm 2.51 Aa |
| Área de Arbustos | | | | |
| H' | 3.08 \pm 0.08 Aa | 3.04 \pm 0.11 Aa | 3.02 \pm 0.17 Aa | 2.89 \pm 0.25 Aa |
| S | 12.0 \pm 2.00 Aa | 10.0 \pm 2.64 Aa | 11.3 \pm 2.08 Aa | 11.0 \pm 1.00 Aa |
| Floresta secundária | | | | |
| H' | 3.26 \pm 0.04 Aa | 3.24 \pm 0.04 Aa | 3.22 \pm 0.05 Aa | 3.21 \pm 0.08 Aa |
| S | 16.3 \pm 0.57 Aa | 15.3 \pm 2.31 Aa | 16.7 \pm 0.58 Aa | 16.0 \pm 1.00 Aa |
| Floresta madura | | | | |
| H' | 3.60 \pm 0.06 Aa | 3.34 \pm 0.13 Ba | 3.49 \pm 0.15 Aa | 3.42 \pm 0.06 Aa |
| S | 18.6 \pm 1.57 Aa | 18.7 \pm 1.31 Aa | 17.6 \pm 1.15 Aa | 16.7 \pm 2.00 Aa |

Lista de figuras

Fig 1. Precipitação pluvial mensal (colunas), médias mensais da temperatura do ar (linha contínua) e do comprimento do dia (linha tracejada) (a), e teor de água no solo (b) no período de amostragem em área de Gramíneas (Gram), de Arbustos (Arb), Floresta secundária (Sec) e Floresta madura (Mad) de um ecossistema de Floresta Estacional Semidecidual localizado em Londrina, Paraná, Brasil.

Fig 2. Colonização micorrízica arbuscular (a) e massa seca de raízes finas (b) de área de Gramíneas (Gram), de Arbustos (Arb), Floresta secundária (Sec) e Floresta madura (Mad) de um ecossistema de Floresta Estacional Semidecidual do sul do Brasil na primavera-verão e no outono-inverno. Barras verticais indicam desvio padrão ($n = 14$). Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (para primavera-verão) ou minúscula (para outono-inverno) não diferem entre si pelo teste de Tukey ($\alpha = 0.05$). * representa diferença significativa entre os períodos primavera-verão e outono-inverno dentro de uma mesma área ($\alpha = 0.05$).

Fig 3. Razão solo rizosférico/solo não rizosférico (razão R/NR) para carbono da biomassa microbiana (CBM), nitrogênio da biomassa microbiana (NBM), respiração basal (RB), celulase, glutaminase, fosfatase ácida, fosfatase alcalina, taxa de amonificação e taxa de nitrificação de área de Gramíneas (Gram), de Arbustos (Arb), Floresta secundária (Sec) e Floresta madura (Mad) de um ecossistema de Floresta Estacional Semidecidual do sul do Brasil na primavera-verão e no outono-inverno. Barras verticais indicam desvio padrão ($n = 14$). Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (para primavera-verão) ou minúscula (para outono-inverno) não diferem entre si pelo teste de Tukey ($\alpha = 0.05$).

Fig 4. Razão solo rizosférico/solo não rizosférico (razão R/NR) para carbono total (C-total), carbono lábil (C-lábil), nitrogênio mineral, fósforo, potássio, cálcio, magnésio, ferro, zinco, cobre, manganês e pH de área de Gramíneas (Gram), de Arbustos (Arb), Floresta secundária (Sec) e Floresta madura (Mad) de um ecossistema de Floresta Estacional Semidecidual do sul do Brasil na primavera-verão e no outono-inverno. Barras verticais indicam desvio padrão (n = 14). Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (para primavera-verão) ou minúscula (para outono-inverno) não diferem entre si pelo teste de Tukey ($\alpha = 0.05$).

Fig 5. Análises de componentes principais (PCA) baseadas em atributos microbiológicos, bioquímicos e químicos do solo rizosférico e do solo não rizosférico de área de Gramíneas (a), de Arbustos (b), Floresta secundária (c) e Floresta madura (d) de um ecossistema de Floresta Estacional Semidecidual do sul do Brasil na primavera-verão e no outono-inverno. Rpv = solo rizosférico durante primavera-verão, NRpv = solo não rizosférico durante primavera-verão, Roi = solo rizosférico durante outono-inverno, NRoi = solo não rizosférico durante outono-inverno, CBM = carbono da biomassa microbiana, NBM = nitrogênio da biomassa microbiana, Resp = respiração basal, Cel = celulase, Glut = glutaminase, Fosf aci = fosfatase ácida, Fosf alc = fosfatase alcalina, Amonific = taxa de amonificação, Nitrific = taxa de nitrificação, C-lábil = carbono lábil, C-total = carbono total, Precip = precipitação pluvial, Temp = temperatura do ar, CD = comprimento do dia, CAS = teor de água no solo.

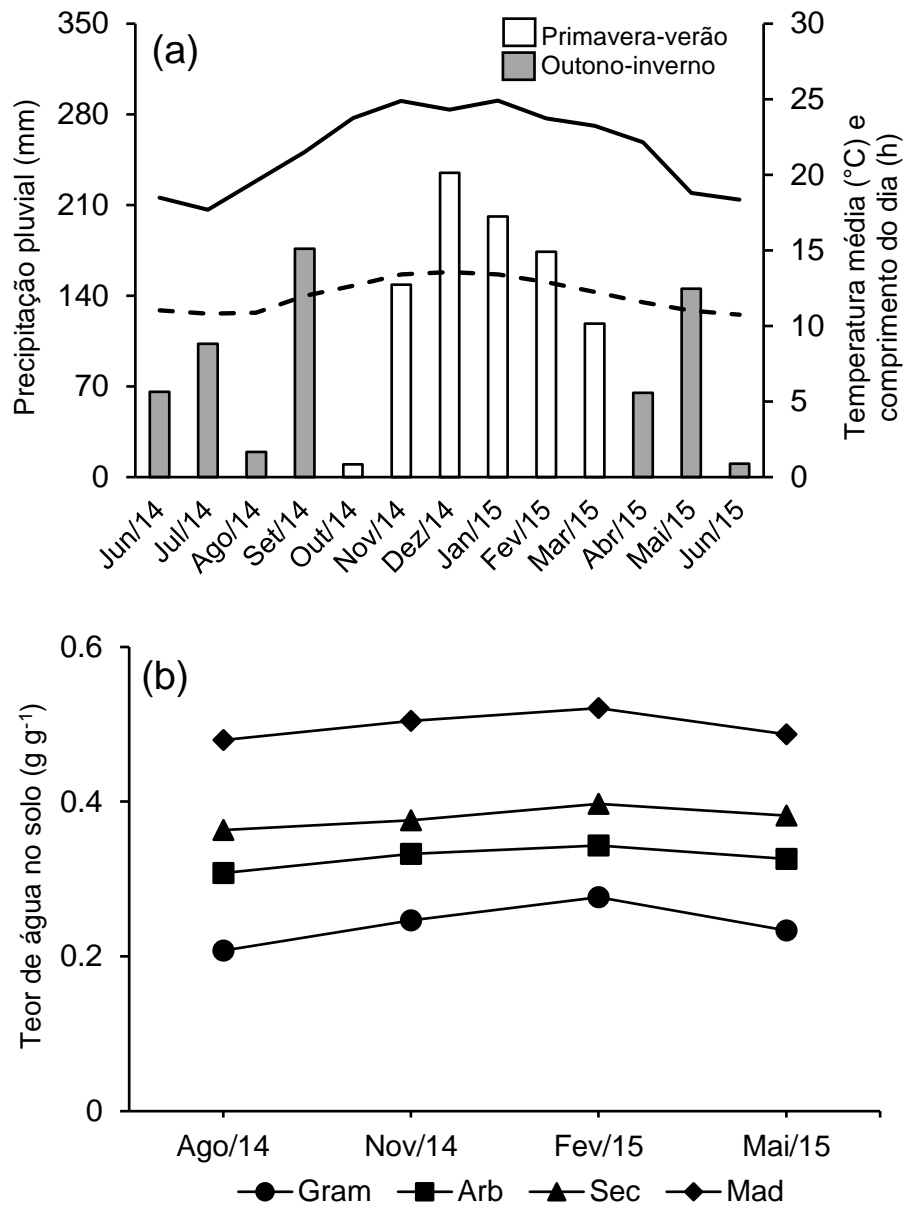


Fig 1.

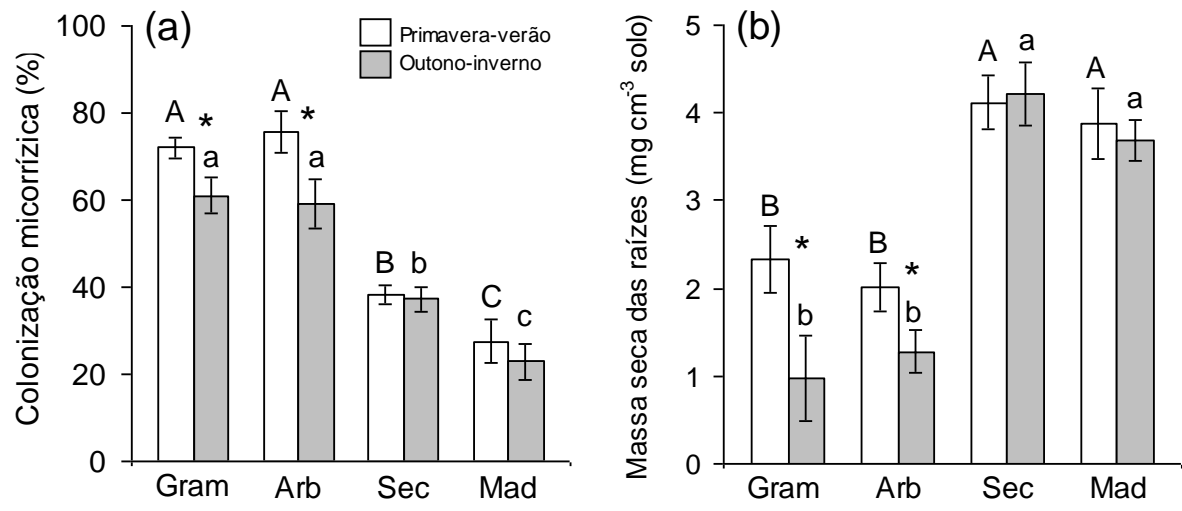


Fig 2.

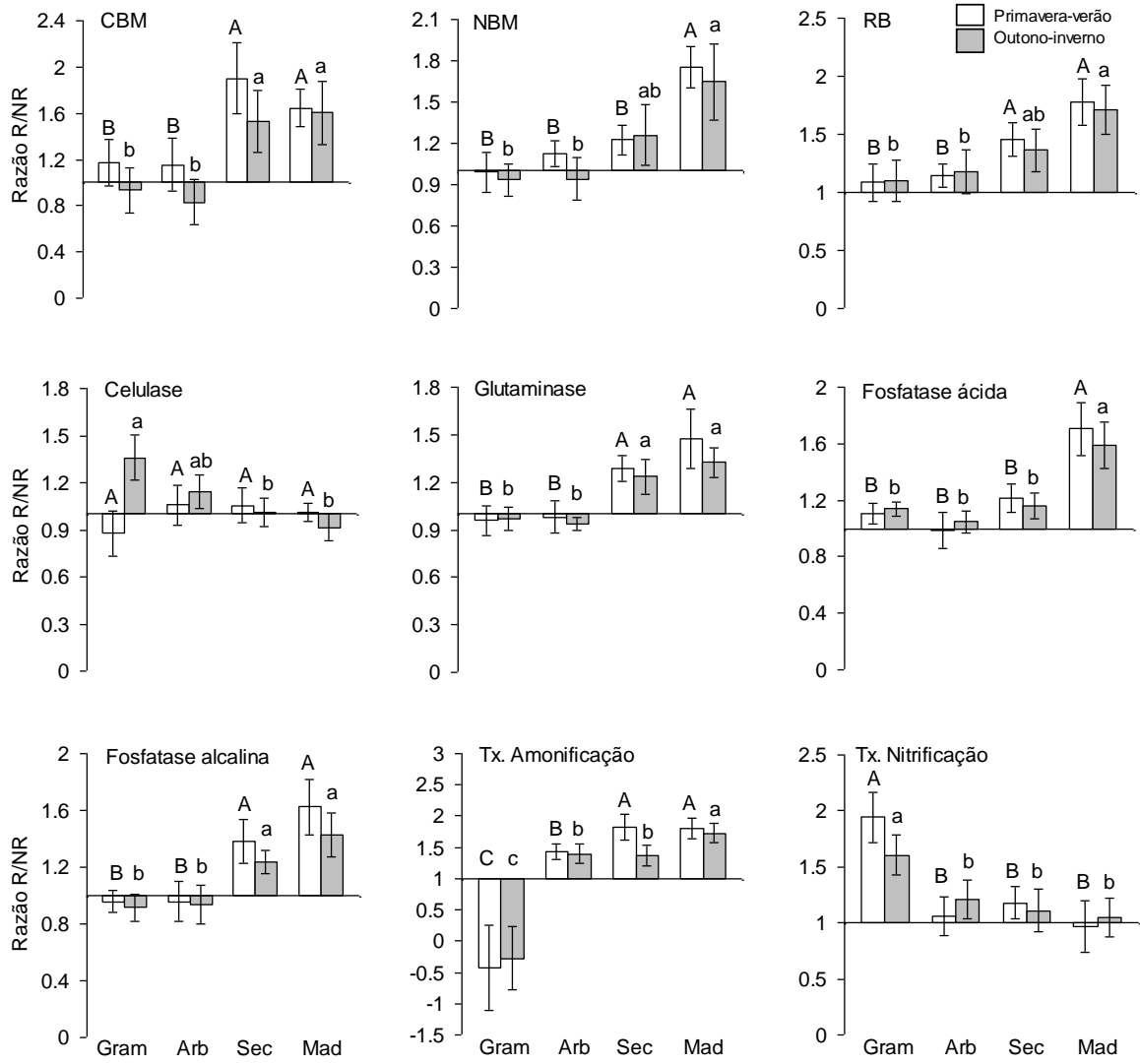


Fig 3.

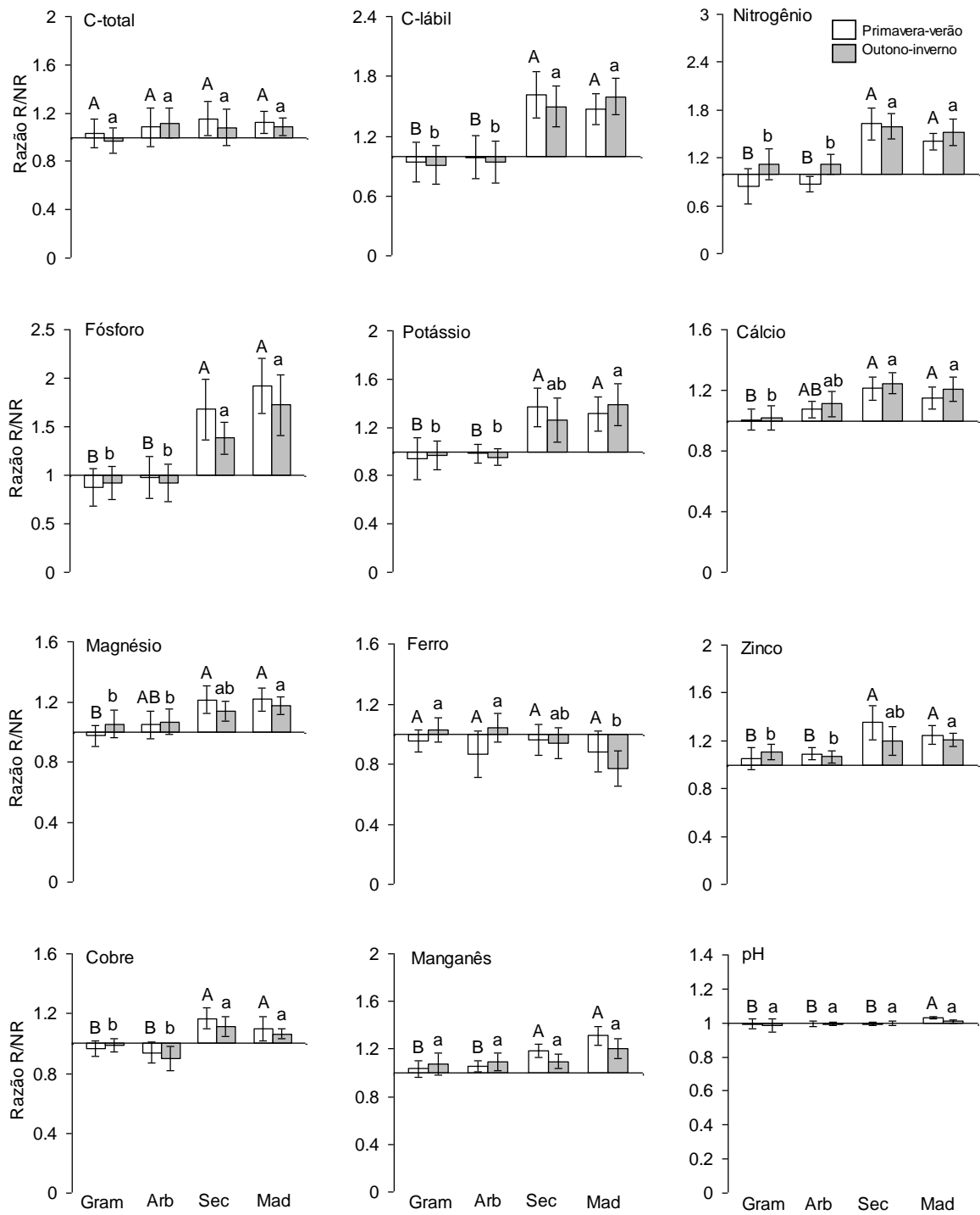


Fig 4.

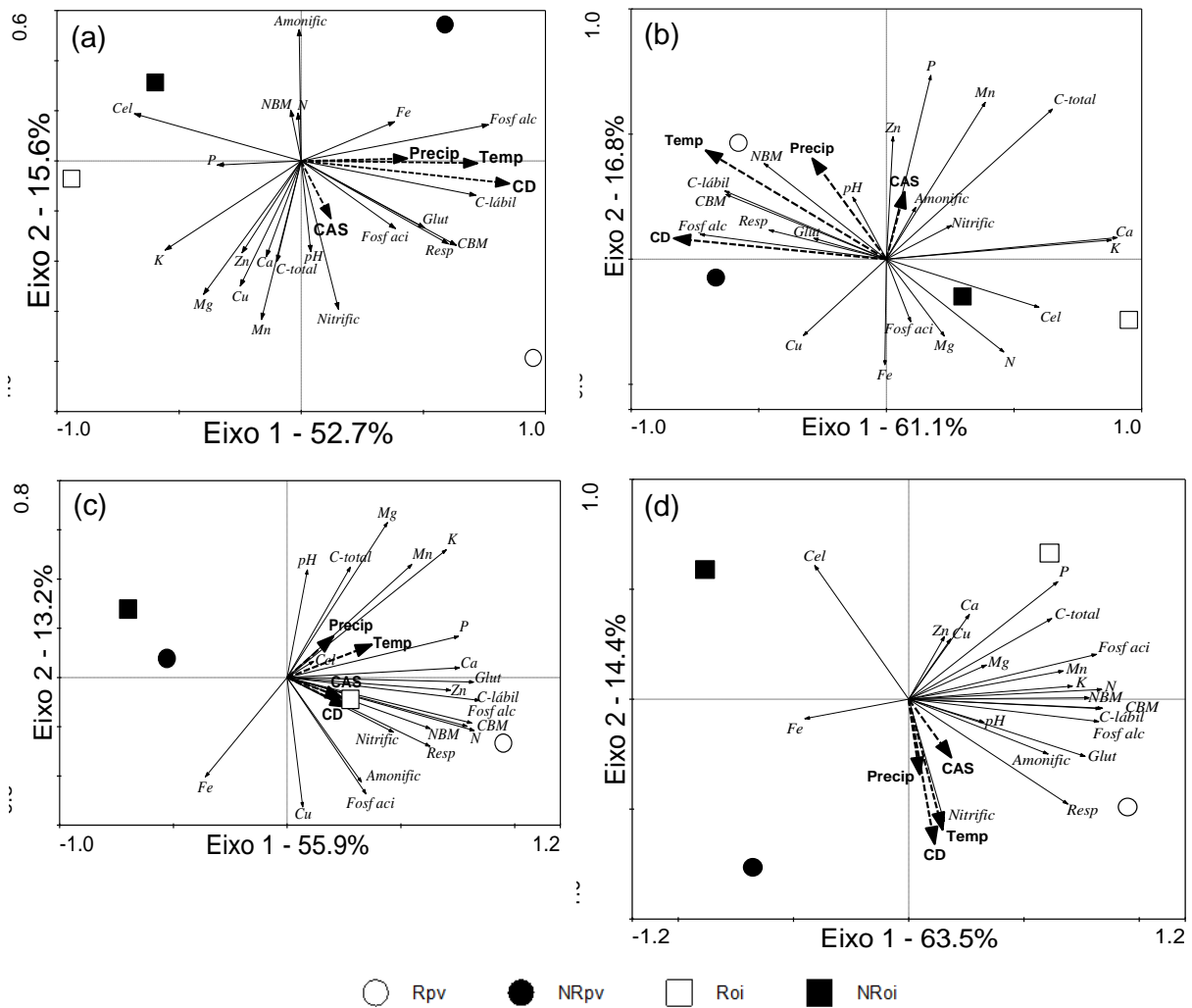


Fig 5.

Conclusão geral

Tanto a sucessão quanto a sazonalidade influenciam os atributos das raízes finas, as interações entre raízes e microrganismos e a formação de zona de acúmulo ou depleção de nutrientes na rizosfera. Nas fases iniciais da sucessão, as plantas, que apresentam crescimento rápido e elevada demanda nutricional, exibem sistema de raízes finas morfológicamente eficiente e sustentam alta colonização por FMA que, em conjunto, conferem elevada capacidade de exploração do solo e de absorção de nutrientes em ambientes com pequeno aporte de material orgânico no solo e, desse modo, com baixo potencial de mineralização de nutrientes. No outono-inverno, a diminuição da demanda nutricional e a senescência destas plantas, que possuem ciclo de vida curto, resulta em diminuição da produção de raízes finas, da colonização micorrízica, da exsudação de C lábil e da biomassa e atividade microbiana na rizosfera. Nas fases tardias da sucessão, as plantas, que possuem ciclo de vida longo e baixa demanda nutricional intrínseca, apresentam sistema de raízes finas com baixa eficiência morfológica de exploração e absorção de nutrientes e baixa colonização por FMA. Estas plantas exsudam grande quantidade de C lábil na rizosfera como estratégia de manutenção de elevada biomassa e atividade de microrganismos quimioheterotróficos, os quais atuam sobre grande quantidade de material orgânico e aumentam o teor de nutrientes no solo rizosférico, facilitando a absorção pelas plantas. Diferentemente do que ocorre nas fases iniciais, a produção de raízes finas e a colonização micorrízica não diminuem no outono-inverno. A exsudação de C lábil, a biomassa e a atividade microbiana na rizosfera pouco variam sazonalmente, de modo que nutrientes acumulam no solo rizosférico independentemente do período sazonal. Portanto, as diferentes estratégias de obtenção de nutrientes do solo exibidas pelas plantas dos estádios sucessionais distintos, e a influência da sazonalidade sobre elas, estão relacionadas com as características típicas das espécies de plantas, bem como com características dos ambientes em que elas ocorrem.

Lista de anexos

Anexo A. Composição dos meios de cultura utilizados para avaliação dos grupos funcionais de microrganismos do solo relacionados com o ciclo do carbono (amilolíticos, celulolíticos e proteolíticos), nitrogênio (bactérias fixadoras de N_2 e amonificadores), bactérias heterotróficas, fungos e actinobactérias.

| Meios de cultura | Quantidade de reagente por litro de meio/solução |
|---|---|
| Meio amilolíticos (Pontecorvo et al. 1953) | 10.0 g de amido solúvel, 10.0 g caseína, 1.0 g glicose, 3.0 g de Na_2HPO_4 , 0.1 g de $MgSO_4 \cdot 7H_2O$, 15.0 g de ágar, pH 7.0. Revelação dos halos: cobriu-se o meio com solução de lugol diluída. Após 15 minutos o excesso de lugol foi removido e foram contadas as colônias que formaram halos. |
| Meio celulolíticos (Wood 1980) | 5.0 g de carboximetil celulose, 1.0 g de NO_3NH_4 , 50 mL de solução NaCl 0.85%, 950 mL de extrato do solo (v/v), 15.0 g de ágar, pH 7.0. Revelação dos halos: um pequeno volume de solução NaCl 1 mol L^{-1} foi adicionado à superfície do meio. Após 5 min, removeu-se esta solução e adicionou-se solução aquosa de Vermelho Congo a 0.1%. Transcorridos 30 min, os meios foram lavados com água destilada e foram contadas as colônias formadoras de halo. |
| Meio proteolíticos (Albino e Andrade 2006) | 10.0 g de caseína, 0.1 g de extrato de levedura, 1.5 g de KH_2PO_4 , 0.5 g de $MgSO_4 \cdot 7H_2O$, 50 mL de solução NaCl 0.85%, 15.0 g de ágar, 950 mL de extrato do solo (v/v), pH 6.8. Revelação dos halos: Adicionou-se um pequeno volume de HCl 0.1 mol L^{-1} na superfície do meio. Após 2 min, removeu-se a solução de HCl e foram contadas as colônias que formaram halos. |
| Meio Burk para bactérias fixadoras de N_2 com glicose como fonte de carbono (Wilson e Knight 1952) | Solução A: 6.4 g de K_2HPO_4 , 1.6 g de KH_2PO_4 em 1000 mL de água destilada. Solução B: 2.0 g de NaCl, 2.0 g de $MgSO_4 \cdot 7H_2O$, 0.5 g de $CaSO_4 \cdot 2H_2O$ em 1000 mL de água destilada. Solução C: 0.01 g de $NaMoO_4 \cdot 2H_2O$, 0.03 g de $FeSO_4$ em 1000 mL de água destilada. Composição do meio: 100 mL de Solução A, 100 mL de Solução B, 100 mL de Solução C, 5.0 g de glicose, 15.0 g de ágar e 700 mL de água destilada, pH 7.0. |

| | |
|--|--|
| Meio NFB para bactérias fixadoras de N ₂ com malato como fonte de carbono (Döbereiner e Day 1976) | 0.4 g de KH ₂ PO ₄ , 0.1 g de K ₂ HPO ₄ , 0.2 g de MgSO ₄ .7H ₂ O, 0.1 g de NaCl, 0.02 g de CaCl ₂ , 0.01 g de FeCl ₃ , 2 mg de MoO ₄ Na.2H ₂ O, 5.0 g de malato sódico, 5.0 mL de solução alcoólica de azul de bromotimol 0.5%, 15.0 g de ágar, pH 7.0. |
| Meio amonificadores (Sarithchandra 1978) | 10.0 g de caseína, 0.1 g de extrato de levedura, 1.0 g de K ₂ HPO ₄ , 0.1 g de MgSO ₄ .7H ₂ O, 7 mg de MnSO ₄ .H ₂ O, 0.02 g de vermelho fenol, pH 6.5. |
| Meio ágar nutrientes para bactérias (Jahnel et al. 1999) | 3.0 g de extrato de carne, 5.0 g de peptona, 10.0 g de NaCl, 10.0 g de ágar, pH 7.0. |
| Meio Martin para fungos (Jahnel et al. 1999) | 10.0 g de dextrose, 5.0 g de peptona, 1.0 g de KH ₂ PO ₄ , 1 g de MgSO ₄ .7H ₂ O e 10.0 g de ágar. Adicionou-se 0.03 g de estreptomina após autoclavar o meio. |
| Meio caseinato-dextrose-ágar para actinobactérias (Clark 1965) | 10.0 g de amido solúvel, 0.3 g de caseína, 2.0 g de KNO ₃ , 2.0 g de NaCl, 2.0 g de K ₂ HPO ₄ , 0.05 g de MgSO ₄ .7H ₂ O, 0.02 g de CaCO ₃ , 0.02 g de FeSO ₄ , 15.0 g de ágar, pH 7.0. |

Plant and Soil

AIMS AND SCOPE

Plant and Soil publishes original papers and review articles exploring the interface of plant biology and soil sciences, and that enhance our mechanistic understanding of plant-soil interactions. We focus on the interface of plant biology and soil sciences, and seek those manuscripts with a strong mechanistic component which develop and test hypotheses aimed at understanding underlying mechanisms of plant-soil interactions. Manuscripts can include both fundamental and applied aspects of mineral nutrition, plant water relations, symbiotic and pathogenic plant-microbe interactions, root anatomy and morphology, soil biology, ecology, agrochemistry and agrophysics, as long as they are hypothesis-driven and enhance our mechanistic understanding. Articles including a major molecular or modelling component also fall within the scope of the journal. All contributions appear in the English language, with consistent spelling, using either American or British English.

Plant and Soil provides rapid publication of full-length papers describing the results of original research. Articles accepted for publication in *Plant and Soil* report novel findings of general significance. Reviews, mini-reviews and commentaries are usually solicited by members of the Editorial Board. However, individuals who wish to prepare a review or a mini-review are encouraged to contact the Editor-in-Chief (hans.lambers@uwa.edu.au) prior to submitting a manuscript. Occasionally *Plant and Soil* will publish Special Issues containing a collection of articles on a theme considered by the editors to be of general interest to our readers. These Special Issues may consist of a selection of presentations from a scientific meeting or a collection of papers organised by an individual or group. In all cases, manuscripts submitted for publication as part of a Special Issue will be subject to the same rigorous peer-review process required of regular submissions. Individuals or groups wishing to organise a Special Issue of *Plant and Soil* should contact the Managing Editor, Lieve Bultynck (plso-plants@uwa.edu.au) to discuss the feasibility of the project.

Instructions for Authors

MANUSCRIPT SUBMISSION

Manuscript Submission

Submission of a manuscript implies: that the work described has not been published before; that it is not under consideration for publication anywhere else; that its publication has been approved by all co-authors, if any, as well as by the responsible authorities – tacitly or explicitly – at the institute where the work has been carried out. The publisher will not be held legally responsible should there be any claims for compensation.

Permissions

Authors wishing to include figures, tables, or text passages that have already been published elsewhere are required to obtain permission from the copyright owner(s) for both the print and online format and to include evidence that such permission has been granted when submitting their papers. Any material received without such evidence will be assumed to originate from the authors.

Online Submission

Please follow the hyperlink “Submit online” on the right and upload all of your manuscript files following the instructions given on the screen.

Time of publication

The Editor-in-Chief assigns manuscripts to a Section Editor, who makes the final editorial decision based on the advice of at least two independent reviewers. Manuscripts will be reviewed within 2 months of submission and published within 4 months of final acceptance. When papers are accepted subject to revision, usually only a single revised version will be considered, and the revised manuscript must be submitted within 8 weeks of the acceptance in principle.

International standards for authors

Plant and Soil endorses the following position statement on international standards for authors, developed at the 2nd World Conference on Research Integrity in Singapore in July 2010 and published on the website of the Committee on Publication Ethics

- COPE-statement

Wager E & Kleinert S (2011) Responsible research publication: international standards for authors. A position statement developed at the 2nd World Conference on Research Integrity, Singapore, July 22-24, 2010. Chapter 50 in: Mayer T & Steneck N (eds) Promoting Research Integrity in a Global Environment. Imperial College Press / World Scientific Publishing, Singapore (pp 309-16). (ISBN 978-981-4340-97-7)

- Authors should read this position statement and adhere to the publication requirements outlined in the document. Manuscripts who do not comply with requirements will be rejected.

Pre-Submission Review

Plant and Soil requires all manuscripts to be ‘internally reviewed’ prior to submission by a third party from the authors’ own institution or from another institution (please note that this excludes co-authors and English language editors). During online submission of their manuscript, the authors will be asked to name this third party. Any manuscript that does not meet this requirement will not be considered for publication and returned to the author.

Cover letter

Authors should submit a cover letter with their manuscript, outlining how the submitted manuscript falls within the scope of Plant and Soil and in particular how the study enhances our mechanistic understanding of plant-soil interactions. Any other information from the authors to the Editor-in-Chief should also be included in this letter.

Cover Photograph

Upon acceptance of the manuscript, we strongly advise the author to supply the journal with a high-resolution colour photograph to accompany the article title in the online journal contents. The best photograph amongst the papers of each volume will be featured on the cover and in the article of the printed version of Plant and Soil free of charge. Ideally, digital photographs should have a minimum resolution of 300 dpi, an image size of 15 cm x 10 cm, and saved as either tiff or jpeg file.

ARTICLE CATEGORIES (OTHER THAN REGULAR ARTICLES)

- **Mini-Reviews:** Mini-Reviews are short and timely reviews on recent advances in plant and soil research. Individuals who wish to prepare a mini-review are encouraged to contact the Editor-in-Chief (hans.lambers@uwa.edu.au) prior to submitting a manuscript. Mini-reviews should be less than 2500 words, 50 references and 4 figures or tables.
- **Marschner Reviews and Commentaries:** Reviews and commentaries are usually solicited by members of the Editorial Board. However, individuals who wish to prepare a full-length review or commentary are encouraged to contact the Editor-in-Chief (hans.lambers@uwa.edu.au) prior to submitting a manuscript.
- **Methods Papers:** Plant and Soil accepts Methods Papers; Methods Papers should follow the same format as Original Articles.

TITLE PAGE

Title Page

The title page should include:

The name(s) of the author(s)

A concise and informative title

The affiliation(s) and address(es) of the author(s)

The e-mail address, telephone and fax numbers of the corresponding author

Abstract

The Abstract should not exceed 200 words and should be divided into the following sections:

o Aims (stating the main purposes and research question)

o Methods

o Results (stating the main findings)

o Conclusions

For reviews and commentaries, the abstract sections can be amended to: Background, Scope and Conclusions.

The abstract should not contain any undefined abbreviations or unspecified references.

Regular Articles should be divided into the following sections:

o Keywords

o Abstract

o Abbreviations

o Introduction

o Materials and Methods

o Results

o Discussion

o Acknowledgements

o References

Keywords

Please provide 4 to 6 keywords which can be used for indexing purposes.

TEXT

Text Formatting

Manuscripts should be submitted in Word.

- Use a normal, plain font (e.g., 10-point Times Roman) for text.
- Use italics for emphasis.
- Use the automatic page numbering function to number the pages.
- Do not use field functions.
- Use tab stops or other commands for indents, not the space bar.
- Use the table function, not spreadsheets, to make tables.
- Use the equation editor or MathType for equations.
- Save your file in docx format (Word 2007 or higher) or doc format (older Word versions).

Manuscripts with mathematical content can also be submitted in LaTeX.

- LaTeX macro package (zip, 182 kB)

Headings

Please use no more than three levels of displayed headings.

Abbreviations

Abbreviations should be defined at first mention and used consistently thereafter.

Footnotes

Footnotes can be used to give additional information, which may include the citation of a reference included in the reference list. They should not consist solely of a reference citation, and they should never include the bibliographic details of a reference. They should also not contain any figures or tables.

Footnotes to the text are numbered consecutively; those to tables should be indicated by superscript lower-case letters (or asterisks for significance values and other statistical data). Footnotes to the title or the authors of the article are not given reference symbols.

Always use footnotes instead of endnotes.

Acknowledgments

Acknowledgments of people, grants, funds, etc. should be placed in a separate section on the title page. The names of funding organizations should be written in full.

Line numbering

Line numbering should be used throughout the manuscript.

Scientific names, Units and Symbols

- The Latin name(s) as well as authority (and, where appropriate, cultivar preceded by cv.) of investigated species must be mentioned both in the Abstract and in the Materials and Methods. Latin genus and species names should be italicised. Only SI units should be used.
- For mineral contents, the elements (P, N, K, etc.) should be used.
- Isotopes should be indicated as ^{14}C , ^{32}P , etc.
- Ions should be mentioned as H^+ , Mg^{2+} , etc.
- For molar concentration italic *M* should be used.

REFERENCES

Citation

Cite references in the text by name and year in parentheses. Some examples:

- Negotiation research spans many disciplines (Thompson 1990).
- This result was later contradicted by Becker and Seligman (1996).
- This effect has been widely studied (Abbott 1991; Barakat et al. 1995a, b; Kelso and Smith 1998; Medvec et al. 1999, 2000).

Reference list

The list of references should only include works that are cited in the text and that have been published or accepted for publication. Personal communications and unpublished works should only be mentioned in the text. Do not use footnotes or endnotes as a substitute for a reference list.

Reference list entries should be alphabetized by the last names of the first author of each work. Order multi-author publications of the same first author alphabetically with respect to second, third, etc. author. Publications of exactly the same author(s) must be ordered chronologically.

- Journal article
Gamelin FX, Baquet G, Berthoin S, Thevenet D, Nourry C, Nottin S, Bosquet L (2009) Effect of high intensity intermittent training on heart rate variability in prepubescent children. *Eur J Appl Physiol* 105:731-738. doi: 10.1007/s00421-008-0955-8
Ideally, the names of all authors should be provided, but the usage of “et al” in long author lists will also be accepted:
Smith J, Jones M Jr, Houghton L et al (1999) Future of health insurance. *N Engl J Med* 965:325–329
- Article by DOI
Slifka MK, Whitton JL (2000) Clinical implications of dysregulated cytokine production. *J Mol Med*. doi:10.1007/s001090000086
- Book
South J, Blass B (2001) *The future of modern genomics*. Blackwell, London
- Book chapter
Brown B, Aaron M (2001) The politics of nature. In: Smith J (ed) *The rise of modern genomics*, 3rd edn. Wiley, New York, pp 230-257
- Online document
Cartwright J (2007) Big stars have weather too. IOP Publishing PhysicsWeb. <http://physicsweb.org/articles/news/11/6/16/1>. Accessed 26 June 2007
- Dissertation
Trent JW (1975) *Experimental acute renal failure*. Dissertation, University of California

Always use the standard abbreviation of a journal's name according to the ISSN List of Title Word Abbreviations, see

- ISSN LTWA

If you are unsure, please use the full journal title.

For authors using EndNote, Springer provides an output style that supports the formatting of in-text citations and reference list.

TABLES

- All tables are to be numbered using Arabic numerals.
- Tables should always be cited in text in consecutive numerical order.

- For each table, please supply a table caption (title) explaining the components of the table.
- Identify any previously published material by giving the original source in the form of a reference at the end of the table caption.
- Footnotes to tables should be indicated by superscript lower-case letters (or asterisks for significance values and other statistical data) and included beneath the table body.

ELECTRONIC SUPPLEMENTARY MATERIAL

Springer accepts electronic multimedia files (animations, movies, audio, etc.) and other supplementary files to be published online along with an article or a book chapter. This feature can add dimension to the author's article, as certain information cannot be printed or is more convenient in electronic form.

Before submitting research datasets as electronic supplementary material, authors should read the journal's Research data policy. We encourage research data to be archived in data repositories wherever possible.

Submission

- Supply all supplementary material in standard file formats.
- Please include in each file the following information: article title, journal name, author names; affiliation and e-mail address of the corresponding author.
- To accommodate user downloads, please keep in mind that larger-sized files may require very long download times and that some users may experience other problems during downloading.

Audio, Video, and Animations

- Aspect ratio: 16:9 or 4:3
- Maximum file size: 25 GB
- Minimum video duration: 1 sec
- Supported file formats: avi, wmv, mp4, mov, m2p, mp2, mpg, mpeg, flv, mxf, mts, m4v, 3gp

Text and Presentations

- Submit your material in PDF format; .doc or .ppt files are not suitable for long-term viability.
- A collection of figures may also be combined in a PDF file.

Spreadsheets

- Spreadsheets should be converted to PDF if no interaction with the data is intended.
- If the readers should be encouraged to make their own calculations, spreadsheets should be submitted as .xls files (MS Excel).

Specialized Formats

- Specialized format such as .pdb (chemical), .vrl (VRML), .nb (Mathematica notebook), and .tex can also be supplied.

Collecting Multiple Files

- It is possible to collect multiple files in a .zip or .gz file.

Numbering

- If supplying any supplementary material, the text must make specific mention of the material as a citation, similar to that of figures and tables.
- Refer to the supplementary files as "Online Resource", e.g., "... as shown in the animation (Online Resource 3)", "... additional data are given in Online Resource 4".
- Name the files consecutively, e.g. "ESM_3.mpg", "ESM_4.pdf".

Captions

- For each supplementary material, please supply a concise caption describing the content of the file.

Processing of supplementary files

- Electronic supplementary material will be published as received from the author without any conversion, editing, or reformatting.

Accessibility

In order to give people of all abilities and disabilities access to the content of your supplementary files, please make sure that

- The manuscript contains a descriptive caption for each supplementary material
- Video files do not contain anything that flashes more than three times per second (so that users prone to seizures caused by such effects are not put at risk)

ENGLISH LANGUAGE EDITING

For editors and reviewers to accurately assess the work presented in your manuscript you need to ensure the English language is of sufficient quality to be understood. If you need help with writing in English you should consider:

- Asking a colleague who is a native English speaker to review your manuscript for clarity.
- Visiting the English language tutorial which covers the common mistakes when writing in English.
- Using a professional language editing service where editors will improve the English to ensure that your meaning is clear and identify problems that require your review. Two such services are provided by our affiliates Nature Research Editing Service and American Journal Experts.
- English language tutorial
- Nature Research Editing Service
- American Journal Experts

Please note that the use of a language editing service is not a requirement for publication in this journal and does not imply or guarantee that the article will be selected for peer review or accepted.

If your manuscript is accepted it will be checked by our copyeditors for spelling and formal style before publication.

ETHICAL RESPONSIBILITIES OF AUTHORS

This journal is committed to upholding the integrity of the scientific record. As a member of the Committee on Publication Ethics (COPE) the journal will follow the COPE guidelines on how to deal with potential acts of misconduct.

Authors should refrain from misrepresenting research results which could damage the trust in the journal, the professionalism of scientific authorship, and ultimately the entire scientific endeavour. Maintaining integrity of the research and its presentation can be achieved by following the rules of good scientific practice, which include:

- The manuscript has not been submitted to more than one journal for simultaneous consideration.
- The manuscript has not been published previously (partly or in full), unless the new work concerns an expansion of previous work (please provide transparency on the re-use of material to avoid the hint of text-recycling (“self-plagiarism”).
- A single study is not split up into several parts to increase the quantity of submissions and submitted to various journals or to one journal over time (e.g. “salami-publishing”).
- No data have been fabricated or manipulated (including images) to support your conclusions
- No data, text, or theories by others are presented as if they were the author’s own (“plagiarism”). Proper acknowledgements to other works must be given (this includes material that is closely copied (near verbatim), summarized and/or paraphrased), quotation marks are used for verbatim copying of material, and permissions are secured for material that is copyrighted.

Important note: the journal may use software to screen for plagiarism.

- Consent to submit has been received explicitly from all co-authors, as well as from the responsible authorities - tacitly or explicitly - at the institute/organization where the work has been carried out, **before** the work is submitted.
- Authors whose names appear on the submission have contributed sufficiently to the scientific work and therefore share collective responsibility and accountability for the results.
- Authors are strongly advised to ensure the correct author group, corresponding author, and order of authors at submission. Changes of authorship or in the order of authors are **not** accepted **after** acceptance of a manuscript.
- Adding and/or deleting authors **at revision stage** may be justifiably warranted. A letter must accompany the revised manuscript to explain the role of the added and/or deleted author(s). Further documentation may be required to support your request.
- Requests for addition or removal of authors as a result of authorship disputes after acceptance are honored after formal notification by the institute or independent body and/or when there is agreement between all authors.
- Upon request authors should be prepared to send relevant documentation or data in order to verify the validity of the results. This could be in the form of raw data, samples, records, etc. Sensitive information in the form of confidential proprietary data is excluded.

If there is a suspicion of misconduct, the journal will carry out an investigation following the COPE guidelines. If, after investigation, the allegation seems to raise valid concerns, the accused author will be contacted and given an opportunity to address the issue. If misconduct has been established beyond reasonable doubt, this may result in the Editor-in-Chief’s implementation of the following measures, including, but not limited to:

- If the article is still under consideration, it may be rejected and returned to the author.
- If the article has already been published online, depending on the nature and severity of the infraction, either an erratum will be placed with the article or in severe cases complete retraction of the article will occur. The reason must be given in the published erratum or retraction note. Please note that retraction means that the paper is **maintained on the platform**, watermarked “retracted” and explanation for the retraction is provided in a note linked to the watermarked article.
- The author’s institution may be informed.
-

COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS

To ensure objectivity and transparency in research and to ensure that accepted principles of ethical and professional conduct have been followed, authors should include information regarding sources of funding, potential conflicts of interest (financial or non-financial), informed consent if the research involved human participants, and a statement on welfare of animals if the research involved animals. Authors should include the following statements (if applicable) in a separate section entitled “Compliance with Ethical Standards” when submitting a paper:

- Disclosure of potential conflicts of interest
- Research involving Human Participants and/or Animals
- Informed consent

Please note that standards could vary slightly per journal dependent on their peer review policies (i.e. single or double blind peer review) as well as per journal subject discipline. Before submitting your article check the instructions following this section carefully. The corresponding author should be prepared to collect documentation of compliance with ethical standards and send if requested during peer review or after publication.

The Editors reserve the right to reject manuscripts that do not comply with the above-mentioned guidelines. The author will be held responsible for false statements or failure to fulfill the above-mentioned guidelines.

DISCLOSURE OF POTENTIAL CONFLICTS OF INTEREST

Authors must disclose all relationships or interests that could have direct or potential influence or impart bias on the work. Although an author may not feel there is any conflict, disclosure of relationships and interests provides a more complete and transparent process, leading to an accurate and objective assessment of the work. Awareness of a real or perceived conflicts of interest is a perspective to

which the readers are entitled. This is not meant to imply that a financial relationship with an organization that sponsored the research or compensation received for consultancy work is inappropriate. Examples of potential conflicts of interests **that are directly or indirectly related to the research** may include but are not limited to the following:

- Research grants from funding agencies (please give the research funder and the grant number)
- Honoraria for speaking at symposia
- Financial support for attending symposia
- Financial support for educational programs
- Employment or consultation
- Support from a project sponsor
- Position on advisory board or board of directors or other type of management relationships
- Multiple affiliations
- Financial relationships, for example equity ownership or investment interest
- Intellectual property rights (e.g. patents, copyrights and royalties from such rights)
- Holdings of spouse and/or children that may have financial interest in the work

In addition, interests that go beyond financial interests and compensation (non-financial interests) that may be important to readers should be disclosed. These may include but are not limited to personal relationships or competing interests directly or indirectly tied to this research, or professional interests or personal beliefs that may influence your research.

The corresponding author collects the conflict of interest disclosure forms from all authors. In author collaborations where formal agreements for representation allow it, it is sufficient for the corresponding author to sign the disclosure form on behalf of all authors. Examples of forms can be found

- here:

The corresponding author will include a summary statement in the text of the manuscript in a separate section before the reference list, that reflects what is recorded in the potential conflict of interest disclosure form(s).

See below examples of disclosures:

Funding: This study was funded by X (grant number X).

Conflict of Interest: Author A has received research grants from Company A. Author B has received a speaker honorarium from Company X and owns stock in Company Y. Author C is a member of committee Z.

If no conflict exists, the authors should state:

Conflict of Interest: The authors declare that they have no conflict of interest.

RESEARCH DATA POLICY

A submission to the journal implies that materials described in the manuscript, including all relevant raw data, will be freely available to any researcher wishing to use them for non-commercial purposes, without breaching participant confidentiality.

The journal strongly encourages that all datasets on which the conclusions of the paper rely should be available to readers. We encourage authors to ensure that their datasets are either deposited in publicly available repositories (where available and appropriate) or presented in the main manuscript or additional supporting files whenever possible. Please see Springer Nature's information on recommended repositories.

- List of Repositories
- Research Data Policy

General repositories - for all types of research data - such as figshare and Dryad may be used where appropriate.

Datasets that are assigned digital object identifiers (DOIs) by a data repository may be cited in the reference list. Data citations should include the minimum information recommended by DataCite: authors, title, publisher (repository name), identifier.

- DataCite

Where a widely established research community expectation for data archiving in public repositories exists, submission to a community-endorsed, public repository is mandatory. Persistent identifiers (such as DOIs and accession numbers) for relevant datasets must be provided in the paper

For the following types of data set, submission to a community-endorsed, public repository is mandatory:

| Mandatory deposition | Suitable repositories |
|-----------------------------|--|
| Protein sequences | Uniprot |
| DNA and RNA sequences | Genbank DNA DataBank of Japan (DDBJ) EMBL Nucleotide Sequence Database (ENA) |
| DNA and RNA sequencing data | NCBI Trace Archive NCBI Sequence Read Archive (SRA) |
| Genetic polymorphisms | dbSNP dbVar European Variation Archive (EVA) |

| | |
|---|---|
| Linked genotype and phenotype data | dbGAP The European Genome-phenome Archive (EGA) |
| Macromolecular structure | Worldwide Protein Data Bank (wwPDB) Biological Magnetic Resonance Data Bank (BMRB) Electron Microscopy Data Bank (EMDB) |
| Microarray data (must be MIAME compliant) | Gene Expression Omnibus (GEO) ArrayExpress |
| Crystallographic data for small molecules | Cambridge Structural Database |

Data availability

The journal encourages authors to provide a statement of Data availability in their article. Data availability statements should include information on where data supporting the results reported in the article can be found, including, where applicable, hyperlinks to publicly archived datasets analysed or generated during the study. Data availability statements can also indicate whether data are available on request from the authors and where no data are available, if appropriate.

Data Availability statements can take one of the following forms (or a combination of more than one if required for multiple datasets):

- 1. The datasets generated during and/or analysed during the current study are available in the [NAME] repository, [PERSISTENT WEB LINK TO DATASETS]
- 2. The datasets generated during and/or analysed during the current study are not publicly available due [REASON WHY DATA ARE NOT PUBLIC] but are available from the corresponding author on reasonable request.
- 3. The datasets during and/or analysed during the current study available from the corresponding author on reasonable request.
- 4. Data sharing not applicable to this article as no datasets were generated or analysed during the current study.
- 5. All data generated or analysed during this study are included in this published article [and its supplementary information files].

More examples of template data availability statements, which include examples of openly available and restricted access datasets, are available:

- Data availability statements

This service provides advice on research data policy compliance and on finding research data repositories. It is independent of journal, book and conference proceedings editorial offices and does not advise on specific manuscripts.

AFTER ACCEPTANCE

Upon acceptance of your article you will receive a link to the special Author Query Application at Springer's web page where you can sign the Copyright Transfer Statement online and indicate whether you wish to order OpenChoice, offprints, or printing of figures in color.

Once the Author Query Application has been completed, your article will be processed and you will receive the proofs.

Copyright transfer

Authors will be asked to transfer copyright of the article to the Publisher (or grant the Publisher exclusive publication and dissemination rights). This will ensure the widest possible protection and dissemination of information under copyright laws.

- Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License

Offprints

Offprints can be ordered by the corresponding author.

Color illustrations

Online publication of color illustrations is free of charge. For color in the print version, authors will be expected to make a contribution towards the extra costs.

Proof reading

The purpose of the proof is to check for typesetting or conversion errors and the completeness and accuracy of the text, tables and figures. Substantial changes in content, e.g., new results, corrected values, title and authorship, are not allowed without the approval of the Editor.

After online publication, further changes can only be made in the form of an Erratum, which will be hyperlinked to the article.

Online First

The article will be published online after receipt of the corrected proofs. This is the official first publication citable with the DOI. After release of the printed version, the paper can also be cited by issue and page numbers.