



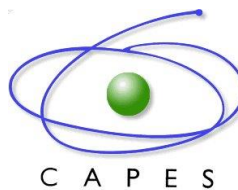
UNIVERSIDADE
ESTADUAL de LONDRINA

ENIO MASSAO MATSUURA

**A MICROBIOTA DO SOLO PADRONIZA A PRODUÇÃO DE
SEMENTES DE ESPÉCIES HERBÁCEAS TROPICAIS**



UNIVERSIDADE
ESTADUAL DE LONDRINA



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

Enio Massao Matsuura

**A MICROBIOTA DO SOLO PADRONIZA A PRODUÇÃO DE
SEMENTES DE ESPÉCIES HERBÁCEAS TROPICAIS**

Orientador: Prof. Dr. Waldemar Zangaro Filho

Londrina - PR

2016

ENIO MASSAO MATSUURA

**A MICROBIOTA DO SOLO PADRONIZA A PRODUÇÃO DE
SEMENTES DE ESPÉCIES HERBÁCEAS TROPICAIS**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina como um dos requisitos à obtenção do título de Mestre.

Orientador: Prof. Dr. Waldemar Zangaro Filho.

Londrina
2016

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)

M434m Matsuura, Enio Massao.

A microbiota do solo padroniza a produção de sementes de espécies herbáceas tropicais / Enio Massao Matsuura. - Londrina, 2016.
83 f.: il.

Orientador: Waldemar Zangaro Filho.

Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, 2016.

Inclui bibliografia.

1. Fungos micorrízicos - Teses. 2. Fungos do solo - Teses. 3. Plantas e solo - Teses. 4. Ecologia das florestas tropicais - Teses. I. Filho Zangaro, Waldemar. II. Universidade Estadual de Londrina. Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas. III. Título.

CDU 581.557.24

ENIO MASSAO MATSUURA

**A MICROBIOTA DO SOLO PADRONIZA A PRODUÇÃO DE
SEMENTES DE ESPÉCIES HERBÁCEAS TROPICAIS**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina como um dos requisitos à obtenção do título de Mestre.

BANCA EXAMINADORA

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

Profa. Dra. Renata Stolf Moreira
Universidade Estadual de Londrina - UEL

Prof. Dr. Galdino Andrade Filho
Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária -
Embrapa-Soja

Londrina, 26 de fevereiro de 2016.

Aos meus pais, Jioiti e Nilce, às minhas irmãs, Eliana e Elisa,

e à Daniela

Dedico

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais Jioiti Matsuura e Nilce Hatsumi Hayashi Matsuura, e às minhas irmãs, Eliana Mayumi Matsuura e Elisa Miyuki Matsuura que sempre me apoiaram e me motivaram a dar o meu melhor;

Ao professor Waldemar Zangaro Filho, pela oportunidade de desenvolver este estudo e também pelo grande aprendizado o qual me proporcionou sob sua orientação constante, e também pela amizade construída durante todo o tempo em que trabalhamos juntos;

Aos colegas de laboratório Artur Berbel Lírio Rondina, Luis Eduardo Azevedo Marques Lescano e Bianca Machado Silva, pela ajuda no desenvolvimento deste estudo e pela amizade;

A Daniela Mayumi Nakahara, pelo amor, inspiração e incentivo para eu sempre me esforçar um pouco mais;

A Anderson Miyahira, Filipe Feitosa de Carvalho e Marcos Kazuo Yanagida, que mesmo estando distante, sempre estiveram presentes como valiosos amigos;

A Marcelo Hideki Shigaki Yabu, Diego Garcia, Alexandro Costa, Gean Leme, Mário Orsi, Anderson Kikuchi Calzavara e Sílvia Ponzoni, pela amizade construída durante esses anos;

Aos professores Halley Caixeta de Oliveira e Admilton Gonçalves de Oliveira Júnior pela disposição em corrigir esta dissertação e pelas valiosas correções;

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 nas plantas e nos solos;

Ao Valdecir Aparecido de Castilho, pela ajuda na coleta dos solos, e ao Edson Mendes Francisco, pelo auxílio nas coletas das sementes;

A todos os professores da Universidade Estadual de Londrina que contribuíram para minha formação;

À CAPES, pela bolsa de estudos concedida;

À Universidade Estadual de Londrina, pela minha formação profissional,

Do fundo do meu coração, meus mais sinceros agradecimentos!

MATSUURA, Enio Massao. **A microbiota do solo padroniza a produção de sementes de espécies herbáceas tropicais**. 2016. 83 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2016.

RESUMO

Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) e as bactérias são dois grupos de microrganismos da comunidade microbiana do solo, que realizam interações entre si e que atuam no desenvolvimento e na proteção das plantas. Poucos estudos têm sido propostos para verificar a influência destes dois grupos de organismos na reprodução das plantas herbáceas nativas tropicais das fases iniciais da sucessão. Assim, um experimento foi conduzido para avaliar os efeitos da microbiota do solo no crescimento, na produção e nas características das sementes de seis espécies herbáceas. As plantas cresceram em: (1) solo esterilizado, (2) solo esterilizado com adição de filtrado de microrganismos oriundos de solo natural original e ausência de FMA (sem interação FMA-microrganismos), (3) solo esterilizado com inoculação de 40 mL de solo natural original (com interação FMA-microrganismos) e (4) solo natural original (com interação FMA-microrganismos). As plantas crescidas nos solos com interação FMA-microrganismos apresentaram menor produção de biomassa do que nos tratamentos sem interação. Geralmente, as sementes produzidas por todas as espécies de plantas e em todos os tratamentos, não apresentaram modificações na produção da massa total de sementes, número de sementes, massa da unidade de semente e na concentração de nutrientes. Porém, a taxa de germinação das sementes foi maior quando oriundas de plantas que cresceram em solo com a interação FMA-microrganismos. Os valores de biomassa e as características das sementes apresentaram elevada amplitude de variação nos desvios padrões para todas as espécies crescidas na ausência da interação. Em todas as espécies, a presença da interação proporcionou maior equilíbrio e maior homogeneidade na produção da biomassa e na qualidade das sementes. Os resultados sugerem que a interação FMA-microrganismos é um fator biótico que melhora a homogeneidade da produção de sementes entre os indivíduos, a distribuição dos nutrientes nas sementes e produção de sementes com maior potencial de germinação, que produzirão maior número de plântulas, com maior variabilidade genética e capacidade competitiva.

Palavras chave: Glomeromycota. Interação FMA-microrganismos. Morfologia de raiz. Qualidade da semente. Solo esterilizado.

MATSUURA, Enio Massao. **The microbiota of the soil standardizes the production of seeds of tropical herbaceous species.** 2016. 83 p. Dissertation (Master's Degree in Biological Sciences) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2016.

ABSTRACT

The arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and bacteria are two groups of microorganisms in the soil microbial community, which performs interactions with each other and work in the development and protection of plants. Few studies have been proposed to investigate the influence of these two groups of organisms in the reproduction of native tropical herbaceous plants of the early stages of succession. Thus, an experiment was conducted to evaluate the effects of the soil microbiota on the growth, production and characteristics of the seeds of six herbaceous species. The plants were grown in (1) sterilized soil, (2) sterilized soil with addition of microorganisms filtrate from the natural original soil and absence of AMF (without FMA-microorganisms interaction), (3) sterilized soil inoculated with 40 mL of natural original soil (with AMF-microorganisms interaction), (4) natural original soil (with AMF-microorganisms interaction). Plants grown in soils with AMF-microorganisms interaction had lower biomass production than in the treatments without interaction. Generally, all the seeds produced by all plants species in all treatments, showed no change in total seed weight production, number of seeds, seed weight and nutrient concentration. However, the rate of seed germination was higher in the plant species grown in soil with the AMF-microorganisms interaction. The values of biomass and the characteristics of the seeds showed high amplitude of variation in standard deviation for all species grown in the absence of the interaction. In all species, the presence of the interaction provided more balance and homogeneity in biomass production and in the quality of the seeds. These results suggests that the interaction AMF-microorganisms is an important biotic component, because it improves the homogeneity of seed production among individuals, improves the nutrient distribution among the seeds, provides the production of seed with higher germination, that will produce more seedlings with greater genetic variability and competitiveness.

Keywords: Glomeromycota. AMF-microorganisms interaction. Root morphology Seed quality. Sterilized soil.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	7
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	8
2.1. Sistema de Raízes e a Rizosfera	8
2.2. Bactérias Promotoras do Crescimento das Plantas (BPCP)	10
2.3. Fungos micorrízicos arbusculares (FMA)	12
2.4. Interações Microbianas na Interface Solo-Raiz.....	13
2.5. Influência dos FMA e Suas Interações na Reprodução das Plantas	15
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	18

A microbiota do solo padroniza a produção de sementes de espécies herbáceas

tropicais	37
RESUMO	38
ABSTRACT	39
1. INTRODUÇÃO	40
2. MATERIAIS E MÉTODOS.....	42
2.1. Espécies de plantas utilizadas	42
2.2. Solo de cultivo.....	43
2.3. Montagem do experimento, plantio e período de cultivo.....	43
2.4. Coleta das sementes	44
2.5. Coleta de dados da parte aérea e raiz	45
2.6. Análises dos dados	46
3. RESULTADOS	47
4. DISCUSSÃO	51
4.1. Interação FMA-microrganismos no crescimento e nas características das raízes das plantas.....	51
4.2. Interação FMA-microrganismos na produção e qualidade das sementes.....	54
4.3. Interação FMA-microrganismos na diversidade das plantas.....	56
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	58
Lista de Tabelas	67

Lista de Figuras.....71

Anexos.....82

1. INTRODUÇÃO

As espécies de plantas das diferentes fases da sucessão apresentam diferentes taxas de crescimento, sendo que as espécies que pertencem às fases iniciais da sucessão geralmente apresentam elevadas taxas de crescimento. Estas espécies de plantas apresentam o sistema de raízes absorventes com elevado comprimento total, alto comprimento específico, apresentam pequeno diâmetro e alta incidência de longos pêlos absorventes (Zangaro *et al.* 2003). Estas características tornam o sistema de raízes das espécies das fases iniciais da sucessão mais eficientes na absorção de água e nutrientes do solo (Guarigata & Ostertag 2001) quando comparados com espécies de estádios mais tardios da sucessão (Eissenstat *et al.* 2000; Zangaro *et al.* 2005, 2007).

O sistema de raízes absorventes também participa de importantes interações, na rizosfera (interface raiz-solo), com os diversos microrganismos presentes no solo (Barea & Ázcon-Aguilar 2015; Bever *et al.* 1997; Callaway *et al.* 2011; Kulmatiski *et al.* 2008; Rai 2005; Reinhart *et al.* 2003). As interações mais importantes ocorrem com as bactérias promotoras de crescimento das plantas (BPCP), fungos decompositores e fungos micorrízicos arbusculares (FMA). As interações das plantas com BPCP são bem conhecidas porque influenciam positivamente no crescimento das espécies de plantas, pois essas bactérias realizam fixação de nitrogênio, solubilização de fósforo, entre outras, que influenciam a absorção de nutrientes e desenvolvimento das plantas (Barea & Ázcon-Aguilar 2015; Rai, 2005). A simbiose das raízes com FMA proporciona aumento da área de absorção do sistema de raízes e assim aumentam também o aporte de água e nutrientes para a planta, dentre os quais, o fósforo apresenta maior alteração (Zangaro *et al.* 2005, 2007, 2014).

Muitos estudos têm seu enfoque direcionado para as influências das associações mutualísticas na rizosfera sobre as estruturas vegetativas das plantas (Abbott & Robson 1982; Abbott & Robson 1984; Bolan 1991; Cooper 1984; Gerdemann 1968; Gianinazzi-Pearson & Gianinazzi 1983; Hayman 1983; Koide 1991; Read 1991; Read & Perez-Moreno 2003; Smith & Gianinazzi-Pearson 1988). Por outro lado, poucos estudos abordam a importância das interações dos organismos da

rizosfera para a produção e qualidade das sementes (Koide & Lu 1992; Koide *et al.* 1988; Koide 1991; Lu & Koide 1991, 1994; Shumway & Koide 1994). Para as plantas das fases iniciais da sucessão, uma baixa produção de sementes e/ou sementes de menor qualidade, podem gerar um efeito gargalo (redução do pool genético) em suas populações, diminuindo assim a variabilidade genética das populações futuras (Hartl & Clark 2010). As plantas do início da sucessão são conhecidas por formar banco de sementes no solo, sendo que a relação entre a qualidade das sementes produzidas e o sucesso reprodutivo está intimamente ligada, pois são das sementes do banco que os descendentes serão gerados. Assim, o principal objetivo deste estudo foi avaliar a influência da microbiota do solo na produção das sementes das espécies herbáceas tropicais.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1. Sistema de Raízes e a Rizosfera

As raízes das plantas são responsáveis pela absorção de água e nutrientes do solo e também liberam compostos orgânicos que são utilizados pelos microrganismos (Curl & Truelove 1986). As raízes finas (absorventes) são um dos principais componentes das comunidades de plantas e a troca periódica configura como um importante componente da produção primária (Jaramillo *et al.* 2003; Norby & Jackson 2000; Vogt *et al.* 1996). A área de absorção das raízes pode ser maximizada, tendo em vista a plasticidade das plantas em aumentar o comprimento das raízes e a produção de pêlos absorventes, o que aumenta o volume de solo explorado (Gilroy & Jones 2000; Lynch & Ho 2005).

A eficácia do sistema de raízes para a absorção de água e nutrientes está diretamente relacionada com a eficiência com que o carbono é investido para a produção das raízes finas (Comas *et al.* 2002). As espécies de plantas dos diferentes estádios da sucessão apresentam raízes com características morfológicas distintas. As espécies de rápido crescimento, que ocorrem nas fases iniciais da sucessão, investem o carbono com mais eficiência para a produção do sistema de raízes

absorventes quando comparado com as espécies de lento crescimento das fases tardias da sucessão (Eissenstat *et al.* 2000; Zangaro *et al.* 2005, 2007). As plantas de rápido crescimento geralmente apresentam o sistema de raízes com alto comprimento específico, pequeno diâmetro, com abundantes e longos pêlos absorventes, o que proporciona maior eficiência para o sistema de raízes na absorção de água e nutrientes (Comas *et al.* 2002).

O desenvolvimento do sistema de raízes e sua distribuição no solo são afetados pelas propriedades físico-químicas do solo, interação com os microrganismos, competição com outras raízes, o bioma e a sazonalidade (Brown & Lugo 1994; Dress & Boerner 2001; Hendrick & Pregitzer 1996; McMichael & Burke 1998; Robinson *et al.* 2003). A região do solo que é influenciada pela atividade das raízes é conhecida como rizosfera (Curl & Truelove 1986). Nessa região existe uma alta interação da planta com bactérias, fungos decompositores, fungos simbioses, *Pseudomonas*, entre outros microrganismos (Rai 2005). Essa interface solo-raiz se configura numa interação dinâmica, em que o fluxo de carbono é de extrema importância para que esta se apresente funcional (Toal *et al.* 2000).

As raízes finas liberam compostos orgânicos como exsudatos (refugos não metabólicos), secreções (refugos metabólicos), mucilagens, lisatos e diversos tipos de carboidratos na rizosfera, os quais são utilizados por diversos microrganismos, aumentando a atividade microbiana na rizosfera (Rai 2005). Assim, a região da rizosfera é um ambiente químico, físico e biológico claramente distinto do solo *bulk* (não-rizosférico), sendo que no *bulk* a diversidade e atividade microbiana são sempre mais baixas (Kennedy & Smith 1995).

O funcionamento da rizosfera é conhecido por influenciar marcadamente o desempenho das plantas e a qualidade do solo, pois os microrganismos rizosféricos podem ajudar a planta hospedeira a se adaptar às condições estressantes relativas ao déficit de água ou de nutrientes, e a presença de patógenos provenientes do solo (Bethenfalvy & Schüepp 1994; Bowen & Rovira 1999; Lynch 1990). Dessa convivência de influência mútua, as raízes das plantas e os microrganismos podem

exercer entre si efeitos neutros, benéficos ou antagônicos (Kulmatiski *et al.* 2008). Os microrganismos da rizosfera podem de forma benéfica aumentar a capacidade de uma planta em colonizar novas áreas ou mesmo em competir com outras plantas (Bever *et al.* 1997), também podem ajudar a aumentar a população de uma espécie de planta devido a maior abundância de grupos de microrganismos benéficos e que desfavorecem o estabelecimento de microrganismos de efeito antagônico (Callaway *et al.* 2011; Reinhart *et al.* 2003).

2.2. Bactérias Promotoras do Crescimento das Plantas (BPCP)

Os microrganismos considerados benéficos são conhecidos por desenvolver papel fundamental nos sistemas solo-planta (Barea 1997), onde muitos apresentam habilidade para a colonização das raízes e de melhorar o desenvolvimento das plantas, sendo denominados de Bactérias Promotoras do Crescimento das Plantas (BPCP) (Kloepper 1994, 1996). Estes microrganismos possuem a capacidade de desempenhar diversas funções no solo que beneficiam as plantas, tais como processos de nitrificação, solubilização de fósforo, ou acelerando os processos de mineralização da matéria orgânica, que proporciona aumento da disponibilidade de nutrientes no solo para absorção pelas raízes (Baniaghil *et al.* 2013; Kannahi & Kowsalya 2013; Verma *et al.* 2010, 2013). Muitos microrganismos do solo também produzem e liberam fitohormônios (auxina) que são utilizados pelas plantas (Bulgarelli *et al.* 2013). Portanto, as BPCP executam diversos processos importantes no ecossistema, tais como os que envolvem o controle biológico de patógenos de plantas, ciclagem de nutrientes, e/ou estabelecimento de plântulas e na qualidade do solo (Barea 2000; Bashan & Holguin 1998; Broek & Vanderleyden 1995; Glick 1995; Haas *et al.* 1991; Jeffries & Barea 2001; Kloepper *et al.* 1991; Lemanceau & Alabouvette 1993; Lugtenberg *et al.* 1991; O’Gara *et al.* 1994; Weller & Thomashow 1994).

Os nutrientes que mais limitam o crescimento das plantas são o nitrogênio (N) e o fósforo (P) (Schachtman *et al.* 1998). Apesar de estarem presentes no solo em grandes quantidades, a grande

maioria não está prontamente disponível para a absorção e utilização pelas plantas. A maior parte do N está ligada na matéria orgânica do solo e mesmo após a fertilização, plantas têm que competir com os microrganismos do solo pelo N solubilizado que se encontra disponível (Rai 2005). O processo de disponibilização do N no solo para utilização pelas plantas envolve diversos grupos de microrganismos, podendo eles ser de vida livre (*Azotobacter*, *Beijerinckia* e *Clostridium*) (Benson & Silvester, 1993), os que vivem associados à região rizosférica (*Acetobacter*, *Herbaspirillum*, *Alcaligenes*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Enterobacter*, *Klesbiella*, *Pseudomonas* e *Rhizobium*) (Boddey *et al.* 2000; James *et al.* 1997; James 2000; Malik *et al.* 1997; Triplett 1996) ou ainda os que vivem em simbiose nas raízes das plantas (*Rhizobium*, *Sinorhizobium*, *Azorhizobium*, *Mesorhizobium*, *Allorhizobium* e *Frankia*) (Graham & Vance 2000; Rai 2005; Vance 1998). Dentre estes grupos, os mais estudados são os grupos de bactérias de vida livre e as que realizam simbiose e produzem nodulação nas raízes (Olivares *et al.* 2013). Os microrganismos de vida livre são capazes de fixar N₂ para utilização própria e com uma baixa taxa de transferência direta para as plantas.

Problemas envolvendo P são diferentes. Em solos ácidos, mesmo quando é adicionada uma quantidade substancial de fertilizante fosfatado, o P precipita junto de ferro ou alumínio, enquanto em solos alcalinos, o P precipita na forma de fosfato de cálcio (Hinsinger 2001) imobilizando o P no solo e dificultando a absorção pelas plantas. Entretanto, a capacidade de alguns microrganismos de tornar o P disponível a partir de fontes de baixa disponibilidade do nutriente, pode ajudar na nutrição de P para as plantas (Barea & Richardson 2015). Portanto, o P que não está no solo em formas disponíveis para utilização pelas plantas, pode ser solubilizado pelas bactérias conhecidas como solubilizadoras de fósforo. Essas bactérias pertencem aos gêneros *Bacillus*, *Enterobacter*, *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Pantthoea*, *Erwinia* e *Pseudomonas* e fungos também, como *Aspergillus*, *Trichoderma* e *Penicillium* (Barea & Ázcon-Aguilar 2015; Rai 2005; Marschner 2008; Martínez-Viveros *et al.* 2010; Richardson 2001).

2.3. Fungos micorrízicos arbusculares (FMA)

Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) são membros de alta importância das populações mutualísticas microsimbiontes, conhecidos por executar diversas funções críticas no ecossistema, tais como no auxílio para o estabelecimento de plantas, melhora na absorção de nutrientes, proteção das plantas contra patógenos, estresses de cultivo ou ambientais e melhora na estrutura do solo (Smith & Read 2008). Dentre os fungos micorrízicos, os arbusculares são considerados de maior importância uma vez que estão presentes na maioria dos ecossistemas tropicais naturais (Read, *et al.* 2000) e agrossistemas (Carrenho *et al.* 2010; Siqueira *et al.* 2002). Os FMA possuem um filo próprio, o Glomeromycota (Schübler *et al.* 2001) que possui 13 famílias, 19 gêneros e cerca de 215 espécies (de Souza *et al.* 2010). O baixo número de espécies de FMA, quando comparado ao elevado número de plantas com as quais se associam, sugere uma baixa especificidade dos fungos pelas plantas hospedeiras, ou seja, uma mesma espécie de fungo pode colonizar diversas espécies de plantas (Klironomos 2003; Moreira & Siqueira 2006; Smith & Read 2008; Smith *et al.* 2011). Os FMA são organismos mutualistas que, em troca dos compostos carbônicos da planta, proporcionam aumento na absorção de água e nutrientes para o hospedeiro, funcionando como uma extensão do sistema de raízes que aumenta a eficiência com a qual o volume de solo é explorado (Zangaro & Rondina 2016).

A formação da simbiose micorrízica é conhecida por modificar diversos aspectos da fisiologia das plantas incluindo o balanço de nutrientes nos tecidos das plantas, balanço hormonal e os padrões de alocação de carbono (Azcón-Aguilar & Bago 1994; Harley & Smith 1983; Smith *et al.* 1994). Muitos estudos têm demonstrado que plantas colonizadas por FMA absorvem mais eficientemente nitrogênio (N), cálcio (Ca), magnésio (Mg), potássio (K), zinco (Zn), cobre (Cu), manganês (Mn) e, especialmente o fósforo (P) (Zangaro *et al.* 2000, 2003, 2005, 2007; Siqueira *et al.* 1998; Siqueira & Saggin-Junior, 2001). Além do benefício para as plantas no incremento nutricional e na produção de tecidos vegetativos, os FMA também auxiliam na redução de infestação por fitopatógenos (Azcón-Aguilar & Barea 1996; Newsham *et al.* 1995).

Durante o crescimento das raízes, devido a sua inerente capacidade de absorção, estas acabam formando uma zona de depleção de nutrientes ao seu redor (à medida que absorvem os nutrientes estes acabam por se tornar mais escassos), e o tamanho da zona de depleção é definido pelo comprimento dos pêlos absorventes (Smith & Read 2008). Como as hifas dos FMA emanam das raízes, elas adquirem a capacidade de explorar o solo para além da zona de depleção de nutrientes (Marschner 1998; Smith *et al.* 2011) e como consequência, escapam da zona de depleção e aumentam a absorção iônica para as plantas. Além disso, a colonização por fungos micorrízicos pode alterar a morfologia das raízes absorventes. As plantas crescidas na ausência de FMA podem apresentar raiz com maior comprimento específico, menor diâmetro, maior quantidade e comprimento de pêlos absorventes do que quando colonizadas pelos FMA (Zangaro *et al.* 2007).

2.4. Interações Microbianas na Interface Solo-Raiz

Os microrganismos que vivem na zona de influência da raiz (rizosfera) são influenciados pela atividade das raízes finas e os exsudatos das raízes são a fonte da maior parte dos compostos de carbono (açúcares, aminoácidos, carboidratos, ácidos orgânicos, vitaminas, enzimas, ácidos graxos, etc.) que são liberados para o solo, estes estimulam o desenvolvimento de complexa comunidade de microrganismos na rizosfera. A simbiose micorrízica tem um efeito significativo na composição da comunidade de bactérias da rizosfera, que interagem diretamente com o micélio externo que cresce no solo, sendo sua principal fonte de nutrientes os produtos excretados pelo micélio do fungo (Reis *et al.* 2010). Esse efeito dos FMA sobre os microrganismos é comumente chamado de efeito da micorrizosfera (Linderman 1988), onde a comunidade microbiana das raízes colonizadas por FMA difere grandemente da comunidade de raízes não colonizadas e do solo ao seu redor (Garbaye & Bowen 1989; Garbaye 1991; Katznelson *et al.* 1962) e relações específicas ocorrem entre os FMA e a microflora da micorrizosfera. Portanto, os FMA contribuem para aumentar quantitativa e qualitativamente as populações microbianas na rizosfera (Azcón-Aguilar & Barea, 1992; Amora-Lazcano *et al.* 1998; Barea 1997; Cordier *et al.* 1999; Linderman 1992).

As populações de microrganismos presentes na rizosfera são conhecidas tanto por interferir negativamente quanto por beneficiar o estabelecimento dos FMA (Germida & Walley 1996; Vosátka & Gryndler 1999). Bactérias deletérias presentes na rizosfera (Nehl *et al.* 1996) e relações micoparasíticas (Jeffries 1997), são caracterizadas por interferir negativamente sobre os FMA, através da predação das hifas ou esporos ou pela excreção de compostos inibitórios aos FMA. Por outro lado, vários microrganismos podem beneficiar tanto a formação quanto o funcionamento da simbiose (Barea 1997). Microrganismos da rizosfera (fungos e bactérias) podem produzir substâncias que estimulam o crescimento do micélio dos FMA, como também estimulam a germinação dos seus esporos (Reis *et al.* 2010). Microrganismos do solo podem produzir compostos secundários que aumentam a permeabilidade das células das raízes e são capazes de aumentar as taxas de exsudação das raízes. Isto por sua vez, estimula o crescimento do micélio dos FMA na rizosfera ou facilita a penetração do fungo na raiz. Além disso, o efeito que a micorrizosfera exerce nas *Pseudomonas* fluorescentes é grande, ocorrendo aumento na população de *Pseudomonas* na micorrizosfera quando comparado ao solo-*bulk* ou a plantas que não foram colonizadas por FMA (Founoune *et al.* 2002; Frey *et al.* 1997).

Um grande número de bactérias (incluindo actinomicetos) e fungos é encontrado associado às estruturas dos FMA (Budi *et al.* 1999; Filippi *et al.* 1998). Algumas bactérias como *Pseudomonas* e *Rhizobium* aderem nas hifas do fungo, o qual aparenta ser o veículo para a colonização da raiz por essas bactérias (Bianciotto *et al.* 2000). Os polissacarídeos extracelulares podem estar envolvidos na ligação do *Azospirillum* e *Rhizobium* nas estruturas dos FMA (Bianciotto *et al.* 2001). O estabelecimento de microrganismos inoculados na rizosfera pode ser afetado pela co-inoculação da micorriza (Andrade *et al.* 1998; Barea 1997; Christensen & Jakobsen 1993; Puppi *et al.* 1994; Ravnskov *et al.* 1999). Em particular, a inoculação micorrízica melhora o estabelecimento de rizobactérias fosfato-solubilizadoras inoculadas e naturais (Barea *et al.* 2002; Toro *et al.* 1997). A presença dos fungos micorrízicos nas raízes também é conhecida por alterar as relações de competição entre diferentes cepas de *Rhizobium*, favorecendo o desenvolvimento de uma cepa

(André *et al.* 2003). Diversas árvores e arbustos que apresentam bactérias fixadoras de N₂ em suas raízes também apresentam abundante colonização por FMA, porque a fixação biológica do N₂ demanda o consumo de grandes quantidades de P, o que é suprido pelo fungo simbiote (Bâ *et al.* 1996; Cornet & Diem 1982; Cornet *et al.* 1982; Duponnois *et al.* 2001).

As interações de FMA e organismos patogênicos que colonizam as raízes geralmente confere proteção à planta. Esta interação pode ser considerada uma forma de controle biológico de doenças de plantas, visto que os FMA proporcionam melhoria da nutrição mineral e maior desenvolvimento da planta hospedeira e como consequência permite maior resistência da planta a patógenos e diminuição da severidade de diversas doenças causadas por bactérias, fungos e nematoides. Os mecanismos envolvidos na interação FMA-patógenos incluem: competição por espaço na raiz, produção de aminoácidos e açúcares redutores que inibem os microrganismos patogênicos, aumento da espessura da parede das células do córtex, estímulo da comunidade de microrganismos antagônicos da rizosfera e aumento na absorção de nutrientes pelos FMA (Reis *et al.* 2010).

Portanto, as interações dos FMA com os diversos microrganismos do solo, desenvolvem atividades conjuntas que atuam no crescimento e na proteção das plantas (Duijff *et al.* 1997; Kloepper 1994; Sturz & Novak 2000; Van Loon *et al.* 1998). Os benefícios dessas interações para as plantas são atribuídos ao aumento da absorção de água e nutrientes, aumento da taxa fotossintética e maior tolerância aos estresses bióticos e ambientais (Reis *et al.* 2010).

2.5. *Influência dos FMA e Suas Interações na Reprodução das Plantas*

Muitos estudos têm sido desenvolvidos para verificar os efeitos da associação dos FMA no crescimento vegetativo das plantas (Abbott & Robson 1982; Abbott & Robson 1984; Bolan 1991; Cooper 1984; Gerdemann 1968; Gianinazzi-Pearson & Gianinazzi 1983; Hayman 1983; Koide 1991; Read 1991; Read & Perez-Moreno 2003; Smith & Gianinazzi-Pearson 1988). Entretanto, poucos estudos têm dado atenção aos efeitos da simbiose no desenvolvimento reprodutivo das

plantas, sendo que a maioria utiliza plantas de interesse econômico (Koide & Lu 1992; Koide *et al.* 1988; Koide 1991; Lu & Koide 1991; Lu & Koide 1994; Shumway & Koide 1994). Portanto, poucos estudos foram direcionados para examinar o efeito dos FMA e suas interações sobre a reprodução das espécies de plantas nativas (Poulton *et al.* 2001), como por exemplo a influência na fecundidade ou no vigor da prole das plantas hospedeiras, o que pode afetar as dinâmicas populacionais em longo prazo (Carey *et al.* 1992; Koide & Lu 1992; Lewis & Koide 1990; Lu & Koide 1991; Stanley *et al.* 1993) e a dinâmica da sucessão ecológica nos trópicos (Rondina *et al.* 2014). Os fungos micorrízicos e suas interações podem influenciar positivamente e beneficiar as plantas hospedeiras durante o seu período reprodutivo, porque a melhora do estado nutricional pode refletir na melhoria da fecundidade e da qualidade da semente produzida (Rondina *et al.* 2014).

O crescimento vigoroso das plantas pode não apenas depender das características genéticas, mas também da interação do fenótipo com o ambiente (Aarssen & Burton 1990; Roach & Wulff 1987; Schaal 1984). Como o sucesso reprodutivo das plantas pode ser correlacionado com o estado nutricional das plantas (Harper & White 1974; Roach & Wulff 1987; Solbrig 1981), não é surpresa que plantas com raízes colonizadas com FMA produzam mais sementes e frutos do que plantas sem FMA (Bethlenfalvay *et al.* 1994, 1997; Bryla & Koide 1990; Carey *et al.* 1992; Dodd *et al.* 1983; Jensen 1982; Koide *et al.* 1988; Lu & Koide 1994; Rondina *et al.* 2014; Schenck & Smith 1982; Stanley *et al.* 1993; Subramanian & Charest 1997; Vejsadova *et al.* 1993), alterando a sua competitividade devido ao suprimento de sementes, bem como um aumento nos nutrientes presentes nas sementes e no tamanho da prole (Koide *et al.* 1988; Koide & Lu 1992; Lewis & Koide 1990; Lu & Koide 1991; Srivastava & Mukerji 1995).

Alguns estudos demonstram que a simbiose pode influenciar positivamente o potencial reprodutivo das plantas em condições de baixa concentração de P, observado em *Abutilon theophrasti* (Koide *et al.* 1994; Stanley *et al.* 1993), em *Avena* (Koide *et al.* 1988), *Lycopersicon* e *Solanum* (Bryla & Koide 1990), *Hordeum vulgare* (Clarke & Mosse 1981; Jensen 1982; Powell

1981), *Glycine max* (Vejsadova *et al.* 1993), *Triticum aestivum* (Karagiannidis & Hadjisavva-Zinoviadi 1998), *Kummerowia striata* (Nakatsubo 1997) e *Capsicum annuum* (Dodd *et al.* 1983).

Vários fatores da reprodução podem ser influenciados pela presença dos fungos micorrízicos, como o tempo de aparecimento dos botões florais (Lu & Koide 1994), número de flores por planta, quantidade de pólen por flor, a proporção de flores produzindo frutos (Busse & Ellis 1985; Schenk & Smith 1982) e o número de sementes por fruto (Lu & Koide 1994). Bryla e Koide (1990) e Lu e Koide (1994) identificaram redução no tempo da primeira floração em *Lycopersicon esculentum* e *Abutilon theophrasti*, respectivamente. Rondina *et al.* (2014) verificaram que algumas espécies herbáceas tropicais crescidas em solo de baixa fertilidade somente produziram flores na presença dos FMA, enquanto que aquelas que cresceram em solo fértil, 11 espécies anteciparam a floração e 10 espécies produziram mais flores. Rondina *et al.* (2014) atribuíram a melhor floração aos FMA, que proporcionaram aumento da concentração de nutrientes na parte aérea, possibilitando que mais nutrientes fossem mobilizados para a produção de flores. A qualidade das sementes também pode ser influenciada pela colonização micorrízica, resultando em variações no vigor das plântulas e também na capacidade competitiva das mesmas. Shumway e Koide (1994) verificaram aumento na massa das sementes quando as plantas-mães foram colonizadas por FMA. A qualidade das sementes também pode ser fortemente afetada pelos FMA, resultando em variações no vigor das plântulas e também na capacidade competitiva das mesmas.

Muitos fatores regulam a estrutura e a diversidade de populações e de comunidades de planta naturais, sendo que a diversidade pode ser crucial para a manutenção da estabilidade dos ecossistemas (van der Heijden 1998). A reprodução é uma função importante para todas as espécies de plantas e a produção das estruturas reprodutivas pode ser influenciada negativamente pela deficiência nutricional, a herbívora e a patógenos (Koltai & Kapulnik 2010).

Populações naturais mudam em tamanho, às vezes em uma única geração. Assim, quando se tem uma redução no tamanho de uma população natural, essa passa por um efeito chamado de efeito

gargalo de garrafa, diminuindo assim a variabilidade genética nas populações futuras (Hartl & Clark 2010). Os fatores que determinam a diversidade nas populações de plantas são o resultado da diversidade genética da população de plantas, a variação da resposta dos indivíduos aos diferentes ambientes e das suas interações com organismos do solo (Sanders *et al.* 1999). Assim, devido ao fato de que os FMA podem influenciar as interações entre as plantas, ela pode levar a uma variação entre os indivíduos e suas contribuições para a próxima geração e, assim, pode regular a estrutura genética das populações e comunidades de plantas (Sanders *et al.* 1999).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AARSEN, L. W. & BURTON S. M. 1990. Maternal effects at four levels in *Senecio vulgaris* (Asteraceae) grown on a soil nutrient gradient. *American Journal of Botany* 77:1231–1240.
- ABBOTT, L. K. & ROBSON, A. D. 1982. The role of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in agriculture and the selection of fungi for inoculation. *Crop and Pasture Science* 33:389–408.
- ABBOTT, L. K. & ROBSON, A. D. 1984. The effect of VA mycorrhizae on plant growth. In: Powell, C. L. & Bagyaraj, D. J. (eds.) *VA mycorrhiza*. CRC Press, Boca Raton, FL.
- AMORA-LAZCANO, E., VÁZQUEZ, M. M. & AZCÓN, R. 1998. Response of nitrogen-transforming microorganisms to arbuscular mycorrhizal fungi. *Biology and Fertility of Soils* 27:65–70.
- ANDRADE, G., LINDERMAN, R. G. & BETHLENFALVAY, G. J. 1998. Bacterial associations with the mycorrhizosphere and hyphosphere of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Plant and Soil* 202:79–87.
- ANDRÉ, S., DUPPONOIS, R. & NEYRA, M. 2003. Arbuscular mycorrhizal symbiosis changes the colonization pattern of *Acacia tortilis* spp. *raddiana* rhizosphere by two strains of rhizobia. *Microbial Ecology* 45:137–144

- AZCÓN-AGUILAR, C. & BAREA, J. M. 1992. Interactions between mycorrhizal fungi and other rhizosphere microorganisms. In: Allen, M. J. (eds.) *Mycorrhizal Functioning. An Integrative Plant-fungal Process*. Routledge, Chapman & Hall Inc., New York. p. 163–198.
- AZCÓN-AGILAR, C. & BAGO, B. 1994 Physiological characteristics of the host plant promoting an undisturbed functioning of the mycorrhizal symbiosis. In: Gianinazzi, S. & Schüepp, H. (eds.) *Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems*. ALS, Birkhäuser Verlag, Basel, Switzerland. p. 47–60.
- AZCÓN-AGUILAR, C. & BAREA, J. M. 1996 Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-borne plant pathogens. An overview of the mechanisms involved. *Mycorrhiza* 6:457–464.
- AZCÓN-AGUILAR, C. & BAREA, J. M. 2015 Nutrient cycling in the mycorrhizosphere. *Journal of soil science and plant nutrition* 25 (2):372–396
- BÂ, A. M., DALPE, Y. & GUISSOU, T. 1996 Les glomales d'*Acacia holoserica* et d'*Acacia mangium*. *Bois et Forêts des Tropiques* 250:137–144.
- BANIAGHIL, N., ARZANESH, M. H., GHORBANLI, M. & SHAHBAZI, M. 2013. The effect of plant growth promoting rhizobacteria on growth parameters, antioxidant enzymes and microelements of canola under salt stress. *Journal of Applied Environmental and Biological Sciences* 3:17–27
- BAREA, J. M. 1997. Mycorrhiza/bacteria interactions on plant growth promotion. In: Ogoshi, A., Kobayashi, L., Homma, Y., Kodama, F., Kondon, N. & Akino, S. (eds) *Plant Growth-promoting Rhizobacteria, Present Status and Future Prospects*. OECD, Paris. p. 150–158.
- BAREA, J. M. 2000 Rhizosphere and mycorrhiza of field crops. In: Toutant, J. P., Balazs, E., Galante, E., Lynch, J. M., Schepers, J. S., Werner, D. & Werry, P. A. (eds) *Biological Resource Management: Connecting Science and Policy* (OECD). INRA, Editions and Springer. p. 110–125.

- BAREA, J. M., TORO, M., OROZCO, M. O., CAMPOS, E. & AZCÓN, R. 2002. The application of isotopic (^{32}P and ^{15}N) dilution techniques to evaluate the interactive effect of phosphate-solubilizing rhizobacteria, mycorrhizal fungi and *Rhizobium* to improve the agronomic efficiency of rock phosphate for legume crops. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 63:35–42.
- BAREA, J. M. & RICHARDSON, A. E. 2015. Phosphate mobilization by soil microorganisms. in: Lugtenberg, B. (eds). *Principles of Plant-Microbe Interactions*. Springer, p. 225–234.
- BASHAN, Y. & HOLGUIN, G. 1998. Proposal for the division of plant growth-promoting rhizobacteria into two classifications: biocontrol-PGPB (plant growth-promoting bacteria) and PGPB. *Soil Biology and Biochemistry* 30:1225–1228.
- BENSON, D. R. & SILVESTER, W. B. 1993. Biology of Frankia strains, actinomycete symbionts of actinorhizal plants. *Microbiological Reviews* 57:293–319.
- BETHLENFALVAY, G. J., MIHARA, K. L. & SCHREINER, R. P. 1994. Mycorrhizae alter protein and lipid contents and yield of pea seeds. *Crop Science* 34:998–1003.
- BETHLENFALVAY, G. J. & SCHÜEPP, H. 1994. Arbuscular mycorrhizas and agrosystem stability. In: Gianinazzi, S. & Schüepp, H. (eds.) *Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems*. Birkhäuser, Basel. p. 117–131.
- BETHLENFALVAY, G. J., SCHREINER, R. P. & MIHARA, K. L. 1997. Mycorrhizal fungi effects on nutrient composition and yield of soybean seeds. *Journal of Plant Nutrition* 20:581–591.
- BEVER, J. D., WESTOVER, K. M. & ANTONOVICS, J. 1997. Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology* 85:561–573.
- BIANCIOOTTO, V., ANDREOTTI, S., BALESTRINI, R., BONFANTE, P. & PEROTTO, S. 2001. Mucoid mutants of the biocontrol strain *Pseudomonas fluorescens* CHA0 show increased ability

in biofilm formation on mycorrhizal and nonmycorrhizal carrot roots. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 14:255–260.

BIANCIOOTTO, V., LUMINI, E., LANFRANCO, L., MINERDI, D., BONFANTE, P. & PEROTTO, S. 2000. Detection and identification of bacterial endosymbionts in arbuscular mycorrhizal fungi belonging to the family Gigasporaceae. *Applied and Environmental Microbiology* 66:4503–4509.

BODDEY, R. M., DA SILVA, L. G., REIS, V., ALVES, B. J. R. & URQUIAGA, S. 2000. Assessment of bacterial nitrogen fixation in grass species. In Triplett, E. W. (eds.) *Prokaryotic nitrogen fixation: A model system for analysis of biological process*. Wymondham, UK: Horizon Scientific Press. p. 705–726.

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

BOWEN, G. D. & ROVIRA, A. D. 1999. The rhizosphere and its management to improve plant growth. *Advances in Agronomy* 66:1–102.

BROEK, A. V. & VANDERLEYDEN, J. 1995. Genetics of the Azospirillum-plant root association. *Critical Review in Plant Sciences* 14:445–466.

BROWN, S. & LUGO, A. E. 1994 Rehabilitation of tropical lands: a key to sustaining development. *Restoration Ecology* 2:97–111.

BRYLA, D. R. & KOIDE, R. T. 1990. Regulation of reproduction in wild and cultivated *Lycopersicon esculentum* Mill. by vesicular–arbuscular mycorrhizal infection. *Oecologia* 84:74–81.

BUDI, S. W., VAN TUINEN, D., MARTINOTTI, G. & GIANINAZZI, S. 1999 Isolation from *Sorghum bicolor* mycorrhizosphere of a bacterium compatible with arbuscular mycorrhiza

development and antagonistic towards soilborne fungal pathogens. *Applied and Environmental Microbiology* 65:5148–5150.

BULGARELLI, D., SCHLAEPPI, K., SPAEPEN, S., VAN THEMAAT, E. V. L. & SCHULZE-LEFERT, P. 2013. Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. *Annual review of plant biology* 64:807–838.

BUSSE, M. D. & ELLIS, J. R. 1985. Vesicular-arbuscular mycorrhizal (*Glomus fasciculatum*) influence on soybean drought tolerance in high phosphorus soil. *Canadian Journal of Botany* 63:2290–2294.

CALLAWAY, R. M., BEDMAR, E. J., REINHART, K. O., SILVAN, C. G. & KLIRONOMOS, J. 2011. Effects of soil biota from different ranges on *Robinia* invasion: acquiring mutualists and escaping pathogens. *Ecology* 92:1027–1035.

CAREY, P. D., FITTER AH, WATKINSON AR (1992) A field study using the fungicide benomyl to investigate the effect of mycorrhizal fungi on plant fitness. *Oecologia* 90:550–555.

CARRENHO, R., GOMES-DA-COSTA, S. M., BALOTA, E. L. & COLOZZI-FILHO, A. 2010. Fungos micorrízicos arbusculares em agrossistemas brasileiros. In: Siqueira, J. O., Souza, F. A., Cardoso, E. J. B. N. & Tsai, S. M. (eds.) *Micorrizas: 30 anos de pesquisas no Brasil*. UFLA, Lavras, p. 215–249.

CHRISTENSEN, H. & JAKOBSEN, I. 1993. Reduction of bacterial growth by a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus in the rhizosphere of cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Biology and Fertility of Soils* 15:253–258.

CLARKE, C. & MOSSE, B. 1981. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza XII. Field inoculation responses of barley at two soil P levels. *New Phytologist* 87:695–703.

COMAS, L. H., BOUMA, T. J. & EISSENSTAT, D. M. 2002. Linking root traits to potential growth rate in six temperate tree species. *Oecologia* 132:34–43

- COOPER, K. M. 1984. Physiology of VA mycorrhizal associations. In: Powell, C. L. & Bagyaraj, D. J. (eds.) *VA mycorrhiza*. CRC Press, Boca Raton, FL.
- CORDIER, C., LEMOINE, M. C., LEMANCEAU, P., GIANINAZZI-PEARSON, V. & GIANINAZZI, S. 1999. The beneficial rhizosphere: a necessary strategy for microplant production. *Acta Horticulturae* 530:259–265.
- CORNET, F. & DIEM, H. G. 1982. Etude comparative de l'efficacité des souches de Rhizobium d'Acacia isolées de sols du Sénégal et effet de la double symbiose Rhizobium-*Glomus mosseae* sur la croissance de *Acacia holosericea* et *A. radiana*. *Bois et Forêts de Tropiques*. 198:3–15.
- CORNET, F., DIEM, H. G. & DOMMERGUES, Y. R. 1982. Effet de l'inoculation avec *Glomus mosseae* sur la croissance d'*Acacia holosericea* en pépinière et après transplantation sur le terrain. In INRA *Les Mycorhizes: Biologie et utilisation*. p. 287–293. Dijon: INRA.
- CURL, E. A. & TRUELOVE, B. 1986. *The rhizosphere*. New York: Springer-Verlag.
- DE SOUZA, F. A., STÜRMER, S. L., CARRENHO, R. & TRUFEM, S. F. B. 2010. Classificação e taxonomia de fungos micorrízicos arbusculares e sua ocorrência no Brasil. In: Siqueira, J. O., Souza, F. A., Cardoso, E. J. B. N. & Tsai, S. M. (eds.) *Micorrizas: 30 anos de pesquisas no Brasil*. UFLA, Lavras. p. 15–73.
- DODD, J., KRIKUN, J. & HAAS, J. 1983. Relative effectiveness of indigenous populations of vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi from four sites in Negev, Israel. *Israel Journal of Botany* 32:10–21.
- DRESS, W. J. & BOERNER, R. E. J. 2001. Root dynamics of southern Ohio oak-hickory forests influences of prescribed fire and landscape position. *Canadian Journal of Forest Research* 31:644–653.

- DUIJFF, B. J., GIANINAZZI-PEARSON, V. & LEMANCEAU, P. 1997. Involvement of the outer membrane lipopolysaccharides in the endophytic root colonization of tomato roots by biocontrol *Pseudomonas fluorescens* strain WCS417r. *New Phytologist* 135:325–334.
- DUPONNOIS, R., PLENCHETTE, C., THIOULOUSE, J. & CADET, P. 2001. The mycorrhizal soil infectivity and arbuscular mycorrhizal fungal spore communities in soils of different aged fallows in Senegal. *Applied Soil Ecology* 17:239–251.
- EISSENSTAT, D. M., WELLS, C. E., YANAI, R. D. & WHITBECK, J. L. 2000. Building roots in a changing environment: implications for root longevity. *New Phytologist* 147:33–42.
- FILIPPI, C., BAGNOLI, G., CITERNESI, A. S. & GIOVANNETTI, M. 1998. Ultrastructural spatial distribution of bacteria associated with sporocarps of *Glomus mosseae*. *Symbiosis* 24:1–12.
- FOUNOUNE, H., DUPONNOIS, R., MEYER, J. M., THIOULOUSE, J., MASSE, D., CHOTTE, J. L. & NEYRA, M. 2002. Interactions between ectomycorrhizal symbiosis and fluorescent pseudomonads on *Acacia holoserica*: Isolation of mycorrhiza helper bacteria (MHB) from a soudano-Sahelian soil. *FEMS Microbiology Ecology* 41:37–46.
- FREY, P., FREY-KLETT, P., GARBAYE, J., BERGE, O. & HEULIN, T. 1997. Metabolic and genotypic fingerprinting of fluorescent pseudomonads associated with the Douglas fir *Laccaria bicolor* and Douglas fir. *Applied and Environmental Microbiology* 63:1852–1860.
- GARBAYE, J. 1991. Biological interactions in the rhizosphere. *Experientia* 47:370–375.
- GARBAYE, J. & BOWEN, G. D. 1989. Stimulation of ectomycorrhizal infection of *Pinus radiata* by some microorganisms associated with the mantle of ectomycorrhizas. *New Phytologist* 112:383–388.
- GERDEMANN, J. W. 1968. Vesicular-arbuscular mycorrhiza and plant growth. *Annual Review of Phytopathology* 6:397–418

- GERMIDA, J. J. & WALLEY, F. L. 1996. Plant growth-promoting rhizobacteria alter rooting patterns and arbuscular mycorrhizal fungi colonization of field-grown spring wheat. *Biology and Fertility of Soils* 23:113–120.
- GIANINAZZI-PEARSON, V. & GIANINAZZI, S. 1983. The physiology of vesicular-arbuscular mycorrhizal roots. *Plant Soil* 71:197–209.
- GILROY, S. & JONES, D. L. 2000. Through form to function: root hair development and nutrient take up. *Trends in Plant Science* 5:56–60.
- GLICK, B. R. 1995. The enhancement of plant growth by free-living bacteria. *Canadian Journal of Microbiology* 41:109–117.
- GRAHAM, P. H. & VANCE, C. P. 2000. Nitrogen fixation in perspective: An overview of research and extension needs. *Field Crops Research* 65:93–106.
- GUARIGUATA, M. R. & OSTERTAG, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and function characteristics. *Forest Ecology and Management* 148:185–206.
- HAAS, D., KEEL, C., LAVILLE, J., MAURHOFER, M., OBERLIANSKI, T., SCHNIDER, U., VOISARD, C., WÜTHRICH, B. & DEFAGO, G. 1991. Secondary metabolites of *Pseudomonas fluorescens* strain CHA0 involved in the suppression of root diseases. In: Hennecke, H., Verma, D. P. S. (eds) *Advances in Molecular Genetics of Plant-microbe Interactions*. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht. p. 450–456.
- HARLEY, J. L. & SMITH, S. E. 1983. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, New York.
- HARPER, J. L. & WHITE, J. 1974. The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5:419–463.
- HARTL, D. L. & CLARK, A. G. 2010. *Princípios de genética de populações*. Porto Alegre. Artmed, xii.

- HAYMAN, D. S. 1983. The physiology of vesicular-arbuscular endomycorrhizal symbiosis. *Canadian Journal of Botany* 61:944–963.
- HENDRICK, R. L. & PREGITZER, K. S. 1996. Applications of minirhizotrons to understand root function in forests and other natural ecosystems. *Plant and Soil* 185:293–304.
- HINSINGER, P. 2001. Bioavailability of soil inorganic P in rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: A review. *Plant and Soil* 237:173–195.
- JAMES, E. K. 2000. Nitrogen fixation in endophytic and associative symbiosis. *Field Crops Research* 65:197–209.
- JAMES, E. K., OLIVARES, F. L., BALDANI, J. I. & DÖBEREINER, J. 1997. *Herbaspirillum*, an endophytic diazotroph colonizing vascular tissue in leaves of *Sorghum bicolor* L. Moench. *Journal of Experimental Botany* 48:785–797.
- JARAMILLO, V. J., AHEDO-HERNANDEZ, R. & KAUFFMAN, J. B. 2003. Root biomass and carbon in a tropical evergreen forest of Mexico: changes with secondary succession and forest conversion to pasture. *Journal of Tropical Ecology* 19:457–464.
- JEFFRIES, P. 1997. Mycoparasitism. In: Wicklow, S. (eds.) *The Mycota IV Environmental and Microbial Relationships*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. p. 149–164.
- JEFFRIES, P. & BAREA, J. M. 2001. Arbuscular Mycorrhiza – a key component of sustainable plant-soil ecosystems. In: Hock, B. (eds). *The Mycota. Vol. IX Fungal Associations*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. p. 95–113.
- JENSEN, A. 1982. Influence of four vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi on nutrient uptake and growth in barley (*Hordeum vulgare*). *New Phytologist* 90:45–50.
- KANNAHI, M. & KOWSALYA, M. 2013. Efficiency of plant growth promoting rhizobacteria for the enhancement of *Vigna mungo* growth. *Journal of Chemical & Pharmaceutical Research* 5:46–52.

- KARAGIANNIDIS, N. & HADJISAVVA-ZINOVIADI, S. 1998. The mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* enhances growth, yield and chemical composition of a durum wheat variety in 10 different soils. *Nutrient Cycling Agroecosystems* 52:1–7.
- KATZNELSON, H., ROUATT, J. W. & PETERSONM, E. A. 1962. The rhizosphere effect of mycorrhizal and nonmycorrhizal roots of yellow birch seedlings. *Canadian Journal of Botany* 40:377–382.
- KENNEDY, A. C. & SMITH, K. L. 1995. Soil microbial diversity and the sustainability of agricultural soils. *Plant and soil* 170:75–86.
- KLIRONOMOS, J. N. 2003. Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology* 84:2292–2301.
- KLOEPPER, J. W. 1996. Host specificity in microbe-microbe interactions. *BioScience* 46:406–409.
- KLOEPPER, J. W. 1994. Plant growth-promoting rhizobacteria (other systems) In: Okon, Y. (eds) *Azospirillum/plant associations*. CRC Press, Boca Raton. p. 111–118.
- KLOEPPER, J. W., ZABLOTOWICK, R. M., TIPPING, E. M. & LIFSHITZ, R. 1991. Plant growth promotion mediated by bacterial rhizosphere colonizers. In: Keister, D. L. & Cregan, P. B. (eds). *The Rhizosphere and Plant Growth*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. p. 315–326.
- KOIDE, R. T. 1991. Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection. *New Phytologist* 117:365–386.
- KOIDE, R. T., LI, M., LEWIS, J. D. & IRBY, C. 1988. Role of mycorrhizal infection in the growth and reproduction of wild vs cultivated plants. I. Wild vs cultivated oats. *Oecologia* 77:537–543.
- KOIDE, R. T. & LU, X. 1992. Mycorrhizal infection of wild oats: maternal effects on offspring growth and reproduction. *Oecologia* 90:218–225.

- KOIDE, R. T., SHUMWAY, D. L. & MABON, S. A. 1994. Mycorrhizal fungi and reproduction of field populations of *Abutilon theophrasti* Medic. (Malvaceae). *New Phytologist* 126:123–130.
- KOLTAI, H., KAPULNIK, Y. 2010. (eds.). *Arbuscular mycorrhizas: physiology and function*. Springer Science & Business Media.
- KULMATISKI, A., BEARD, K. H. & STEVENS, J. R. 2008. Plant – soil feedbacks: a meta-analytical review. *Ecology Letters* 11:980–992.
- LEMANCEAU, P. & ALABOUVETTE, C. 1993. Suppression of Fusarium wilts by fluorescent pseudomonads: mechanisms and applications. *Biocontrol Science and Technology* 3:219–234.
- LEWIS, J. D. & KOIDE, R. T. 1990. Phosphorus supply, mycorrhizal infection and plant offspring vigour. *Functional Ecology* 4:695–702.
- LINDERMAN, R. G. 1988. Mycorrhizal interactions with the rhizosphere microflora: The mycorrhizosphere effect. *Phytopathology* 78:366–371.
- LINDERMAN, R. G. 1992. Vesicular-arbuscular mycorrhizae and soil microbial interactions. *Mycorrhizae in Sustainable Agriculture* 54: 45–71.
- LU, X. & KOIDE, R. T. 1991. *Avena fatua* L. seed and seedling nutrient dynamics as influenced by mycorrhizal infection of the maternal generation. *Plant, Cell & Environment* 14:931–939.
- LU, X. & KOIDE, R. T. 1994. The effects of mycorrhizal infection on components of plant growth and reproduction. *New Phytologist* 128:211–218.
- LUGTENBERG, B. J. J., DE WEGER, L. A. & BENNETT, J. W. 1991. Microbial stimulation of plant growth and protection from disease. *Current Opinion in Biotechnology* 2:457–464.
- LYNCH, J. M. 1990. *The Rhizosphere*. John Wiley, New York.
- LYNCH, J. P. & HO, M. D. 2005. Rhizoeconomics: carbon costs of phosphorus acquisition. *Plant and Soil* 269:45–56.

- MALIK, K. A., BILAL, R., MEHNAZ, S., RASUL, G., IRZA, M. S. & ALI, S. 1997. Association of nitrogen-fixing, plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) with kallar grass and rice. *Plant and Soil* 194:37–44.
- MARSCHNER, H. 1998. Role of root growth, arbuscular mycorrhiza, and root exudates for the efficiency in nutrient acquisition. *Field Crops Research* 56:203–207.
- MARSCHNER, P. 2008. The role of rhizosphere microorganisms in relation to P uptake by plants. In: White, P. J., Hammond, J. (eds). *The Ecophysiology of Plant-Phosphorus Interactions. Series: Plant Ecophysiology*. Springer. 7:165–176.
- MARTINÉZ-VIVEROS, O., JORQUERA, M. A., CROWLEY, D. E., GAJARDO, G. & MORA, M. L. 2010. Mechanisms and practical considerations involved in plant growth promotion by rhizobacteria. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 10:293–319.
- MCMICHAEL, B. L. & BURKE, J. J. 1998. Soil temperature and root growth. *Hort Science*. 33:947–951.
- MOREIRA, F. M. S. & SIQUEIRA, J. O. 2006. *Microbiologia e bioquímica do solo*. UFLA, Lavras.
- NAKATSUBO, T. 1997. Effects of arbuscular mycorrhizal infection on the growth and reproduction of the annual legume *Kummerowia striata* growing in a nutrient-poor alluvial soil. *Ecological Research* 12:231–237.
- NEHL, D. B., ALLEN, S. J. & BROWN, J. F. 1996. Deleterious rhizosphere bacteria: An integrating perspective. *Applied Soil Ecology* 5:1–20.
- NEWSHAM, K. K., FITTER, A. H. & WATKINSON, A. R. 1995. Multi-functionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. *Trends in Ecology and Evolution* 10:407–411.
- NORBÝ, R. J. & JACKSON, R. B. 2000. Root dynamics and global change: seeking an ecosystem perspective. *New Phytologist* 147:3–12.

- OLIVARES, J., BEDMAR, E. J. & SANJUÁN, J. 2013. Biological nitrogen fixation in the context of global change. *Molecular Plant-Microbe Interact* 26:486–494.
- O’GARA F, DOWLING DN, BOESTEN B, WEINHEIM VCH 1994. *Molecular Ecology of Rhizosphere Microorganisms Biotechnology and the Release of GMOs*. JohnWiley & Sons . Germany.
- POULTON, J. L., BRYLA, D., KOIDE, R. T. & STEPHENSON, A. G. 2001. Mycorrhizal infection and high soil phosphorus improve vegetative growth and female and male functions in tomato. *New Phytologist* 154:255–264
- POWELL, C. L. 1981. Inoculation of barley with efficient mycorrhizal fungi stimulates seed yield. *Plant Soil* 59:487–489.
- PUPPI, G., AZCÓN, R. & HÖFLICH, G. 1994. Management of positive interactions of arbuscular mycorrhizal fungi with essential groups of soil microorganisms. In: Gianinazzi, S. & Schüepp, H. (eds.) *Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems*. ALS, Birkhäuser Verlag, Basel Switzerland. p. 201–215
- RAI, M. K. 2005. *Handbook of microbial biofertilizers*. Food Products Press.
- RAVNSKOV, S., NYBROE, O. & JAKOBSEN, I. 1999. Influence of an arbuscular mycorrhizal fungus on *Pseudomonas fluorescens* DF57 in rhizosphere and hyphosphere soil. *New Phytologist* 142:113–122.
- READ, D. J. 1991. Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia* 47:376–391.
- READ, D.J., DUCKETT, J. G., FRANCIS, R., LIGORNE, R. & RUSSELL, A. 2000. Symbiotic fungal associations in 'lower' land plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 355:815–830.
- READ, D. J. & PEREZ-MORENO. 2003. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems-a journey towards relevance? *New Phytologist* 157:475–492.

- REINHART, K. O., PACKER, A., VAN DER PUTTEN, W. H. & CLAY, K. 2003. Plant-soil biota interactions and spatial distribution of black cherry in its native and invasive ranges. *Ecology Letters* 6:1046–1050.
- REIS, V. M., ANDRADE, G., FARIA, S. M. & SILVEIRA, A. 2010. Interações de fungos micorrízicos arbusculares com outros microrganismos do solo. *Micorrizas*. 716p.
- RICHARDSON, A. E. 2001. Prospects for using soil microorganisms to improve the acquisition of phosphorus by plants. *Australian Journal of Plant Physiology* 28:897–906.
- ROACH, D. A. & WULFF, R. D. 1987. Maternal effects in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:209–235.
- ROBINSON, D., HODGE, A. & FITTER, A. H. 2003. Constraints on the form and function of root systems. In Kroon, H. & Visser, E. J. W. (eds.). *Root ecology. Ecological Studies*. Springer Verlag, Berlin. p. 168:1–31
- RONDINA, A. B. L., LESCANO, L. E. A. M., ALVES, R. A., MATSUURA, E. M., NOGUEIRA, M. A. & ZANGARO, W. 2014. Arbuscular mycorrhizas increase survival, precocity and flowering of herbaceous and shrubby species of early stages of tropical succession. *Journal of Tropical Ecology* 30:599–614
- SANDERS, I. R., KOIDE, R. T. & SHUMWAY, D. L. 1999. Diversity and structure in natural communities: the role of the mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*. Springer Berlin Heidelberg. p. 571–593.
- SCHAAL, B. A. 1984. Life history variation, natural selection, and maternal effects in plant populations. In: Dirzo, R. & Sakukhan, J. (eds.) *Perspectives in Plant Population Ecology*. Sinauer, Sunderland, MA. p. 188–206.
- SCHACHTMAN, D. P., REID, R. J. & AYLING, S. M. 1998. Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. *Plant Physiology* 116:447–453.

- SCHENCK, N. C. & SMITH, G. S. 1982. Responses of six species of vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi and their effects on soybean at four soil temperatures. *New Phytologist* 92:193–201.
- SCHÜBLER, A., SCHWAEZOTT, D. & WALKER, C. 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological Research* 105:1413–1421.
- SHUMWAY, D. L. & KOIDE, R. T. 1994. Within-season variability in mycorrhizal benefit to reproduction in *Abutilon theophrasti* Medic. *Plant, Cell & Environment* 17:821–827.
- SIQUEIRA, J. O., CARNEIRO, M. A. C., CURI, N., ROSADO, S. C. S. & DAVIDE, A. C. 1998. Mycorrhizal colonization and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in Southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management* 107:241–252.
- SIQUEIRA, J. O., LAMBAIS, M. R. & STÜRMER, S. L. 2002. Fungos micorrízicos arbusculares. Características, associação simbiótica e aplicação na agricultura. *Biotechnology, Ciência & Desenvolvimento* 25:12–21.
- SIQUEIRA, J. O. & SAGGIN-JUNIOR, O. J. (2001) Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian native woody species. *Mycorrhiza* 11:245–255.
- SMITH, S. E., GIANINAZI-PEARSON, V., KOIDE, R. & CAIRNEY, J. W. G. 1994. Nutrient transport in mycorrhizas: structure, physiology and consequences for efficiency of the symbiosis. In: Robson, A. D., Abbott, L. K. & Malajczuk, N. (eds.) *Management of Mycorrhizas in Agriculture, Horticulture and Forestry*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. p. 103–113.
- SMITH, S. E. & GIANINAZZI-PEARSON, V. 1988. Physiological interactions between symbionts in vesicular-arbuscular mycorrhizal plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 39:221–244.
- SMITH, S. E., JAKOBSEN, I., GRØLUND, M. & SMITH, F. A. 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 Physiology* 156:1050–1057.

SMITH, S. E. & READ, D. J. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*, 3rd ed. Academic Press, London, 2008. 802p.

SOLBRIG, O. T. 1981. Studies on the population biology of the genus *Viola* II. The effect of plant size on fitness in *Viola sororia*. *Evolution* 35:1080–1094.

SRIVASTAVA, D. & MUKERJI, K. G. 1995. Field response of mycorrhizal and nonmycorrhizal *Medicago sativavar* local in the F1 generation. *Mycorrhiza* 5:219–221.

STANLEY, M. R., KOIDE, R. T. & SHUMWAY, D. L. 1993. Mycorrhizal symbiosis increases growth, reproduction and recruitment of *Abutilon theophrasti* Medic. in the field. *Oecologia* 94:30–35.

STURZ, A. V. & NOWAK, J. 2000. Endophytic communities of rhizobacteria and the strategies required to create yield enhancing associations with crops. *Applied Soil Ecology* 15:183–190.

SUBRAMANIAN, K. S. & CHAREST, C. 1997. Nutritional, growth, and reproductive responses of maize (*Zea mays* L.) to arbuscular mycorrhizal inoculation during and after drought stress at tasseling. *Mycorrhiza* 7:25–32.

TOAL, M. E., YEOMANS, C., KILLHAM, K. & MERHAG, A. A. 2000. A review of rhizosphere carbon flow modelling. *Plant Soil* 222:263–281.

TORO, M., AZCÓN, R. & BAREA, J. M. 1997. Improvement of arbuscular mycorrhizal development by inoculation with phosphate solubilizing rhizobacteria to improve rock phosphate bioavailability (^{32}P) and nutrient cycling. *Applied and Environmental Microbiology*. 63:4408–4412.

TRIPLETT, E. 1996. Diazotrophic endophytes: Progress and prospects for nitrogen fixation in monocots. *Plants and Soil* 186:29–38.

- VAN DER HEIJDEN, M. G. A., KLIRONOMOS, J. N., URSIC, M., MOUTOGLIS, P., STREITWOLF-ENGEL, R., BOLLER, T., WIEMKEN, A. & SANDERS, I. R. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396:69–72.
- VAN LOON, L. C., BAKKER, P. A. H. M. & PIETERSE, C. M. J. 1998. Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria. *Annual Review of Phytopathology* 36:453–483.
- VANCE, C. P. 1998. Legume symbiotic nitrogen fixation: agronomic aspects, In: Spaink HP, Kondorosi A, Hooykaas PJJ (Eds.), *The Rhizobiaceae*. :509–530. Dordrecht, the Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- VEJSADOVA, D., SIBLIKOVA, D., GRYNDLER, M., SIMON, T. & MIKSIK, I. 1993. Influence of inoculation with *Bradyrhizobium japonicum* and *Glomus claroideumon* seed yield of soybean under greenhouse and field conditions. *Journal of Plant Nutrition* 16:619–629.
- VERMA, J. P., YADAV, J., TIWARI, K. N. & KUMAR, A. 2013. Effect of indigenous *Mesorhizobium spp.* and plant growth promoting rhizobacteria on yields and nutrients uptake of chickpea (*Cicer arietinum* L.) under sustainable agriculture. *Ecological Engineering* 51:282–286.
- VERMA, J. P., YADAV, J., TIWARI, K. N. & LAVAKUSH, S. V. 2010. Impact of Plant growth promoting rhizobacteria on crop production. *International Journal of Agricultural Research* 5:954–983.
- VOGT, K. A., VOGT, D. J., PALMIOTTO, P. A., BOON, P., O'HARA, J. & ASBJORNSEN, H. 1996. Review of root dynamics in forest ecosystems groups by climate, climatic forest type and species. *Plant and Soil* 187:159–219.

- VOSÁTKA, M. & GRYNDLER, M. 1999. Treatment with culture fractions from *Pseudomonas putida* modifies the development of *Glomus fistulosum* mycorrhiza and the response of potato and maize plants to inoculation. *Applied Soil Ecology* 11:245–251.
- WELLER, D. M. & THOMASHOW, L. S. 1994. Current challenges in introducing beneficial microorganisms into the rhizosphere. In: O’Gara, F., Dowling, D. N., Boesten, B. & Weinheim, V. C. H. (eds) *Molecular Ecology of Rhizosphere Microorganisms Biotechnology and the Release of GMOs*. Germany. p. 1–18.
- ZANGARO, W., BONONI, V. L. R. & TRUFEM, S. B. 2000. Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody specie in South Brazil. *Journal Tropical of Ecology* 16:603–622.
- ZANGARO, W., NISIZAKI, S. M. A., DOMINGOS, J. C. B. & NAKANO, E. M. 2003. Mycorrhizal response and sucesional status in 80 woody species from south Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 19:315–324.
- ZANGARO, W., NISHIDATE, F. R., CAMARGO, F. R. S., ROMAGNOLI, G. G. & VANDERSEN, J. 2005. Relationships among arbuscular mycorrhizas, root morphology and seedling growth of tropical native woody species in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 21:529–540.
- ZANGARO, W., ANDRADE, G., NOGUEIRA, M. A., NISHIDATE, F. R. & VANDRESEN, J. 2007. Relation among soil fertility, arbuscular mycorrhizas and root morphology in the growth of 12 successional native woody species from the south of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 23:53–62.
- ZANGARO, W., ALVES, R. A., SOUZA, P. B., ROSTIROLA, L. V., LESCANO, L. E. A. M., RONDINA, A. B. L. & NOGUEIRA, M. A. 2014. Succession and environmental variation

influence soil exploration potential by fine roots and mycorrhizal fungi in an Atlantic ecosystem in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 30:237–248.

ZANGARO, W. & RONDINA, A. B. L. 2016. Arbuscular mycorrhizas in different sucesional stages in some brazilian ecossystems. In: Pagano, M. (eds.) *Springer International Publishing*. Switzerland.

A microbiota do solo padroniza a produção de sementes de espécies herbáceas tropicais

Enio Massao Matsuura¹ e Waldemar Zangaro^{1*}

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

*Autor para correspondência: wzangaro@uel.br

RESUMO

Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) e as bactérias são dois grupos de microrganismos da comunidade microbiana do solo, que realizam interações entre si e que atuam no desenvolvimento e na proteção das plantas. Poucos estudos têm sido propostos para verificar a influência destes dois grupos de organismos na reprodução das plantas herbáceas nativas tropicais das fases iniciais da sucessão. Assim, um experimento foi conduzido para avaliar os efeitos da microbiota do solo no crescimento, na produção e nas características das sementes de seis espécies herbáceas. As plantas cresceram em: (1) solo esterilizado, (2) solo esterilizado com adição de filtrado de microrganismos oriundos de solo natural original e ausência de FMA (sem interação FMA-microrganismos), (3) solo esterilizado com inoculação de 40 mL de solo natural original (com interação FMA-microrganismos) e (4) solo natural original (com interação FMA-microrganismos). As plantas crescidas nos solos com interação FMA-microrganismos apresentaram menor produção de biomassa do que nos tratamentos sem interação. Geralmente, as sementes produzidas por todas as espécies de plantas e em todos os tratamentos, não apresentaram modificações na produção da massa total de sementes, número de sementes, massa da unidade de semente e na concentração de nutrientes. Porém, a taxa de germinação das sementes foi maior quando oriundas de plantas que cresceram em solo com a interação FMA-microrganismos. Os valores de biomassa e as características das sementes apresentaram elevada amplitude de variação nos desvios padrões para todas as espécies crescidas na ausência da interação. Em todas as espécies, a presença da interação proporcionou maior equilíbrio e maior homogeneidade na produção da biomassa e na qualidade das sementes. Os resultados sugerem que a interação FMA-microrganismos é um fator biótico que melhora a homogeneidade da produção de sementes entre os indivíduos, a distribuição dos nutrientes nas sementes e produção de sementes com maior potencial de germinação, que produzirão maior número de plântulas, com maior variabilidade genética e capacidade competitiva.

Palavras chave: Glomeromycota, interação FMA-microrganismos, morfologia de raiz, qualidade da semente, solo esterilizado.

ABSTRACT

The arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and bacteria are two groups of microorganisms in the soil microbial community, which performs interactions with each other and work in the development and protection of plants. Few studies have been proposed to investigate the influence of these two groups of organisms in the reproduction of native tropical herbaceous plants of the early stages of succession. Thus, an experiment was conducted to evaluate the effects of the soil microbiota on the growth, production and characteristics of the seeds of six herbaceous species. The plants were grown in (1) sterilized soil, (2) sterilized soil with addition of microorganisms filtrate from the natural original soil and absence of AMF (without FMA-microorganisms interaction), (3) sterilized soil inoculated with 40 mL of natural original soil (with AMF-microorganisms interaction), (4) natural original soil (with AMF-microorganisms interaction). Plants grown in soils with AMF-microorganisms interaction had lower biomass production than in the treatments without interaction. Generally, all the seeds produced by all plants species in all treatments, showed no change in total seed weight production, number of seeds, seed weight and nutrient concentration. However, the rate of seed germination was higher in the plant species grown in soil with the AMF-microorganisms interaction. The values of biomass and the characteristics of the seeds showed high amplitude of variation in standard deviation for all species grown in the absence of the interaction. In all species, the presence of the interaction provided more balance and homogeneity in biomass production and in the quality of the seeds. These results suggests that the interaction AMF-microorganisms is an important biotic component, because it improves the homogeneity of seed production among individuals, improves the nutrient distribution among the seeds, provides the production of seed with higher germination, that will produce more seedlings with greater genetic variability and competitiveness.

Keywords: Glomeromycota, AMF-microorganisms interaction, root morphology, seed quality, sterilized soil.

1. INTRODUÇÃO

As raízes finas das plantas são responsáveis pela absorção de água e nutrientes e também liberam diferentes compostos que sustentam grandes populações de microrganismos na sua rizosfera (Curl & Truelove 1986). Estas características conferem às raízes o status de componente de alta importância nas comunidades de plantas e um importante componente da produção primária (Jaramillo *et al.* 2003). As espécies de plantas das fases iniciais da sucessão geralmente apresentam altas taxas de crescimento e investem o carbono com grande eficiência para a produção das raízes absorventes, obtendo assim raízes com elevado comprimento específico, pequeno diâmetro e abundantemente cobertas com longos pêlos absorventes. Estas características promovem grande capacidade para obtenção de água e nutrientes do solo (Comas *et al.* 2002; Eissenstat *et al.* 2000) e são mais eficientes quando comparadas com espécies de estádios mais tardios da sucessão (Zangaro *et al.* 2005, 2007).

As raízes finas também apresentam associações com os mais variados tipos de microrganismos na interface raiz-solo, denominada de rizosfera, onde ambos podem ser beneficiados (Barea & Ázcon-Aguilar 2015; Bever *et al.* 1997; Callaway *et al.* 2011; Kulmatiski *et al.* 2008; Rai 2005; Reinhart *et al.* 2003). Os microrganismos mais comumente associados às raízes são os fungos micorrízicos e as bactérias promotoras de crescimento da planta (BPCP), os quais incluem bactérias fixadoras de nitrogênio de vida livre que estão na rizosfera, aquelas que produzem nódulos, bactérias fosfolubilizadoras, fungos decompositores, patógenos, entre outras (Barea & Ázcon-Aguilar 2015; Rai 2005). Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) associados às raízes também são importantes porque aumentam a área de exploração das raízes no solo e assim aumentam o aporte de água e nutrientes para as plantas (Zangaro *et al.* 2005, 2007, 2014). Os FMA também se associam com os diversos microrganismos da rizosfera, que interagem diretamente com o micélio externo e obtêm nutrientes dos produtos excretados pelo micélio do fungo (Reis *et al.* 2010). O efeito dos FMA sobre os microrganismos é denominado efeito da micorrizosfera (Linderman 1988), visto que a comunidade microbiana das raízes colonizadas por FMA difere grandemente da

comunidade de raízes não colonizadas e do solo ao seu redor (Garbaye & Bowen 1989; Garbaye 1991). Esta interação proporciona aumento quantitativo e qualitativo das populações microbianas na rizosfera (Amora-Lazcano *et al.* 1998; Azcón-Aguilar & Barea 1992; Barea 1997; Cordier *et al.* 1999; Linderman 1992) e desenvolvem atividades conjuntas que atuam no crescimento e na proteção das plantas, tal como aumento da absorção de água e nutrientes, aumento da taxa fotossintética e maior tolerância aos estresses bióticos e ambientais (Duijff *et al.* 1997; Kloepper 1994; Reis *et al.* 2010; Sturz & Novak 2000; Van Loon *et al.* 1998).

Os efeitos benéficos dos FMA sobre as estruturas reprodutivas de plantas cultivadas têm sido verificados em muitos estudos. Por exemplo, Bryla & Koide (1990) e Lu & Koide (1994) observaram redução no tempo da primeira floração em *Lycopersicon* e *Abutilon*, respectivamente. Shumway & Koide (1994) encontraram aumento na massa das sementes quando as plantas-mães apresentaram FMA. Para as espécies herbáceas tropicais nativas, Rondina *et al.* (2014) verificaram que cinco espécies crescidas em solo de baixa fertilidade somente produziram flores na presença dos FMA, enquanto que 11 espécies anteciparam a floração e 10 espécies produziram mais flores quando crescidas em solo fértil e FMA. A melhoria da floração na presença dos FMA tem sido atribuída ao aumento da concentração de nutrientes na parte aérea, assim mais nutrientes podem ser mobilizados para melhorar a produção de flores e a qualidade das sementes.

As espécies herbáceas do início da sucessão tropical formam bancos de sementes no solo e o sucesso reprodutivo está relacionado com a qualidade e/ou quantidade das sementes produzidas, que reflete o vigor das plântulas e a capacidade competitiva. Espécies de plantas que por algum motivo produzam poucas sementes ou sementes de baixa qualidade podem passar a sofrer um efeito gargalo em sua população, diminuindo assim a variabilidade genética nas populações futuras (Hartl & Clark 2010). Assim, devido à ausência de estudos que enfocam os efeitos da interação FMA-microrganismos do solo para equilibrar a produção de sementes nos indivíduos das diferentes espécies de plantas nativas, um experimento foi conduzido para avaliar a influência da microbiota do solo na estabilização da produção de sementes de seis espécies de plantas herbáceas heliófitas

tropicais. As plântulas cresceram em: (1) solo fértil esterilizado; (2) solo fértil esterilizado e inoculado com filtrado de microrganismos do solo e ausência de FMA (sem interação FMA-microrganismos); (3) solo fértil esterilizado com adição de 40 mL de solo com a microbiota natural original (com interação FMA-microrganismos); (4) solo não esterilizado com a microbiota natural original (com interação FMA-microrganismos). As hipóteses foram: (1) as plantas crescidas na ausência da microbiota original apresentarão modificações na morfologia da raiz, produzirão menor número de sementes com menor qualidade; (2) as plantas crescidas com a microbiota original apresentarão altas taxas de colonização por FMA e menor produção de biomassa; (3) a produção das sementes será mais uniforme entre os indivíduos das espécies crescidas com a microbiota original; (4) as sementes produzidas pelas plantas com microbiota original serão mais abundantes, com maior conteúdo de nutriente e de melhor germinação.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. *Espécies de plantas utilizadas*

As espécies das plantas herbáceas que foram utilizadas neste estudo são comuns nas fases iniciais da sucessão tropical e todas apresentam polinização realizada pelo vento. As sementes foram coletadas no período de Janeiro a Abril de 2014 no *campus* da Universidade Estadual de Londrina (UEL) e na área rural da cidade de Londrina, Paraná, em áreas com predomínio de vegetação herbácea. A coleta das sementes foi realizada através da retirada dos frutos das plantas e triadas no laboratório, posteriormente guardadas em sacos de papel e armazenadas em geladeira a 5° C. As espécies herbáceas utilizadas no presente estudado foram escolhidas porque ocorrem espontaneamente e são muito comuns nas áreas abertas desta região tropical. As espécies foram: Picão preto, *Bidens pilosa* L. (Compositae); Crotalária, *Crotalaria incana* L. (Fabaceae); Cordão de São Francisco, *Leonotis nepetifolia* (R. Br.) W.T. Aiton (Labiatae); Capim carrapicho, *Cenchrus echinatus* L.; Capim amargoso, *Digitaria insularis* (L.) Fedde e Sorgo selvagem, *Sorghum arundinaceum* (Desv.) Stapf (Poaceae). Para identificação das plantas foi utilizado Lorenzi (2000).

2.2. Solo de cultivo

Para o crescimento das plantas foi utilizado solo argiloso Rhodic Ferralsol (Fao 1994) de alta fertilidade, que recebia adubação orgânica devido ao cultivo de uma horta. O cultivo e a adubação foram abandonados há aproximadamente 15 anos e atualmente a área é coberta pela gramínea *Paspalum notatum*, algumas ervas e arbustos nativos. Foram utilizados 360 litros de solo, dos quais 270 foram submetidos à esterilização por aquecimento em estufa a uma temperatura de 75°C durante 48 horas. Este procedimento foi realizado três vezes em intervalos de uma semana. Os demais 90 litros do solo foram mantidos com a microbiota natural original.

A análise química dos solos natural e esterilizado foi realizada antes da semeadura. As características químicas das duas condições do solo estão apresentadas na Tabela 1. Potássio (K) e Fósforo (P) foram extraídos com Mehlich-1 e determinados por fotometria de chama e espectrofotometria, respectivamente. Cálcio (Ca), Magnésio (Mg) e Alumínio (Al) foram extraídos com KCl 1 M, sendo que Ca e Mg foram determinados por titulação inversa e Al foi determinado por titulação. O pH foi determinado em solução de CaCl₂ 0,01 M e o H⁺ + Al⁺³ foi determinado em tampão SMP.

2.3. Montagem do experimento, plantio e período de cultivo

Os sacos de cultivo com 1.5 litros foram cheios com os solos esterilizados e não esterilizados, sendo que para cada espécie de planta estudada, 30 sacos foram cheios com solo esterilizado e 10 sacos enchidos com solo natural original. Para cada espécie de planta, foram produzidos quatro grupos de 10 sacos de cultivo: o primeiro grupo foi composto por 10 sacos com solo esterilizado; o segundo grupo com 10 sacos de solo esterilizado aos quais foram adicionados 100 mL de um filtrado oriundo do solo natural original, sendo que o filtrado foi obtido com uso de papel filtro de 22 µm para a filtragem do solo natural original, obtendo-se assim apenas microrganismos presentes no solo natural e foram excluídos os propágulos de FMA; o terceiro grupo foi constituído de 10

sacos com solo esterilizado e foram adicionados 40 mL de solo natural original, que foi depositado a dois centímetros da superfície e no centro de cada saco de cultivo; o quarto grupo foi composto por 10 sacos com solo natural original. Os sacos de cultivo foram distribuídos nas bancadas da casa de vegetação em grupos, de acordo com os tratamentos que foram submetidos. Assim, a contaminação entre tratamentos pode ser evitada.

Um orifício de 1.0 cm de profundidade foi feito na parte central de cada saco de cultivo e cinco sementes de uma mesma espécie de planta foram colocadas no orifício e as sementes foram cobertas com o solo do próprio tratamento. Apenas para o terceiro tratamento, o orifício foi mais profundo e 40 mL de solo natural original foram depositados e as sementes foram colocadas sobre o solo natural original e cobertas com solo esterilizado. Este procedimento foi realizado para todas as espécies estudadas. Após o aparecimento das plântulas, os indivíduos foram desbastados e apenas um indivíduo foi deixado para crescer. Nos tratamentos em que foi usado solo natural original as plântulas que nasceram do banco de sementes foram periodicamente retiradas. As plântulas foram crescidas no período favorável, mantidas em crescimento por até 120 dias e foram regadas diariamente. O estudo foi realizado em casa de vegetação, com 75% de luz solar incidente, sem controle de temperatura.

2.4. Coleta das sementes

As sementes foram produzidas em diferentes períodos de acordo com a espécie de planta. As sementes foram coletadas após o período de formação e maturação e a coleta ocorreu antes das sementes maduras serem derrubadas. As sementes foram separadas de acordo com a espécie de planta, indivíduo e tratamento, foram colocadas em sacos de papel e guardadas em geladeira a 5°C. Após o período de produção, as sementes foram contadas e pesadas de acordo com a origem da espécie, indivíduo e tratamento.

Imediatamente após o término da produção, 20 sementes de cada espécie de planta, provenientes de cada tratamento, em três repetições, foram colocadas para germinar em bandejas contendo areia úmida e esterilizada. As sementes foram mantidas durante 40 dias e as plântulas nascidas foram contadas para determinar a porcentagem de germinação. Com as sementes remanescentes foi determinada a concentração de nutrientes, apresentada na Tabela 3. As sementes foram trituradas em moinho e foi realizada a digestão nitroperclórica em tubos de digestão para a determinação de P, K, Ca e Mg. A concentração de P foi determinada por espectrofotometria, a de K por fotometria de chama, e as de Ca e Mg por meio de espectrofotometria de absorção atômica. Para a determinação do teor de N, foram feitas análises em três amostras de 0,1g do material triturado em cada tratamento, efetuada a digestão sulfúrica e, posteriormente, determinado o conteúdo de N pelo método de Kjeldahl (Silva 1999). A análise das sementes de *D. insularis* não foi realizada por falta de material.

2.5. Coleta de dados da parte aérea e raiz

Após o término da produção das sementes, as plantas foram retiradas do solo e a parte aérea remanescente foi seca em estufa a 60°C para obter a sua massa seca. As raízes remanescentes foram retiradas do solo e lavadas em água corrente. Foi coletado pelo menos 3.0 g de raízes finas frescas dos diferentes indivíduos e tratamentos e foram armazenadas em FAA (5% de formol, 5% de ácido acético e 90% de álcool 70%). Em 20 segmentos de raízes finas, com quatro repetições, foi determinado o diâmetro das raízes e o comprimento dos pêlos absorventes usando um microscópio ótico 100× e ocular micrométrica (Manjunath & Habte 1991). A incidência dos pelos absorventes (%) foi acessada pela presença dos pêlos em 100 intersecções entre a raiz e as linhas da placa (Zangaro *et al.* 2005).

Para análise da porcentagem de colonização das raízes pelos FMA, foi utilizada 1.0 g de raiz que estava armazenada em FAA, oriundas dos diferentes tratamentos e espécies de plantas. As raízes

foram clarificadas em KOH 10%, acidificadas com HCl 1%, lavadas em água corrente e coradas com azul de tripano 0,05% em solução de lactoglicerol (Phillips & Hayman 1970). Segmentos de raízes finas, previamente corados, com aproximadamente 1.0 cm de comprimento, foram utilizados para determinar a colonização micorrízica, utilizando o método da intersecção de quadrantes em placas (Giovannetti & Moose 1980).

Após o término do período de cultivo, três amostras de solo de cada tratamento e espécie de planta foram coletadas para a determinação do carbono da biomassa microbiana (CBM) pelo método da fumigação-extração (Vance *et al.* 1987). Duas alíquotas de 20 g de solo foram pesadas e uma foi fumigada por 24h à 25 °C com clorofórmio livre de etanol após correção da umidade das amostras para 60% da capacidade de retenção de água. Após 24h de fumigação, foi realizada a extração com K₂SO₄ 0,5 M e filtragem. O carbono orgânico no extrato das duas alíquotas de solo foi quantificado pela oxidação com K₂Cr₂O₇ e titulação do remanescente com sulfato ferroso amoniacal (Anderson & Ingram 1993). O CBM foi calculado com base na diferença entre o C da amostra fumigada e o da amostra não fumigada, utilizando-se um fator KC = 0,33.

2.6. Análises dos dados

Os dados foram submetidos para ANOVA one-way, seguidos de comparação das médias com teste de Tukey e nível de significância de 0,05. Todos os dados foram submetidos às análises prévias de distribuição normal, utilizando o teste de Shapiro-Wilk. Dados que não apresentaram distribuição normal na ANOVA foram transformados em logaritmo antes da análise. Os dados expressos em porcentagem foram previamente transformados em arco-seno/100 antes da análise. A comparação das médias dos dados dos atributos químicos dos solos foi realizada com teste de Student e nível de significância de 0,05.

3. RESULTADOS

O processo de esterilização do solo que foi adotado não influenciou nas concentrações dos nutrientes quando se compara o solo esterilizado com o solo natural original (Tabela 1), e assim, as comparações entre os solos esterilizado e natural podem ser realizadas. O solo apresentou nutrientes em quantidades disponíveis que foram suficientes para o crescimento das plantas.

O carbono da biomassa microbiana (Tabela 2), que foi determinado ao final do crescimento e produção das sementes pelas espécies de plantas herbáceas, apresentou valores médios de 34, 144, 231 e 340 mg. kg⁻¹ de solo, para os tratamentos solo esterilizado (ES), solo com adição de filtrado (FI), solo com inoculação de solo natural original (IN) e solo natural original (NO), respectivamente.

A massa seca da parte aérea de *C. echinatus* foi significativamente menor nas plantas que cresceram em solo natural original (NO) quando comparado com os outros tratamentos (Figura 1). Para *C. incana* a massa seca da parte aérea foi significativamente menor em (NO) em relação aos demais tratamentos e as plantas crescidas no solo com adição de filtrado de solo natural original (FI) foi significativamente maior do que em solo com inoculação de 40 mL de solo natural original (IN), estes últimos não diferiram do tratamento solo esterilizado (ES). Para *B. pilosa* a massa seca da parte aérea foi significativamente maior em (ES) em relação aos demais tratamentos, que não diferiram entre si. Não houve diferenças entre os tratamentos para *L. nepetifolia*. Para *S. arundinaceum* a massa seca da parte aérea foi significativamente maior em (ES) quando comparado com (NO), estes últimos não diferiram de (FI) e (IN) que também não diferiram entre si. Para *D. insularis* a massa seca da parte aérea foi significativamente maior em (ES) comparado com (IN) e não diferiram de (FI) e (NO) que também não foram diferentes entre si.

Para *C. incana* a massa das sementes por plantas foi significativamente maior em (IN) em relação aos demais tratamentos, que não foram diferentes entre si (Figura 2). Para *B. pilosa* a massa das sementes produzidas foi significativamente maior em (ES) do que em (FI) e (IN), porém não

diferiu de (NO), sendo que este último diferiu significativamente de (FI). A massa das sementes por plantas produzidas em *C. echinatus*, *L. nepetifolia*, *S. arundinaceum* e *D. insularis* não apresentaram diferenças entre os tratamentos.

Para *C. incana* o número de sementes foi significativamente maior em (IN) do que os demais tratamentos, que não foram diferentes entre si (Figura 3). Para *B. pilosa* o número de sementes produzidas foi significativamente maior em (ES) e (NO) comparado a (FI), porém não diferiram de (IN), sendo que este último não diferiu de (FI). Para *C. echinatus*, *L. nepetifolia* e *S. arundinaceum* o número de sementes produzidas não diferiu entre os tratamentos. Para *D. insularis* o número de sementes produzidas foi significativamente maior em (IN) comparado a (ES), porém (FI) e (NO) não foram diferentes de (IN) e (ES) e também entre si.

A massa por unidade de semente produzida em *C. echinatus*, *C. incana* e *L. nepetifolia* não apresentaram diferenças entre os tratamentos (Figura 4). Para *B. pilosa* a massa por unidade de semente foi significativamente maior em (ES) comparado a (FI) e (IN), porém não diferiu de (NO), sendo que este último não foi diferente de (FI) e (IN) que não foram diferentes entre si. Para *S. arundinaceum* a massa por unidade de semente foi significativamente maior em (NO) do que em (IN), sendo que estes últimos não diferiram de (ES) e (FI) e que também não diferiram entre si. Para *D. insularis* a massa por unidade de semente foi significativamente maior em (IN) quando comparado a (ES) e (NO), porém todos estes não diferiram de (FI).

A porcentagem de germinação das sementes em *C. echinatus* foi significativamente maior em (NO) comparado a (ES), sendo que estes tratamentos não foram diferentes de (FI) e (IN) que também não diferiram entre si (Figura 5). Para *C. incana* a porcentagem de germinação foi significativamente maior em (NO) comparado a (FI), sendo que estes tratamentos não foram diferentes de (ES) e (IN) que não diferiram entre si. Para *L. nepetifolia* e *D. insularis* as porcentagens de germinação foram maiores em (IN) e (NO) quando comparado com (ES) e (FI) sendo que estes dois grupos de tratamentos não diferiram entre si. Para *B. pilosa* a porcentagem de

germinação não apresentou diferenças entre os tratamentos. Para *S. arundinaceum* a porcentagem de germinação foi significativamente maior em (IN) comparado a (FI), sendo que estes não diferiram de (ES) e (NO) que também não diferiram entre si.

A média da concentração de Ca contida nas sementes de *C. echinatus* cultivado em (ES) foi significativamente maior do que os demais tratamentos, sendo que (FI) foi significativamente maior do que (IN) e (NO), e estes últimos não diferiram entre si (Tabela 3). Para *L. nepetifolia* a concentração de Ca foi significativamente maior em (NO) comparado a (ES), sendo que ambos não diferiram de (FI) e (IN) que também não diferiram entre si. As demais espécies não apresentaram diferenças entre os tratamentos. A concentração de Mg e P nas sementes de todas as espécies estudadas não apresentaram diferenças entre os tratamentos. A concentração de K nas sementes de *B. pilosa* crescida em (NO) foi significativamente maior do que em (IN), sendo este último significativamente maior do que (ES) e (FI) que não diferiram entre si. A concentração de K em *C. incana* foi significativamente maior em (ES) e (FI) comparado a (IN) e (NO) que não diferiram entre si. A concentração de K em *L. nepetifolia* foi significativamente maior e (ES) e (IN) quando comparado a (FI), porém estes três tratamentos não diferiram de (NO). As demais espécies não apresentaram diferenças para o K entre os tratamentos. A concentração de N nas sementes de *B. pilosa* foi significativamente maior em (NO) quando comparado com (FI), sendo que ambos não foram diferentes de (ES) e (IN) que não diferiram entre si. As demais espécies não apresentaram diferenças na concentração do N para todos os tratamentos.

As colonizações das raízes por FMA para todas as espécies de plantas foram elevadas para os tratamentos que continha os propágulos dos fungos no solo (IN) e (NO) e extremamente baixa para os tratamentos que não continha os FMA na fase inicial de crescimento das plantas (Figura 6). A média da colonização das raízes por FMA em *C. echinatus*, *B. pilosa*, *L. nepetifolia* e *S. arundinaceum* foi significativamente maior nas plantas crescidas em (IN) e (NO) quando comparadas com (ES) e (FI) sendo que estes dois grupos de tratamentos não diferiram entre si. A colonização das raízes por FMA em *C. incana* e *D. insularis* foi significativamente maior em (NO)

quando comparado com (IN), sendo que estes dois tratamentos foram significativamente maiores do que (ES) e (FI) que não diferiram entre si.

A média do diâmetro das raízes finas de *C. echinatus* crescidas em (NO) e (IN) foram significativamente maiores do que as plântulas crescidas em (FI) sendo que estes três tratamentos não diferiram de (ES) (Figura 7). O diâmetro das raízes de *C. incana* foi significativamente maior em (NO) comparado a (ES), sendo que ambos não foram diferentes de (FI) e (IN) que não diferiram entre si. Os diâmetros das raízes de *B. pilosa* e *L. nepetifolia* foram significativamente maiores em (NO) e (IN) do que em (ES) e (FI) que não diferiram entre si. O diâmetro das raízes de *S. arundinaceum* foi significativamente maior em (NO) e (IN) quando comparado a (ES), porém os tratamentos (IN) e (FI) não diferiram entre si, como também (FI) e (ES) não foram diferentes entre si. O diâmetro de *D. insularis* foi significativamente maior em (NO) quando comparado com os demais tratamentos, enquanto que o diâmetro em (IN) foi significativamente maior do que em (ES) e (FI) que não diferiram entre si.

A média do comprimento dos pêlos absorventes de *C. incana* foi significativamente maior nas plantas crescidas em (ES) e (FI) quando comparado com (NO) sendo que estes três tratamentos não foram diferentes de (IN) (Figura 8). Para *B. pilosa* o comprimento dos pêlos absorventes foi significativamente menor em (IN) quando comparado com (ES), (FI) e (NO) que não diferiram entre si. O comprimento dos pêlos absorventes de *L. nepetifolia* foi significativamente maior em (ES) e (FI) quando comparado a (NO), sendo que (FI) e (IN) não foram diferentes entre si, como também (IN) e (NO) não apresentaram diferenças. O comprimento de pêlos absorventes de *D. insularis* foi significativamente maior em (ES) comparado a (NO), sendo que estes tratamentos não diferiram de (FI) e (IN) que não foram diferentes entre si. Para *C. echinatus* e *S. arundinaceum* o comprimento dos pêlos absorventes não apresentaram diferenças entre os tratamentos.

A incidência de pêlos absorventes em *C. echinatus* e *C. incana* foi significativamente maior em (ES) e (FI) quando comparado com (IN) e (NO) sendo que o grupo dos dois tratamentos não diferiu

entre si (Figura 9). Para *B. pilosa* a incidência dos pêlos foi significativamente maior em (ES) comparado com (FI) e que este último também foi significativamente maior do que (IN), sendo que (NO) não diferiu de (FI) e (IN). Para *L. nepetifolia* a incidência dos pêlos foi significativamente maior em (ES) e (FI) comparado a (NO) porém estes três tratamentos não diferiram de (IN). Para *S. arundinaceum* a incidência de pêlos foi significativamente maior em (ES) quando comparado a (FI), (IN) e (NO) que não foram diferentes entre si. Para *D. insularis* a incidência de pêlos foi significativamente maior em (ES) comparado a (NO), sendo que ambos não diferiram de (FI) e (IN) que não foram diferentes entre si.

Os valores médios da amplitude de variação dos desvios padrões (Tabela 4) dos dados de crescimento e das características das sementes das espécies herbáceas apresentaram uma média de 51%, 40%, 16% e 17% de variação para as espécies cultivadas em solo esterilizado (ES), solo com filtrado de solo natural original (FI), solo com inóculo de solo natural original (IN) e solo natural original não esterilizado (NO), respectivamente. No Anexo 1 são apresentados os intervalos de confiança nos diferentes tratamentos das diferentes espécies de plantas.

4. DISCUSSÃO

4.1. Interação FMA-microrganismos no crescimento e nas características das raízes das plantas

As plantas que cresceram no solo com adição de filtrado de microrganismos não apresentaram diferenças no crescimento quando comparado com as espécies que cresceram em solo esterilizado, apesar da importância destes microrganismos associados às raízes em contribuir para melhorar o desenvolvimento das plantas (Barea 1997; Barea & Richardson 2015; Baniaghil *et al.* 2013; Kannahi e Kowsalya 2013; Verma *et al.* 2010, 2013). Possivelmente a alta fertilidade do solo e as características morfológicas apresentadas pelas raízes das espécies herbáceas podem ter contribuído para compensar a ausência da comunidade microbiana. Neste sentido, as diferenças de crescimento das plantas entre os dois tratamentos não ocorreram. As características morfológicas das raízes das

espécies herbáceas, como o pequeno diâmetro das raízes absorventes, que reflete em alto comprimento específico, o elevado comprimento dos pêlos absorventes e a sua alta incidência amplifica a área de exploração da raiz no solo (Comas & Eissenstat 2004; Rondina *et al.* 2014; Zangaro *et al.* 2007), garantindo um suprimento de nutrientes que pode ser adequado para o crescimento das plantas. Portanto, devido ao curto período de vida (Lorenzi 2000) e da alta demanda energética das espécies das fases iniciais da sucessão (Reich 1998; Zangaro *et al.* 2003), as características morfológicas das raízes surgem como uma resposta estratégica a sua inerente alta demanda nutricional (Rondina *et al.* 2014; Zangaro *et al.* 2008, 2012, 2014). Porém, mesmo crescendo em solo com alta disponibilidade de nutrientes, as características morfológicas das raízes não foram suficientes para tornar as biomassas dos indivíduos das diferentes espécies mais homogêneas, visto que ocorreu uma grande variação na amplitude do desvio padrão na produção da biomassa para todas as espécies de plantas que cresceram tanto no solo esterilizado como no solo com adição de filtrado de microrganismos. Portanto, apenas os microrganismos do solo que foram adicionados como filtrado (ausência de FMA) e que estão presentes na rizosfera das plantas, não foram suficientes para equilibrar a produção da biomassa das plantas.

Na micorrizosfera ocorre relação de sinergismo com os microrganismos (Amora-Lazcano *et al.* 1998; Azcón-Aguilar & Barea 1992; Barea 1997; Cordier *et al.* 1999; Linderman 1992), sendo que as populações de bactérias que promovem o crescimento das plantas são influenciadas positivamente pelo micélio dos FMA (André *et al.* 2003; Founoune *et al.* 2002; Frey *et al.* 1997) e também funciona como o veículo para a colonização das raízes por essas bactérias (Bianciotto *et al.* 2000). Neste estudo, quando a comunidade de microrganismos estava associada aos FMA, como nos tratamentos solo inoculado com solo natural (IN) e no solo natural original (NO), as respostas de crescimento das plantas foram semelhantes e mais homogêneas para a maioria dos indivíduos, apesar da menor biomassa produzida. Assim, na presença da interação FMA-microrganismos as espécies de plantas produziram indivíduos com biomassa mais homogênea entre si, visto que a amplitude de variação do desvio padrão foi pequena. Este resultado sugere que o sinergismo FMA-

microrganismos da rizosfera das plantas proporciona maior exploração das formas de utilização dos recursos do solo (Bell *et al.* 2005), tornando a absorção de nutrientes mais eficiente e possibilita alcançar maior equilíbrio no crescimento entre os indivíduos das diferentes espécies de plantas. A interação FMA-microrganismos atua no crescimento e na proteção das plantas (Duijff *et al.* 1997; Klopper 1994; Sturz & Novak 2000; Van Loon *et al.* 1998), através do aumento da absorção de água e nutrientes, aumento da taxa fotossintética e maior tolerância aos estresses bióticos e ambientais (Reis *et al.* 2010). A elevada taxa de colonização das raízes por FMA produziu modificações nas características morfológicas das raízes, que apresentaram raízes absorventes com maior diâmetro, com pêlos absorventes mais curtos e com menor incidência, em comparação aos tratamentos sem FMA-microrganismos. Portanto, na presença dessa interação é possível verificar a intrínseca plasticidade das raízes das espécies herbáceas, como também demonstra que as plantas obtêm mais nutrientes do solo e que não precisaram modificar as suas raízes para obter uma morfologia mais eficiente para aumentar a sua área de absorção (Zangaro *et al.* 2005, 2007).

Altos valores na intensidade da colonização por FMA foram observados em todas as espécies estudadas nos tratamentos com interação FMA-microrganismos. Alta colonização micorrízica também tem sido encontrada em muitos estudos com espécies herbáceas e arbustivas em diversas regiões tropicais (Kalinhoff *et al.* 2009; Lekberg *et al.* 2008; Muthukumar & Prakash 2009; Rondina *et al.* 2014; Zangaro *et al.* 2008, 2012, 2014), demonstrando que as espécies de plantas das fases iniciais da sucessão são muito receptivas aos FMA. Esta alta abundância dos FMA nas raízes pode ser uma adaptação das espécies herbáceas as condições dos trópicos, como alta incidência de luz, altas temperaturas e umidade (Rondina *et al.* 2014), que melhoram a capacidade fotossintética das plantas (Lusk *et al.* 2008; Poorter & Rozendaal 2008) e a quantidade de fotoassimilados que são exportados para as raízes e que parte são utilizadas para manutenção dos FMA (Lynch & Ho 2005). Neste estudo, a produção de biomassa foi muito semelhante para as espécies de plantas que cresceram em solo sem interação FMA-microrganismos (ES e FI), como também foi semelhante para as espécies que cresceram em solo com interação FMA-microrganismos (IN e NO). Porém, as

plantas que cresceram em solos na presença da interação FMA-microrganismos apresentaram biomassa menor do que as plantas que cresceram em solos sem a interação. Esta menor biomassa pode ser devido ao custo da simbiose, onde parte do carbono fixado na fotossíntese foi utilizada para a manutenção dos FMA que ocorreram abundantemente no sistema de raízes (Lynch & Ho 2005; Ryan *et al.* 2005). Este dreno de carbono tem sido verificado em muitas espécies de plantas herbáceas de crescimento rápido das fases iniciais da sucessão (Rondina *et al.* 2014), sendo que as plantas que tiveram menor produção de biomassa na presença de FMA também tiveram aumento da área foliar total, da expansão da folha e dos nutrientes na parte aérea. Portanto, este aumento do potencial fotossintético pode ser uma resposta das plantas ao aumento da demanda de C devido à alta intensidade dos FMA nas raízes (Wright *et al.* 1998) e o aumento do dreno de C pode ter sido compensado pelo aumento da concentração dos nutrientes na parte aérea (Rondina *et al.* 2014).

4.2. Interação FMA-microrganismos na produção e qualidade das sementes

A maioria das espécies de plantas não apresentou diferenças na produção das sementes e nas suas características, na presença ou na ausência da interação FMA-microrganismos, o que é atribuído a grande amplitude de variação do desvio padrão das plantas que cresceram na ausência da interação. Por exemplo, a massa das sementes produzidas por planta, o número de sementes, a massa da unidade de semente e a concentração de nutrientes nas sementes, apresentaram poucas diferenças entre as plantas que cresceram na ausência e na presença da interação. Porém, semelhante ao ocorrido para a produção de biomassa, todos os parâmetros relacionados com as características das sementes tornaram-se mais homogêneos na presença da interação, visto que os valores da amplitude de variação do desvio padrão foram menores para maioria das espécies de plantas que cresceram na presença da interação quando comparado com as espécies que cresceram na sua ausência. Portanto, a presença da interação FMA-microrganismos na rizosfera das plantas proporcionou maior equilíbrio na produção das sementes e nas suas características entre os indivíduos das diferentes espécies de plantas. Como todos os indivíduos de todas as espécies de

plantas que cresceram nos tratamentos com a interação apresentaram elevados valores de colonização das raízes por FMA, é possível que a presença do fungo simbiote e suas interações podem explicar a redução na amplitude de variação das características das sementes. As plantas colonizadas por FMA absorvem mais eficientemente diversos minerais do solo, especialmente o P, com conseqüente aumento das suas concentrações na parte aérea (Siqueira & Saggin-Junior 2001; Smith & Read 2008; Zangaro *et al.* 2000, 2003). As espécies herbáceas de curto tempo de vida florescem e produzem sementes rapidamente e a demanda de energia é alta (Newell & Tramer 1978). Assim, os benefícios obtido da interação FMA-microrganismos além de estimular a taxa fotossintética das plantas herbáceas (Rondina *et al.* 2014; Yolanda *et al.* 2012) que melhora a alocação de fotoassimilados e nutrientes para a produção das flores (Bryla & Koide 1990; Gange & Smith 2005; Koide & Lu 1992; Lu & Koide 1994; Perner *et al.* 2007; Rondina *et al.* 2014; Srivastava & Mukerji 1995; Stanley *et al.* 1993), também melhorou e tornou mais constante o fornecimento de nutrientes durante a formação das sementes, melhorando a distribuição dos nutrientes e alcançando maior homogeneidade dentro das sementes.

Para a maioria das espécies herbáceas, as sementes que foram produzidas pelas plantas que cresceram com a interação FMA-microrganismos apresentaram maior porcentagem de germinação e menor amplitude de variação do que as sementes produzidas na ausência da interação. Estas sementes também apresentam um conteúdo de nutrientes mais homogêneo e também exibiram maior uniformidade e maior potencial de germinação. Portanto, a interação FMA-microrganismos influenciou positivamente na diminuição da amplitude de variação e aumentou a homogeneidade das características das sementes, influenciando positivamente no seu potencial de germinação e provavelmente aumentando o vigor das plântulas que irão ser formadas. Assim, a interação FMA-microrganismos surge como um fator biótico importante que pode contribuir para melhorar a adaptação das plantas ao o meio ambiente e também podem contribuir para a composição da estrutura genética das populações e comunidades futuras (Sanders *et al.* 1999).

4.3. Interação FMA-microrganismos na diversidade das plantas

Muitos fatores regulam a estrutura e a diversidade de populações e de comunidades de plantas naturais, sendo que a diversidade genética pode ser crucial para a manutenção da estabilidade dos ecossistemas (van der Heijden 1998). Os fatores mais importantes que determinam a diversidade nas populações de plantas é a diversidade genética da população, a variação da resposta dos indivíduos aos diferentes ambientes e as interações com organismos do solo (Sanders *et al.* 1999). Quando ocorre redução no tamanho de uma população de planta, pode ocorrer o efeito gargalo de garrafa, que ocasiona diminuição da variabilidade genética, aumenta a frequência de endocruzamentos e reduz os heterozigotos nas populações futuras, reduzindo as chances de estabelecimento das plantas (Hartl & Clark 2010; Wang *et al.* 1998).

Neste estudo, as espécies herbáceas que cresceram na ausência da interação FMA-microrganismos produziram sementes com menor taxa de germinação do que as mesmas espécies que cresceram na presença da interação, o que pode ser um fator que conduz para a perda de variabilidade genética e que pode diminuir a contribuição para o pool gênico da próxima geração (Hartl & Clark 2010; Wang *et al.* 1998). Assim, para obter maiores chances de instalação, competição e colonização de novos ambientes é importante que as espécies de plantas produzam o maior número de indivíduos que apresentam maiores chances para se estabelecer. Para isso, a interação FMA-microrganismos surge como um grande aliado das comunidades de plantas herbáceas das fases iniciais da sucessão, porque influenciam positivamente na produção de sementes que apresentam melhor qualidade, que podem originar descendentes vigorosos e com grande capacidade para competir e estabelecer. Portanto, a interação FMA-microrganismos melhora o estado nutricional das plantas, e como consequência, promove melhorias na fecundidade, aumenta o sucesso reprodutivo, aumenta e equilibra os nutrientes das sementes, aumenta a qualidade das sementes e aumenta o potencial de germinação. Estes benefícios nas características das sementes deverá proporcionar impacto positivo no vigor e na competitividade das plântulas, podendo resultar

em aumento no tamanho da prole ao longo do tempo, que poderá ser composta de indivíduos com maior variabilidade genética.

5. CONCLUSÃO

Neste estudo foi observada uma propriedade importante dos parâmetros de produção de biomassa e das características das sementes: todas as espécies de plantas apresentaram alta amplitude de variação no desvio padrão para as plantas que cresceram no solo esterilizado (ES) e no solo esterilizado com adição de filtrado de microrganismos e ausência de FMA (FI), enquanto que as espécies de plantas que cresceram no solo com adição de solo natural original (IN) e no solo natural original (NO), apresentaram menor amplitude de variação. Foi verificado que a interação FMA-microrganismos, que ocorreu apenas em (IN e NO), influenciou negativamente o crescimento das plantas e positivamente as características das sementes, sendo atribuída a esta interação o surgimento de um maior equilíbrio e maior homogeneidade na produção de biomassa e na qualidade das sementes produzidas. Estes resultados colocam a interação FMA-microrganismos como um fator biótico de alta relevância que contribui para tornar mais homogênea a produção de sementes por indivíduo, melhora a distribuição dos nutrientes nas sementes, proporciona a formação de sementes mais viáveis com maior potencial de germinação, produz maior número de plântulas.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem a Osmar Rodrigues Brito pela utilização do laboratório de solos do Centro de Ciências Agrárias da Universidade Estadual de Londrina e Marcio Praxedes pela assistência na determinação dos nutrientes. Agradecemos também a Artur Berbel Lirio Rondina pela assistência na determinação do carbono da biomassa microbiana, a Edson Mendes Francisco pela assistência na coleta de sementes e a Valdecir A. Castilho pela coleta de solo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMORA-LAZCANO, E., VÁZQUEZ, M. M. & AZCÓN, R. 1998. Response of nitrogen-transforming microorganisms to arbuscular mycorrhizal fungi. *Biology and Fertility of Soils* 27:65–70.
- ANDERSON, J. M. & INGRAM, J. S. I. 1993 *Tropical soil biology and fertility: a handbook of methods*. Wallingford: CAB international, pp. 171.
- ANDRÉ, S., DUPPONOIS, R. & NEYRA M. 2003. Arbuscular mycorrhizal symbiosis changes the colonization pattern of *Acacia tortilis* spp. *raddiana* rhizosphere by two strains of rhizobia. *Microbial Ecology* 45:137–144
- AZCÓN-AGUILAR, C. & BAREA, J. M. 1992. Interactions between mycorrhizal fungi and other rhizosphere microorganisms. In: Allen, M. J. (eds.) *Mycorrhizal Functioning. An Integrative Plant-fungal Process*. Routledge, Chapman & Hall Inc., New York. pp. 163–198.
- AZCÓN-AGUILAR, C. & BAREA, J. M. 2015. Nutrient cycling in the mycorrhizosphere. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 25 (2):372–396
- BANIAGHIL, N., ARZANESH, M. H., GHORBANLI, M. & SHAHBAZI, M. 2013. The effect of plant growth promoting rhizobacteria on growth parameters, antioxidant enzymes and microelements of canola under salt stress. *Journal of Applied Environmental and Biological Sciences* 3(1):17–27
- BAREA, J. M. 1997. Mycorrhiza/bacteria interactions on plant growth promotion. In: Ogoshi, A., Kobayashi, L., Homma, Y., Kodama, F., Kondon, N. & Akino, S. (eds) *Plant Growth-promoting Rhizobacteria, Present Status and Future Prospects*. OECD, Paris. pp. 150–158.
- BAREA, J. M. & RICHARDSON, A. E. 2015. Phosphate mobilization by soil microorganisms. in: Lugtenberg, B. (ed). *Principles of Plant-Microbe Interactions*. Springer, pp. 225–234.

- BELL, T., NEWMAN, J. A., SILVERMAN, B. W., TURNER, S. L. & LILLEY, A. K. 2005. The contribution of species richness and composition to bacterial services. *Nature* 436:1157–1160.
- BEVER, J. D., WESTOVER, K. M. & ANTONOVICS, J. 1997. Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology* 85:561–573.
- BIANCIOOTTO, V., LUMINI, E., LANFRANCO, L., MINERDI, D., BONFANTE, P. & PEROTTO, S. 2000. Detection and identification of bacterial endosymbionts in arbuscular mycorrhizal fungi belonging to the family Gigasporaceae. *Applied and Environmental Microbiology* 66:4503–4509.
- BRYLA, D. R. & KOIDE, R. T. 1990. Regulation of reproduction in wild and cultivated *Lycopersicon esculentum* Mill. by vesicular–arbuscular mycorrhizal infection. *Oecologia* 84:74–81.
- CALLAWAY, R. M., BEDMAR, E. J., REINHART, K. O., SILVAN, C. G. & KLIRONOMOS, J. 2011. Effects of soil biota from different ranges on *Robinia* invasion: acquiring mutualists and escaping pathogens. *Ecology* 92(5):1027–1035.
- CAVIGELLI, M. A. & ROBERTSON, G. P. 2000. The functional significance of denitrifier community composition in a terrestrial ecosystem. *Ecology* 81:1402–1414.
- CAVIGELLI, M. A. & ROBERTSON, G. P. 2001. Role of denitrifier diversity in rates of nitrous oxide consumption in a terrestrial ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry* 33, 297–310.
- COMAS, L. H., BOUMA, T. J. & EISSENSTAT, D. M. 2002. Linking root traits to potential growth rate in six temperate tree species. *Oecologia* 132:34–43
- COMAS, L. H. & EISSENSTAT, D. M. 2004. Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. *Functional Ecology* 18:388–397.

- CORDIER, C., LEMOINE, M. C., LEMANCEAU, P., GIANINAZZI-PEARSON, V. & GIANINAZZI, S. 1999. The beneficial rhizosphere: a necessary strategy for microplant production. *Acta Horticulturae*. 530:259–265.
- DA SILVA, F. C. 1999. *Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes*. EMBRAPA. Brasília. pp. 370
- DUIJFF, B. J., GIANINAZZI-PEARSON, V. & LEMANCEAU, P. 1997. Involvement of the outer membrane lipopolysaccharides in the endophytic root colonization of tomato roots by biocontrol *Pseudomonas fluorescens* strain WCS417r. *New Phytologist* 135:325–334.
- EISSENSTAT, D. M., WELLS, C. E., YANAI, R. D. & WHITBECK, J. L. 2000. Building roots in a changing environment: implications for root longevity. *New Phytologist* 147:33–42.
- FAO. 1994. *Soil map of the world*. FAO-UNESCO, Rome. pp. 140
- FOUNOUNE, H., DUPONNOIS, R., MEYER, J. M., THIOULOUSE, J., MASSE, D., CHOTTE, J. L. & NEYRA, M. 2002. Interactions between ectomycorrhizal symbiosis and fluorescent pseudomonads on *Acacia holoserica*: Isolation of mycorrhiza helper bacteria (MHB) from a soudano-Sahelian soil. *FEMS Microbiology Ecology* 41:37–46.
- FREY, P., FREY-KLETT, P., GARBAYE, J., BERGE, O. & HEULIN, T. 1997. Metabolic and genotypic fingerprinting of fluorescent pseudomonads associated with the Douglas fir *Laccaria bicolor* and Douglas fir. *Applied and Environmental Microbiology* 63:1852–1860.
- GANGE, A. C. & SMITH, A. K. 2005. Arbuscular mycorrhizal fungi influence visitation rates of pollinating insects. *Ecological Entomology* 30:600–606.
- GARBAYE, J. 1991. Biological interactions in the rhizosphere. *Experientia* 47:370–375.
- GARBAYE, J. & BOWEN, G. D. 1989. Stimulation of ectomycorrhizal infection of *Pinus radiata* by some microorganisms associated with the mantle of ectomycorrhizas. *New Phytologist* 112:383–388.

- GIOVANNETTI, M. & MOSSE, B. 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infections in roots. *New Phytologist* 84:489–500.
- GRIFFITHS, B. S., KUAN, H. L., RITZ, K., GLOVER, L. A., MCCAIG, A. E. & FENWICK, C. 2004. The relationship between microbial community structure and functional stability, tested experimentally in an upland pasture soil. *Microbial Ecology* 47:104–113.
- GRIFFITHS, B. S., RITZ, K., WHEATLEY, R., KUAN, H. L., BOAG, B., CHRISTENSEN, S., EKELUNDB, F., SØRENSEN, S. J., MULLER, S. & BLOEM, J. 2001. An examination of the biodiversity–ecosystem function relationship in arable soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry*. 33:1713–1722.
- HARTL, D. L., CLARK, A. G. 2010. *Princípios de genética de populações*. Porto Alegre. Artmed, xii. pp. 660.
- HORZ, H. P., BARBROOK, A., FIELD, C. B. & BOHANNAN, B. J. M. 2004. Ammonia-oxidizing bacteria respond to multifactorial global change. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America* 101:15136–15141.
- JARAMILLO, V. J., AHEDO-HERNANDEZ, R. & KAUFFMAN, J. B. 2003. Root biomass and carbon in a tropical evergreen forest of Mexico: changes with secondary succession and forest conversion to pasture. *Journal of Tropical Ecology* 19:457–464.
- KALINHOFF, C., CÁCERES, A. & LUGO, L. 2009. Mudanças na biomassa de raízes e micorrizas arbusculares em cultivos itinerantes do Amazonas Venezuelano. *Interciencia* 34:571–576
- KANNAHI, M. & KOWSALYA, M. 2013. Efficiency of plant growth promoting rhizobacteria for the enhancement of *Vigna mungo* growth. *Journal of Chemical & Pharmaceutical Research* 5:46–52.
- KLOPPER, J. W. 1994. Plant growth-promoting rhizobacteria (other systems) In: Okon, Y. (eds) *Azospirillum/plant associations*. CRC Press, Boca Raton. pp. 111–118.

- KOIDE, R. T. & LU, X. 1992. Mycorrhizal infection of wild oats: maternal effects on offspring growth and reproduction. *Oecologia* 90:218–225.
- KULMATISKI, A., BEARD, K. H. & STEVENS, J. R. 2008. Plant-soil feedbacks: a meta-analytical review. *Ecology Letters* 11:980–992.
- LEKBERG, Y., KOIDE, R. T. & TWOMLOW, S. J. 2008. Effect of agricultural management practices on arbuscular mycorrhizal fungal abundance in low-input cropping systems of southern Africa: a case study from Zimbabwe. *Biology and Fertility of Soils* 44:917–923.
- LINDERMAN, R. G. 1988. Mycorrhizal interactions with the rhizosphere microflora: The mycorrhizosphere effect. *Phytopathology* 78:366–371.
- LINDERMAN, R. G. 1992. Vesicular-arbuscular mycorrhizae and soil microbial interactions. *Mycorrhizae in Sustainable Agriculture* 54: 45–70.
- LORENZI, H. 2000. *Plantas daninhas do Brasil: terrestres, aquáticas, parasitas e tóxicas*, 3rd edn. Instituto Plantarum, Nova Odessa. pp. 90
- LU, X. & KOIDE, R. T. 1994. The effects of mycorrhizal infection on components of plant growth and reproduction. *New Phytologist* 128:211–218.
- LUSK, C. H., REICH, P. B., MONTGOMERY, R. A., ACKERLY, D. D. & CAVENDER-BARES, J. 2008. Why are evergreen leaves so contrary about shade? *Trends in Ecology and Evolution* 23:299–303.
- LYNCH, J. P. & HO, M. D. 2005. Rhizoeconomics: carbon costs of phosphorus acquisition. *Plant and Soil* 269:45–56.
- MANJUNATH, A. & HABTE, M. 1991. Root morphological characteristics of host species having distinct mycorrhizal dependency. *Canadian Journal of Botany* 69: 671–676.

- MUTHUKUMAR, T. & PRAKASH, S. 2009. Arbuscular mycorrhizal morphology in crops and associated weeds in tropical agroecosystems. *Mycoscience* 50:233–239.
- NEWELL, S. J. & TRAMER, E. J. 1978. Reproductive strategies in herbaceous plant communities during succession. *Ecology* 59:228–234.
- PERNER, H., SCHWARTZ, D., BRUNS, C., MADER, 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.
- POORTER, L. & ROZENDAAL, D. M. A. 2008. Leaf size and leaf display of thirty-eight tropical tree species. *Oecologia* 158:35–46.
- RAI, M. K. 2005 *Handbook of microbial biofertilizers*. Food Products Press.
- REICH, P. B., TJOELKER, M. G., WALTERS, M. B., VANDERKLEIN, D. W. & BUSCHENA, C. 1998. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional Ecology* 12:327–338.
- REINHART, K. O., PACKER, A., VAN DER PUTTEN, W. H. & CLAY, K. 2003. Plant-soil biota interactions and spatial distribution of black cherry in its native and invasive ranges. *Ecology Letters* 6:1046–1050.
- RONDINA, A. B. L., LESCANO, L. E. A. M., ALVES, R. A., MATSUURA, E. M., NOGUEIRA, M. A. & ZANGARO, W. 2014. Arbuscular mycorrhizas increase survival, precocity and flowering of herbaceous and shrubby species of early stages of tropical succession. *Journal of Tropical Ecology* 30:599–614
- RYAN, M. H., VANHERWAARDEN, A. F., ANGUS, J. F. & KIRKEGAARD, J. A. 2005. Reduced growth of autumn-sown wheat in a low-P is associated with high colonization by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 270:275–286.

- SANDERS, I. R., KOIDE, R. T. & SHUMWAY, D. L. 1999. Diversity and structure in natural communities: the role of the mycorrhizal symbiosis. In: *Mycorrhiza*. Springer Berlin Heidelberg. pp. 571–593.
- SHUMWAY, D. L. & KOIDE, R. T. 1994 Within-season variability in mycorrhizal benefit to reproduction in *Abutilon theophrasti* Medic. *Plant, Cell & Environment* 17:821–827.
- SIQUEIRA, J. O. & SAGGIN-JUNIOR, O. J. 2001. Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian native woody species. *Mycorrhiza* 11:245–255.
- SMITH, S. E. & READ, D. J. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*, 3rd ed. Academic Press, London, 2008. 802p.
- SRIVASTAVA, D. & MUKERJI, K. G. 1995. Field response of mycorrhizal and nonmycorrhizal *Medicago sativavar* local in the F1 generation. *Mycorrhiza* 5:219–221.
- STANLEY, M. R., KOIDE, R. T. & SHUMWAY, D. L. 1993. Mycorrhizal symbiosis increases growth, reproduction and recruitment of *Abutilon theophrasti* Medic. in the field. *Oecologia* 94:30–35.
- STURZ, A. V. & NOWAK, J. 2000. Endophytic communities of rhizobacteria and the strategies required to create yield-enhancing associations with crops. *Applied Soil Ecology* 15:183–190.
- VAN DER HEIJDEN, M. G. A., KLIRONOMOS, J. N., URSIC, M., MOUTOGLIS, P., STREITWOLF-ENGEL, R., BOLLER, T., WIEMKEN, A. & SANDERS, I. R. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396:69–72.
- VAN LOON, L. C., BAKKER, P. A. H. M. & PIETERSE, C. M. J. 1998. Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria. *Annual Review of Phytopathology* 36:453–483.
- VANCE, E. D., BROOKES, P. C. & JENKINSON, D. S. 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry* 19:703–707.

- VERMA, J. P., YADAV, J., TIWARI, K. N. & KUMAR, A. 2013. Effect of indigenous *Mesorhizobium* spp. and plant growth promoting rhizobacteria on yields and nutrients uptake of chickpea (*Cicer arietinum* L.) under sustainable agriculture. *Ecological Engineering* 51:282–286.
- VERMA, J. P., YADAV, J., TIWARI, K. N. & LAVAKUSH, S. V. 2010. Impact of Plant growth promoting rhizobacteria on crop production. *International Journal of Agricultural Research* 5:954–983.
- WRIGHT, D. P., SCHOLES, J. D. & READ, D. J. 1998. Effects of VA mycorrhizal colonization on photosynthesis and biomass production of *Trifolium repens* L. *Plant Cell and Environment* 21:209–216.
- YOLANDA, N. G., CERRATO, R. F. & SANTAMARIA, R. F. 2012. *Glomus intraradices* attenuates the negative effect of low Pi supply on photosynthesis and growth of papaya Maradol plants. *Journal of Botany*. 2012
- WANG, J., CABALLERO, A., KEIGHTLEY, P. D. & HILL, W. G. 1998. Bottleneck effect on genetic variance: a theoretical investigation of the role of dominance. *Genetics* 150:435–447.
- ZANGARO, W., ALVES, R. A., SOUZA, P. B., ROSTIROLA, L. V., LESCANO, L. E. A. M., RONDINA, A. B. L. & NOGUEIRA, M. A. 2014. Succession and environmental variation influence soil exploration potential by fine roots and mycorrhizal fungi in an Atlantic ecosystem in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 30:237–248.
- ZANGARO, W., ANDRADE, G., NOGUEIRA, M. A., NISHIDATE, F. R. & VANDRESEN, J. 2007. Relation among soil fertility, arbuscular mycorrhizas and root morphology in the growth of 12 successional native woody species from the south of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 23:53–62.

- ZANGARO, W., NISHIDATE, F. R., CAMARGO, F. R. S., ROMAGNOLI, G. G. & VANDERSEN, J. 2005. Relationships among arbuscular mycorrhizas, root morphology and seedling growth of tropical native woody species in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 21:529–540.
- ZANGARO, W., ANSANELO, A. P., LESCANO, L. E. A. M., ALVES, R. A., RONDINA, A. B. L. & NOGUEIRA, M. A. 2012. Infection intensity, spore density and inoculum potential of arbuscular mycorrhizal fungi decrease during secondary succession in tropical Brazilian ecosystems. *Journal of Tropical Ecology* 28:453–462.
- ZANGARO, W., ASSIS, R. L., ROSTIROLA, L. V., SOUZA, P. B., GONÇALVES, M. C., ANDRADE, G. & NOGUEIRA, M. A. 2008. Changes in arbuscular mycorrhizal associations and fine root traits in sites under different plant successional phases in southern Brazil. *Mycorrhiza* 19:37–45.

Lista de Tabelas

Tabela 1. Média (\pm DP) dos atributos químicos dos solos esterilizado e natural utilizados para o crescimento das plantas. Y= extração com KCl 1M; Z= extração com Mehlich-1.

	Tratamentos	
	Esterilizado	Natural
pH (CaCl ₂)	6.48 \pm 0.04a	6.44 \pm 0.05a
H ⁺ + Al ³⁺	3.47 \pm 0.11a	3.58 \pm 0.14a
Ca (cmol ₍₊₎ L ⁻¹) ^Y	8.28 \pm 0.13a	7.94 \pm 0.33a
Mg (cmol ₍₊₎ L ⁻¹) ^Y	2.24 \pm 0.11a	2.32 \pm 0.19a
P (mg. L ⁻¹) ^Z	35.8 \pm 2.74a	36.1 \pm 3.04a
K (cmol ₍₊₎ L ⁻¹) ^Z	0.72 \pm 0.08a	0.74 \pm 0.06a
Al (cmol ₍₊₎ L ⁻¹) ^Y	0.58 \pm 0.08a	0.54 \pm 0.05a
Cu (cmol ₍₊₎ L ⁻¹) ^Y	18.3 \pm 1.07a	20.1 \pm 2.29a
Zn (cmol ₍₊₎ L ⁻¹) ^Y	27.0 \pm 3.03a	25.8 \pm 2.98a
Fe (cmol ₍₊₎ L ⁻¹) ^Y	60.1 \pm 5.89a	58.3 \pm 4.51a
Mn (cmol ₍₊₎ L ⁻¹) ^Y	232.4 \pm 10.5a	256.9 \pm 16.8a

Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Student a 5% (n=5).

Tabela 2. Média (\pm DP) do carbono da biomassa microbiana no solo esterilizado (ES), solo com adição de filtrado (FI), solo com inoculação de solo natural original (IN) e solo natural original (NO). Os solos foram coletados ao final do período de crescimento das plantas.

Espécies	ES	FI	IN	NO
		mg.kg ⁻¹ solo seco		
<i>Cenchrus echinatus</i>	56.2 \pm 26.4 c	253.1 \pm 44.3 b	332.6 \pm 39.3 a	273.1 \pm 28.9 ab
<i>Bidens pilosa</i>	13.9 \pm 9.22 c	12.9 \pm 15.5 c	99.4 \pm 45.6 b	385.0 \pm 71.2 a
<i>Crotalaria incana</i>	26.9 \pm 33.1 b	114.3 \pm 15.1 a	113.7 \pm 20.1 a	127.6 \pm 30.9 a
<i>Leonotis nepetifolia</i>	12.4 \pm 10.1 d	50.9 \pm 23.4 c	104.2 \pm 29.6 b	488.1 \pm 67.9 a
<i>Digitaria insularis</i>	79.9 \pm 53.5 c	249.1 \pm 37.2 b	516.2 \pm 62.9 a	523.1 \pm 23.4 a
<i>Sorghum arundinaceum</i>	18.8 \pm 22.6 b	186.9 \pm 60.4 a	224.9 \pm 46.7 a	244.8 \pm 39.7 a

Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% (n=3).

Tabela 3. Médias (\pm DP) das concentrações de nutrientes nas sementes das espécies herbáceas cultivadas em solo esterilizado (ES), solo com adição de filtrado (FI), solo com inoculação de solo natural original (IN) e solo natural original (NO).

Espécies	Tratamentos	Nutrientes				
		Ca (g. kg ⁻¹)	Mg (g. kg ⁻¹)	K (g. kg ⁻¹)	P (g. kg ⁻¹)	N (g. kg ⁻¹)
<i>Cenchrus echinatus</i>	ES	0.84 \pm 0.30a	0.72 \pm 0.28a	6.44 \pm 1.75a	7.45 \pm 1.79a	0.95 \pm 0.58a
	FI	0.52 \pm 0.16b	0.69 \pm 0.21a	6.27 \pm 1.59a	7.64 \pm 1.64a	0.88 \pm 0.77a
	IN	0.45 \pm 0.03c	0.75 \pm 0.02a	7.43 \pm 0.57a	8.13 \pm 0.29a	1.05 \pm 0.11a
	NO	0.37 \pm 0.02c	0.75 \pm 0.03a	6.44 \pm 0.28a	8.59 \pm 0.26a	1.04 \pm 0.08a
<i>Bidens pilosa</i>	ES	2.76 \pm 1.14a	2.34 \pm 0.56a	10.56 \pm 3.24c	16.59 \pm 1.45a	2.76 \pm 0.44ab
	FI	2.50 \pm 0.85a	2.31 \pm 0.44a	14.19 \pm 2.14c	16.99 \pm 1.64a	2.26 \pm 0.33b
	IN	3.12 \pm 0.07a	2.86 \pm 0.13a	26.17 \pm 0.75b	18.53 \pm 0.99a	2.87 \pm 0.18ab
	NO	3.21 \pm 0.21a	2.98 \pm 0.13a	33.67 \pm 1.59a	17.79 \pm 0.59a	3.19 \pm 0.14a
<i>Crotalaria incana</i>	ES	2.04 \pm 0.23a	1.73 \pm 0.25a	18.65 \pm 2.06a	8.71 \pm 1.42a	4.94 \pm 0.77a
	FI	2.31 \pm 0.13a	1.75 \pm 0.30a	17.67 \pm 4.95a	9.65 \pm 1.46a	5.01 \pm 1.01a
	IN	2.13 \pm 0.07a	1.84 \pm 0.03a	10.56 \pm 0.49b	10.45 \pm 0.10a	5.40 \pm 0.12a
	NO	1.98 \pm 0.11a	1.75 \pm 0.09a	10.56 \pm 0.49b	9.64 \pm 0.36a	5.39 \pm 0.26a
<i>Leonotis nepetaefolia</i>	ES	1.95 \pm 0.35b	2.60 \pm 0.46a	7.92 \pm 0.28a	15.92 \pm 4.94a	3.49 \pm 0.64a
	FI	2.20 \pm 0.10ab	2.67 \pm 0.50a	6.77 \pm 0.28b	16.91 \pm 4.13a	3.61 \pm 0.48a
	IN	2.44 \pm 0.05ab	2.96 \pm 0.24a	7.92 \pm 0.57a	20.65 \pm 0.59a	3.81 \pm 0.04a
	NO	2.50 \pm 0.11a	2.88 \pm 0.22a	7.26 \pm 0.28ab	18.13 \pm 0.39a	3.72 \pm 0.04a
<i>Sorghum arundinaceum</i>	ES	1.12 \pm 0.22a	1.26 \pm 0.12a	2.47 \pm 2.00a	6.18 \pm 1.15a	1.43 \pm 0.41a
	FI	0.99 \pm 0.23a	1.21 \pm 0.14a	3.14 \pm 0.88a	5.89 \pm 0.95a	1.38 \pm 0.55a
	IN	1.18 \pm 0.08a	1.26 \pm 0.06a	3.10 \pm 0.08a	7.09 \pm 0.38a	1.62 \pm 0.04a
	NO	1.16 \pm 0.09a	1.19 \pm 0.07a	3.30 \pm 0.47a	7.13 \pm 0.33a	1.51 \pm 0.04a

Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% (n=3).

Tabela 4. Valores da amplitude de variação (%) dos desvios padrões dos dados de crescimento e das características das sementes das espécies herbáceas cultivadas em solo esterilizado (ES), solo com filtrado de solo natural original (FI), solo com inóculo de solo natural original (IN) e solo natural original não esterilizado (NO).

Parâmetros	Tratamentos			
	ES	FI	IN	NO
Massa seca da parte aérea	24	21	12	11
Massa total de sementes	111	81	37	38
Massa por unidade de semente	100	57	35	35
Número de sementes	117	84	32	45
Porcentagem de germinação	59	64	23	15
Cálcio	25	20	4	6
Magnésio	16	17	6	7
Potássio	28	15	5	7
Nitrogênio	15	27	5	5
Fósforo	16	13	4	3

Lista de Figuras

Figura 1. Média (\pm DP) da massa seca da parte aérea das espécies herbáceas crescidas no solo esterilizado (ES), solo com adição de filtrado (FI), solo com inoculação de solo natural original (IN) e solo natural original (NO). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% (n=10).

Figura 2. Média (\pm DP) da massa de sementes produzidas por planta das espécies herbáceas crescidas no solo esterilizado (ES), solo com adição de filtrado (FI), solo com inoculação de solo natural original (IN) e solo natural original (NO). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% (n=10).

Figura 3. Média (\pm DP) do número de sementes produzidas por planta das espécies herbáceas crescidas no solo esterilizado (ES), solo com adição de filtrado (FI), solo com inoculação de solo natural original (IN) e solo natural original (NO). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% (n=10).

Figura 4. Média (\pm DP) da massa por unidade de semente das espécies herbáceas crescidas no solo esterilizado (ES), solo com adição de filtrado (FI), solo com inoculação de solo natural original (IN) e solo natural original (NO). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% (n=10).

Figura 5. Média (\pm DP) da porcentagem de germinação das sementes das espécies herbáceas crescidas no solo esterilizado (ES), solo com adição de filtrado (FI), solo com inoculação de solo natural original (IN) e solo natural original (NO). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% (n=3).

Figura 6. Média (\pm DP) da colonização por FMA das raízes das espécies herbáceas crescidas no solo esterilizado (ES), solo com adição de filtrado (FI), solo com inoculação de solo natural original (IN)

e solo natural original (NO). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% (n=5).

Figura 7. Média (\pm DP) do diâmetro das raízes finas das espécies herbáceas crescidas no solo esterilizado (ES), solo com adição de filtrado (FI), solo com inoculação de solo natural original (IN) e solo natural original (NO). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% (n=10).

Figura 8. Média (\pm DP) do comprimento dos pêlos absorventes das espécies herbáceas crescidas no solo esterilizado (ES), solo com adição de filtrado (FI), solo com inoculação de solo natural original (IN) e solo natural original (NO). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% (n=10).

Figura 9. Média (\pm DP) da incidência de pêlos absorventes das espécies herbáceas crescidas no solo esterilizado (ES), solo com adição de filtrado (FI), solo com inoculação de solo natural original (IN) e solo natural original (NO). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% (n=10).

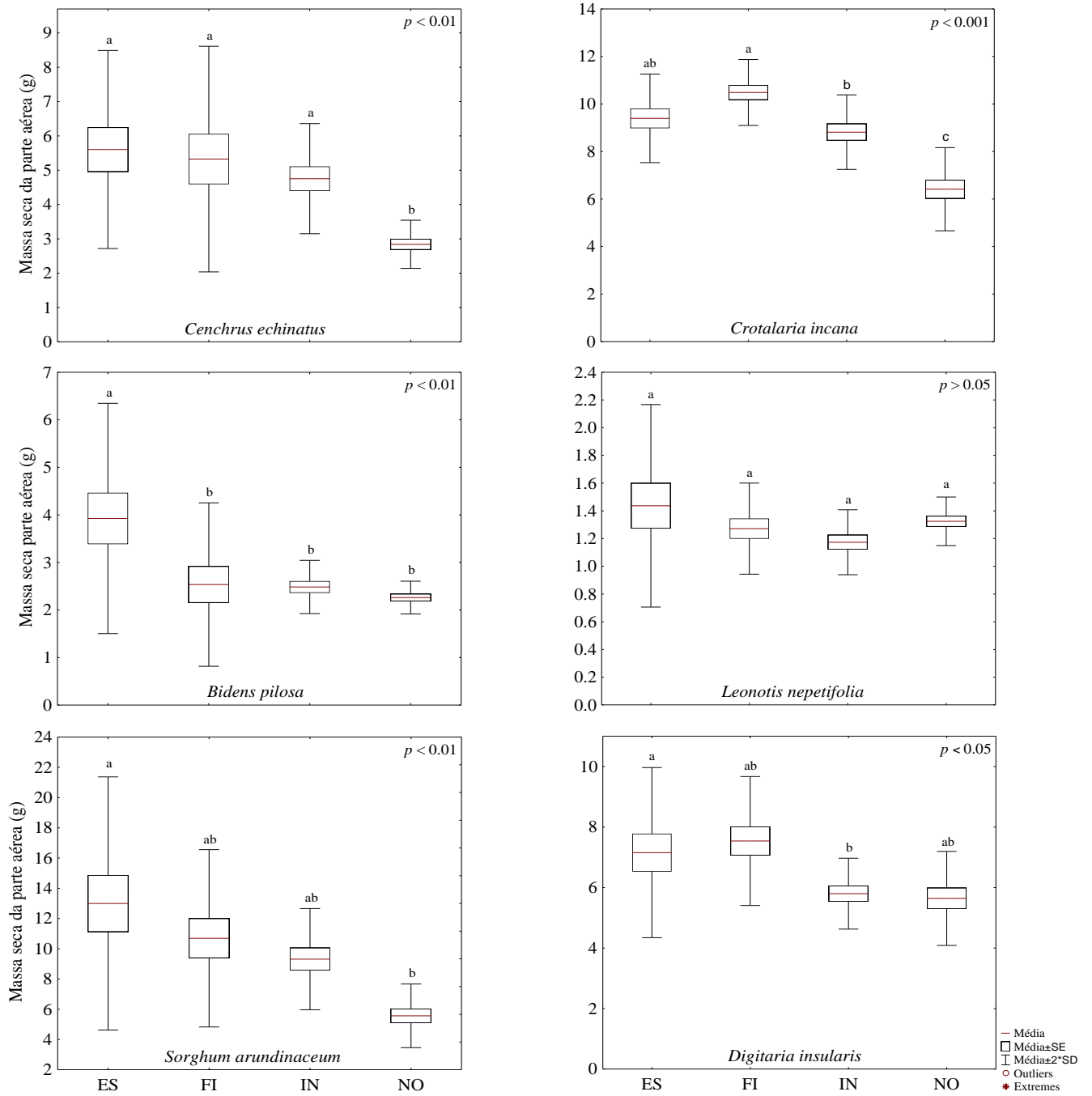


Figura 1.

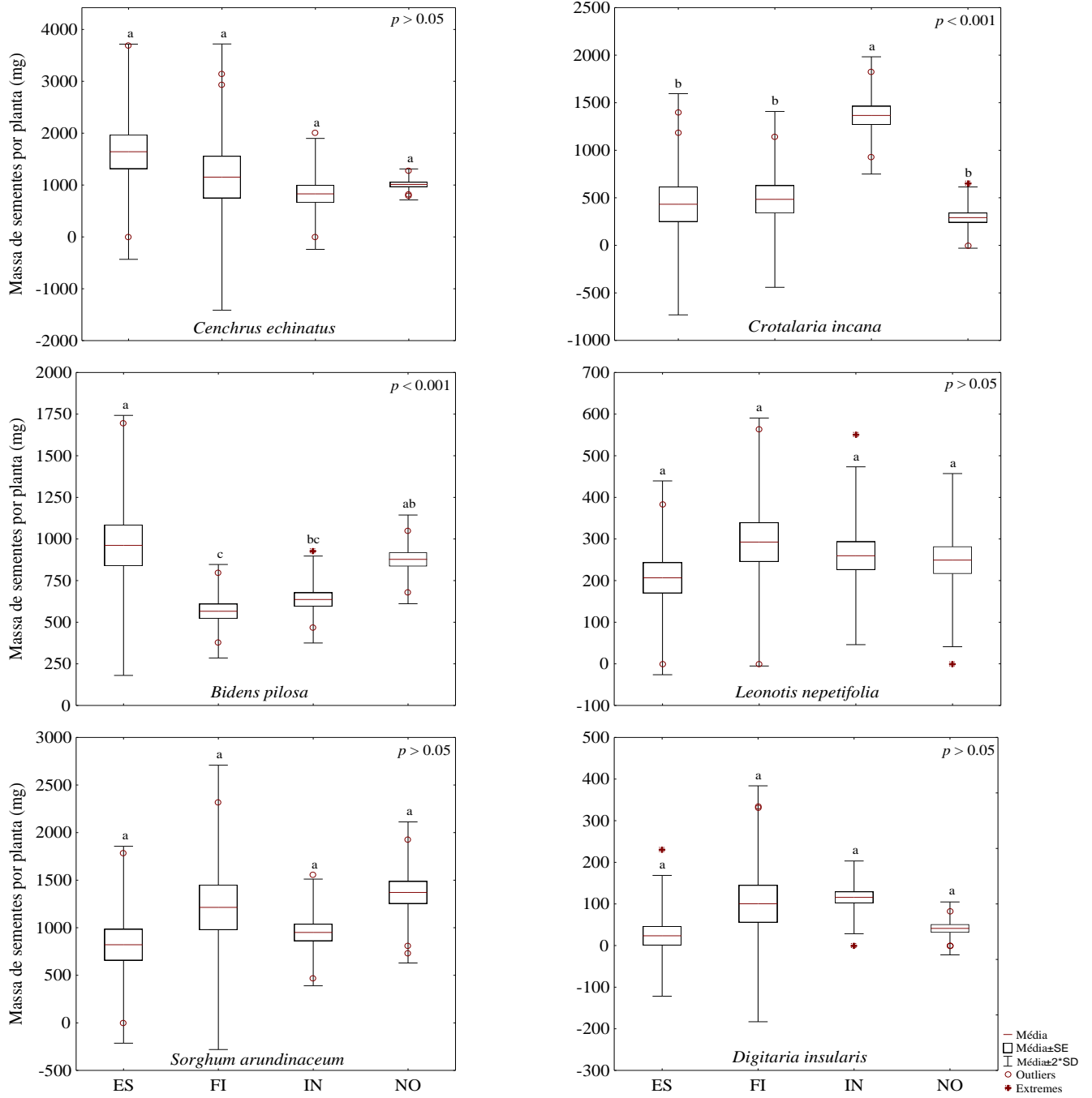


Figura 2.

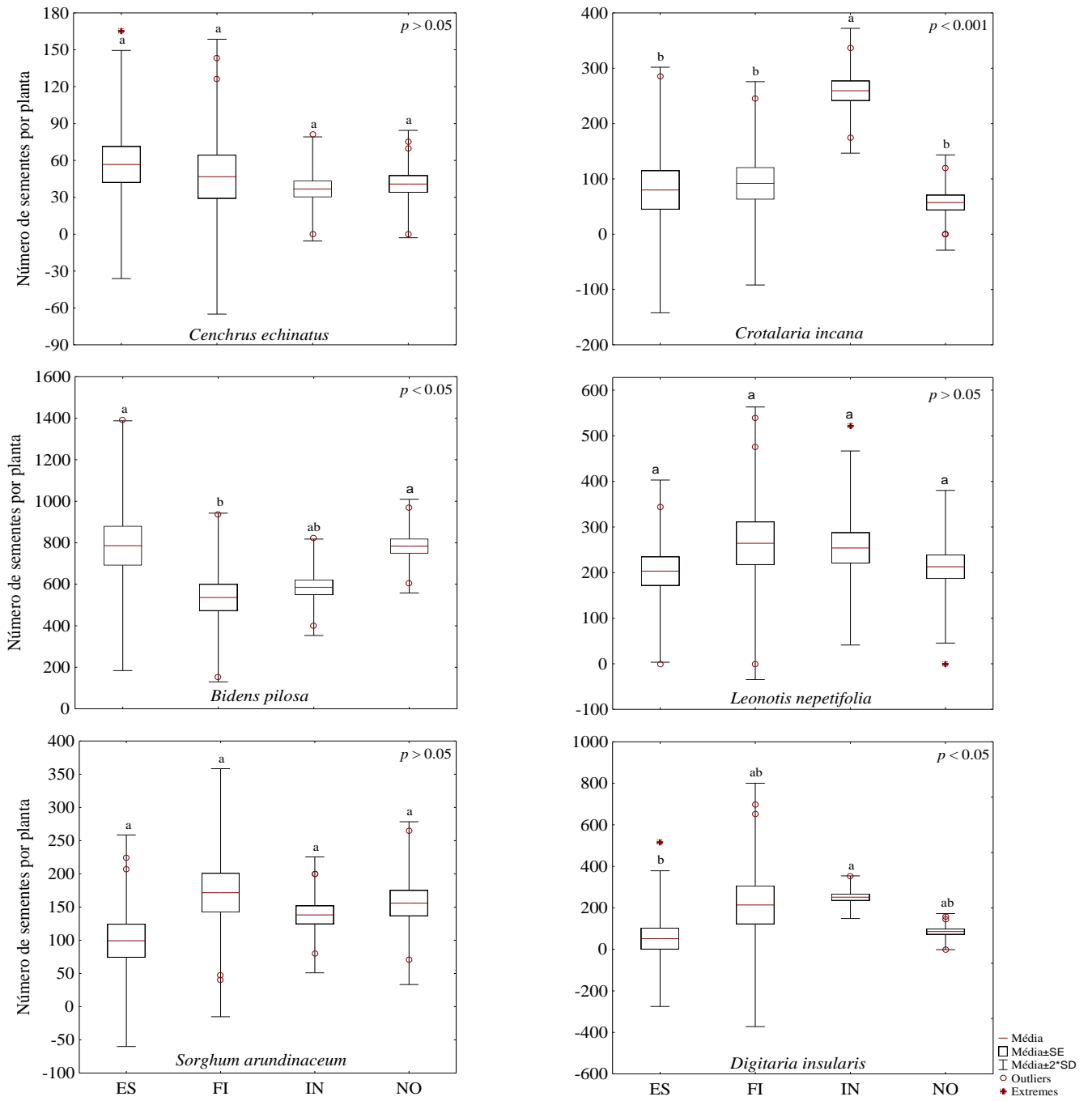


Figura 3.

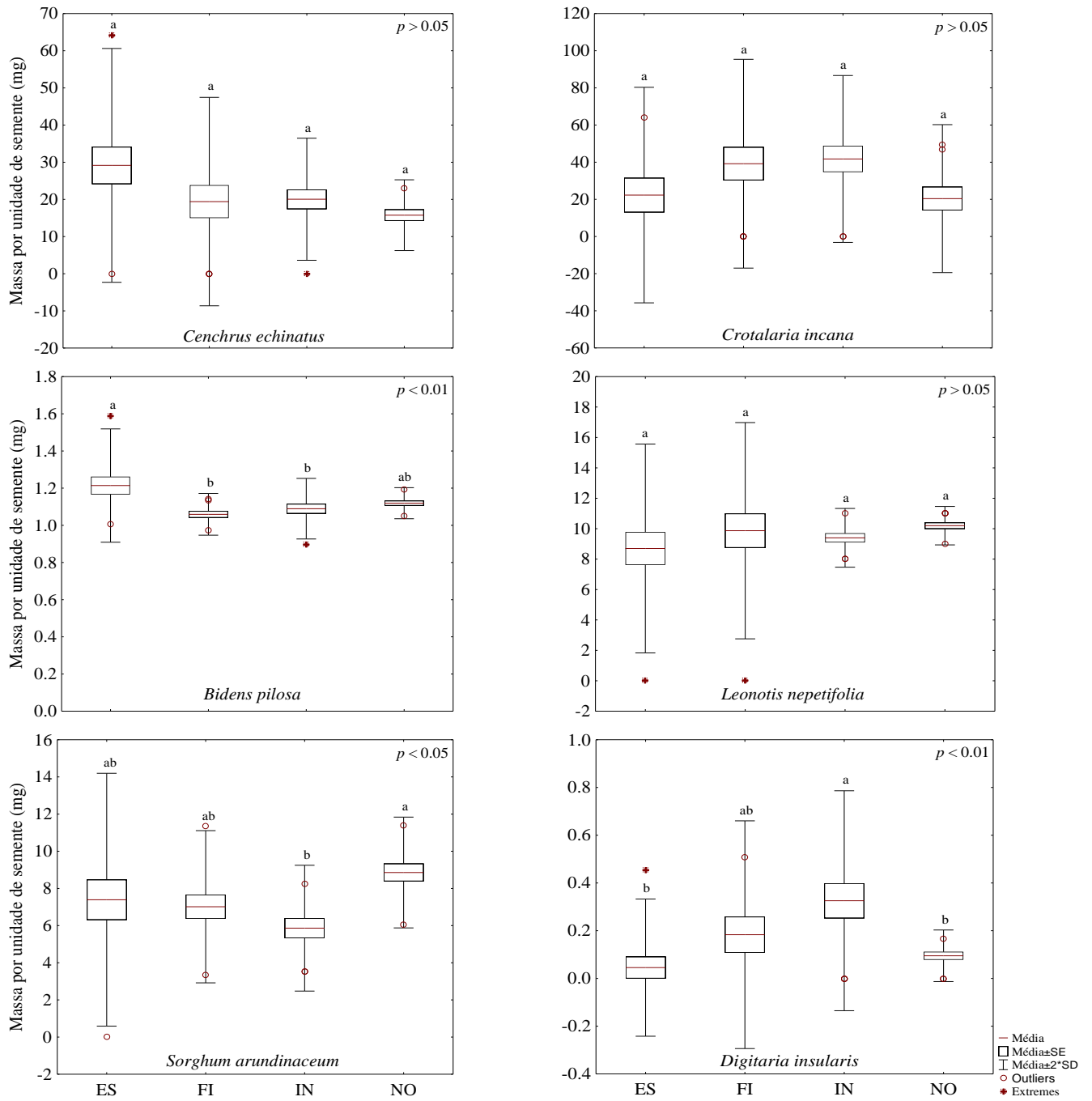


Figura 4.

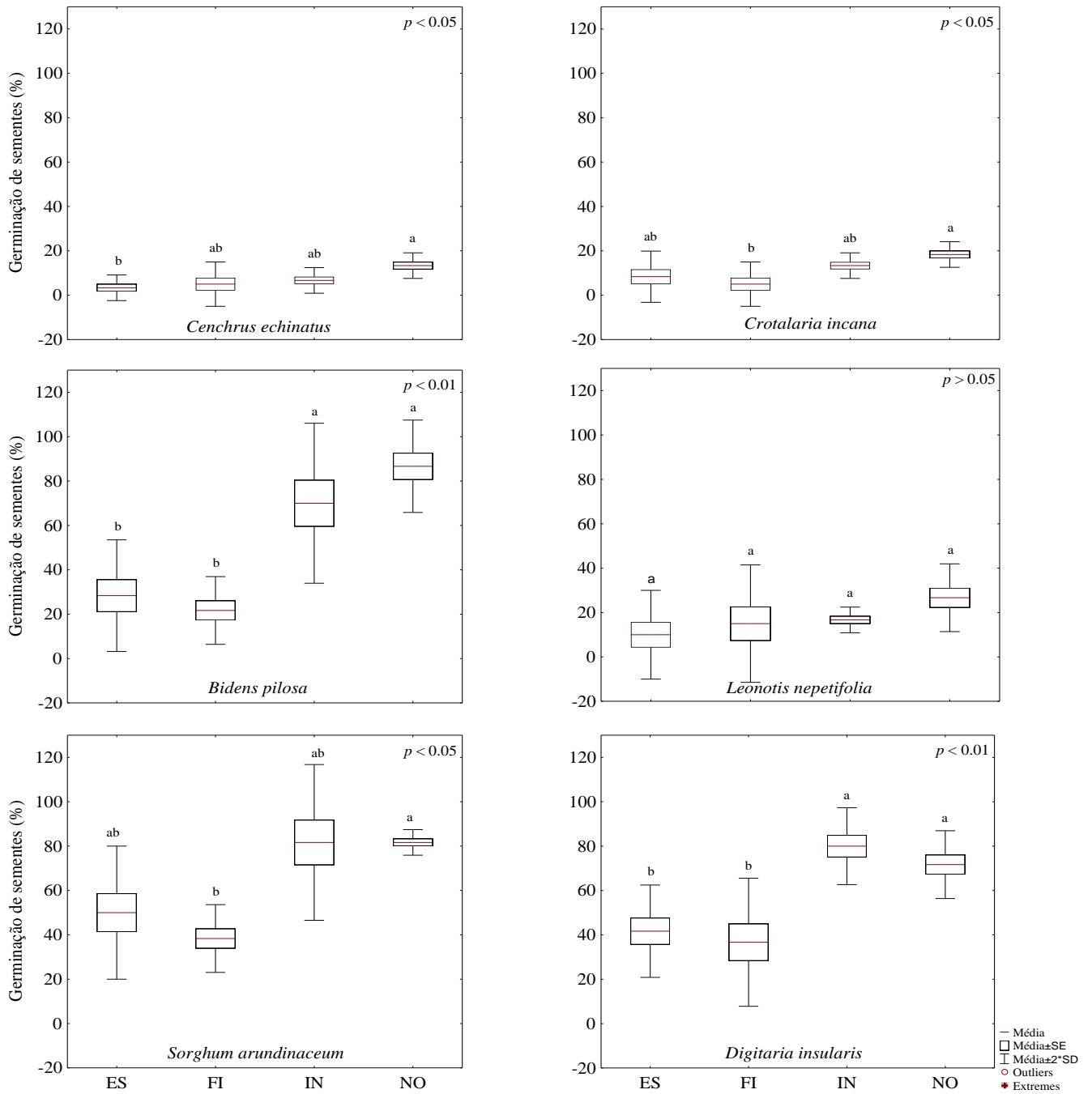


Figura 5.

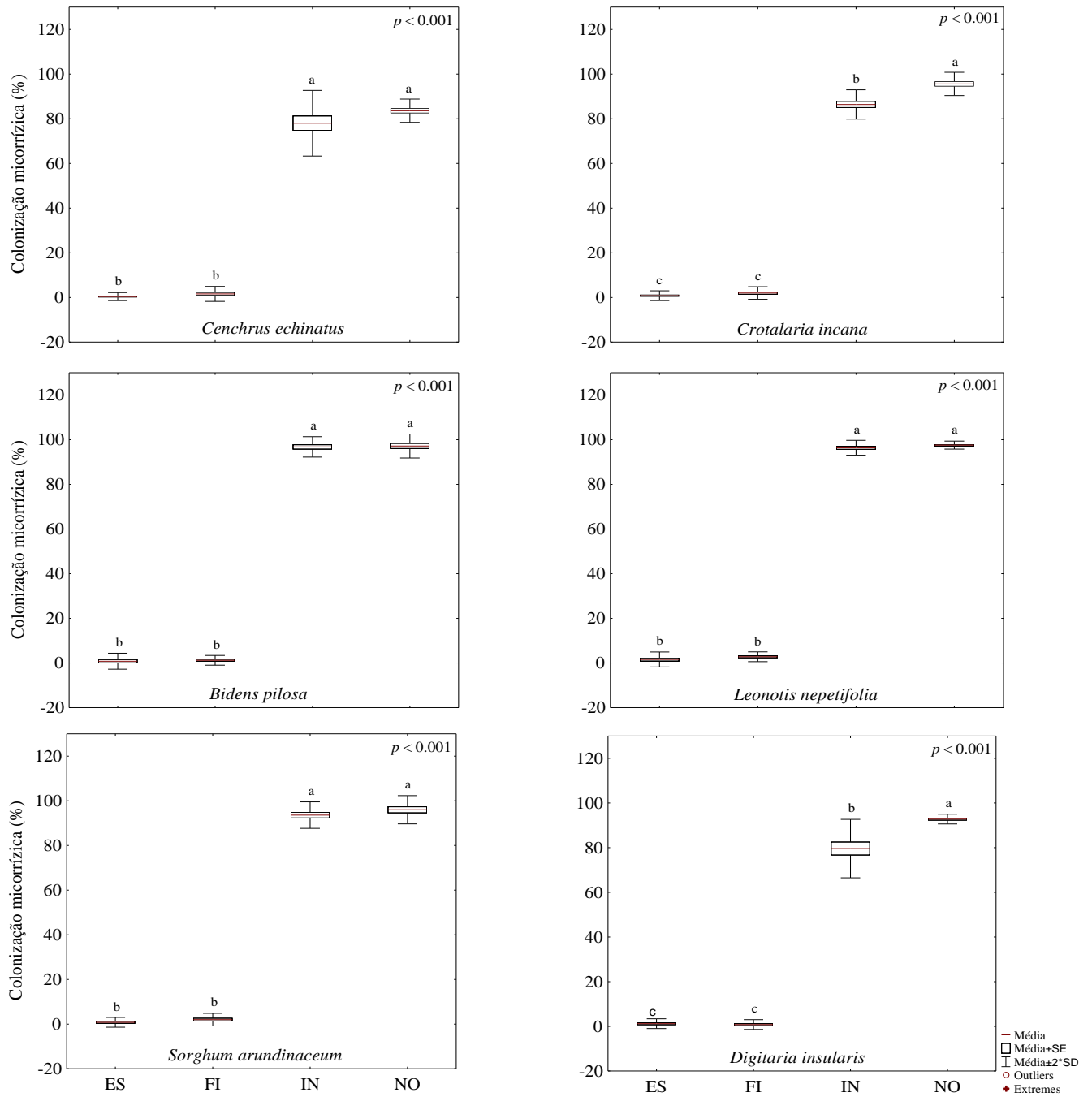


Figura 6.

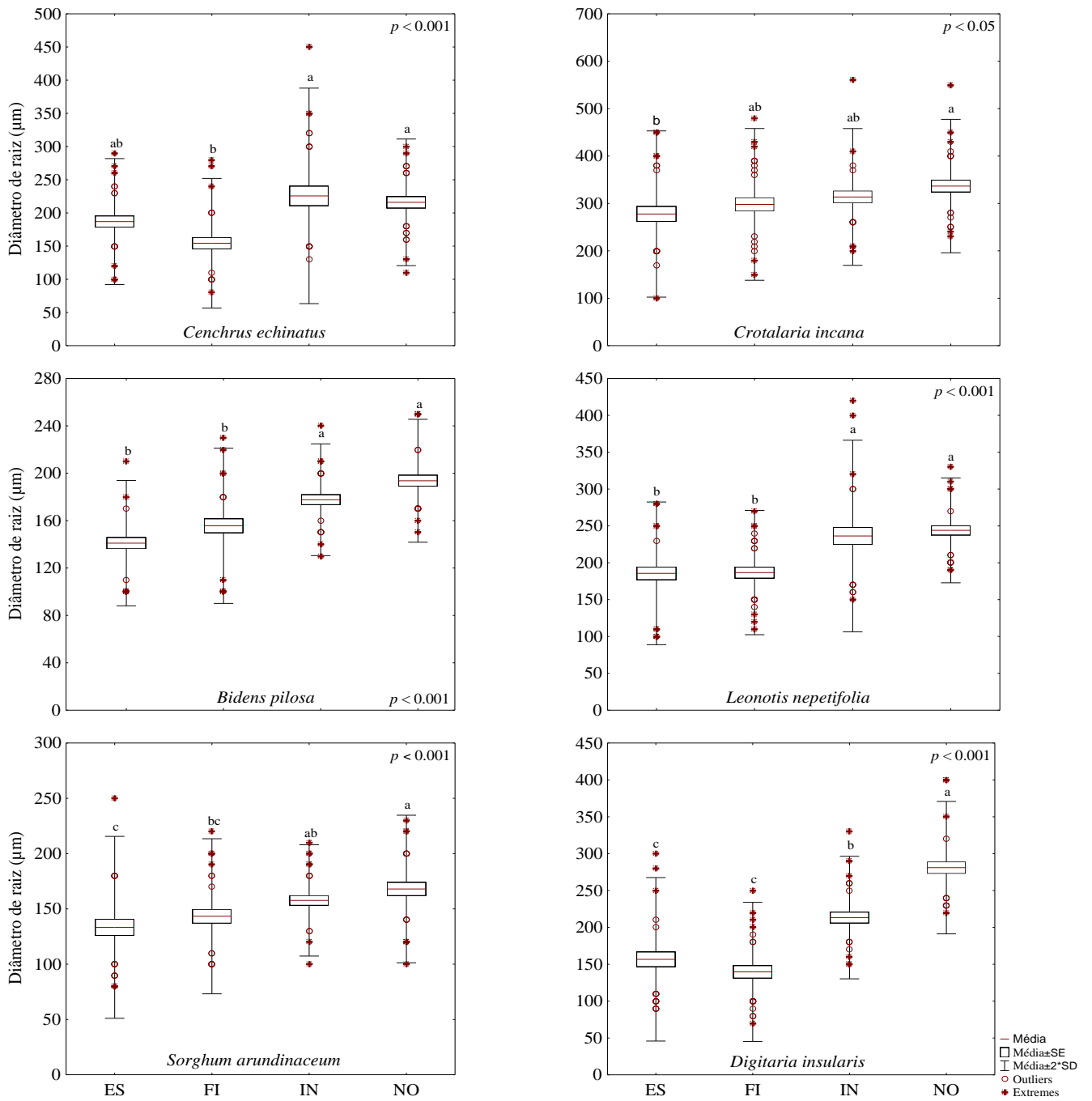


Figura 7.

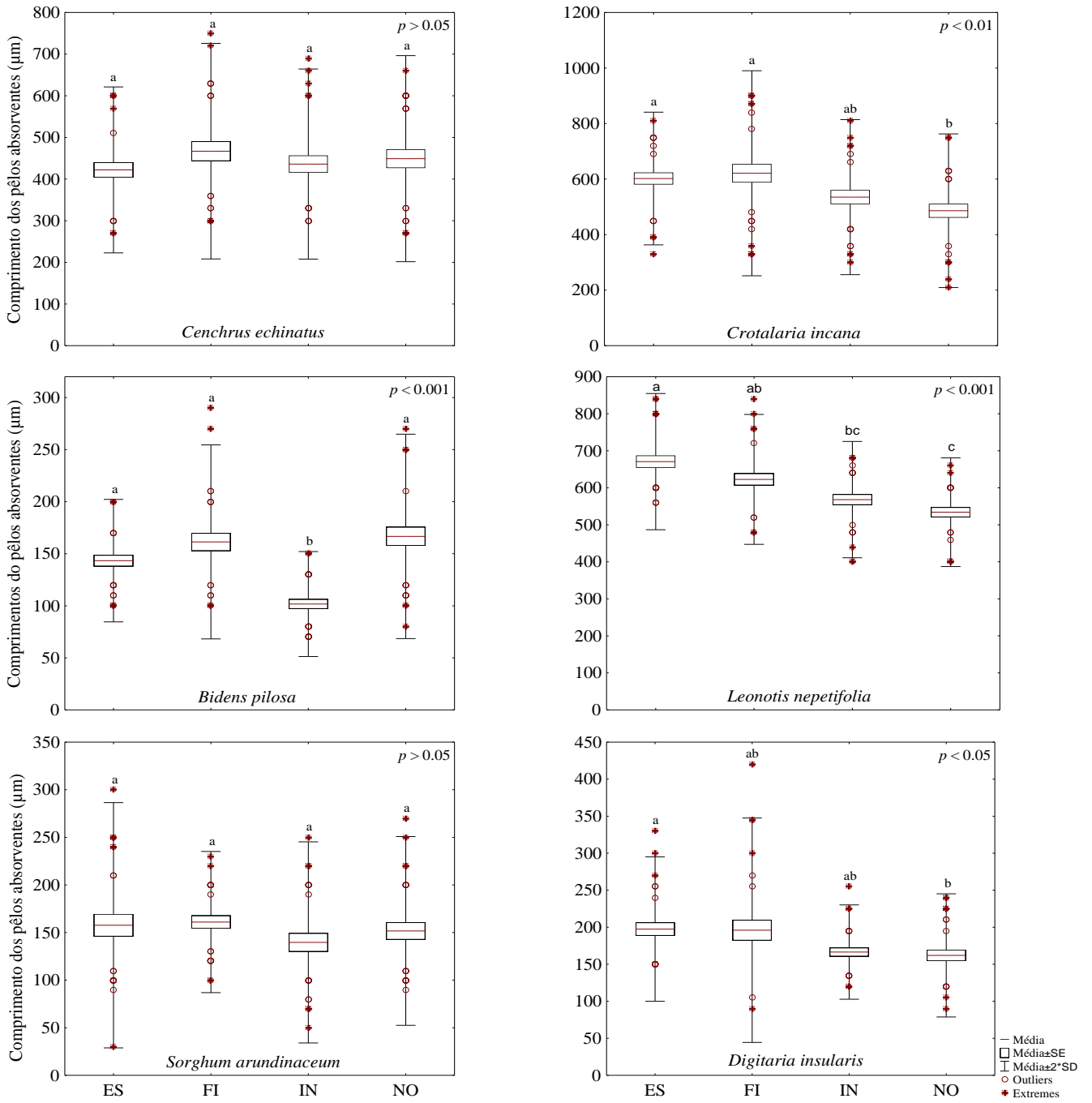


Figura 8.

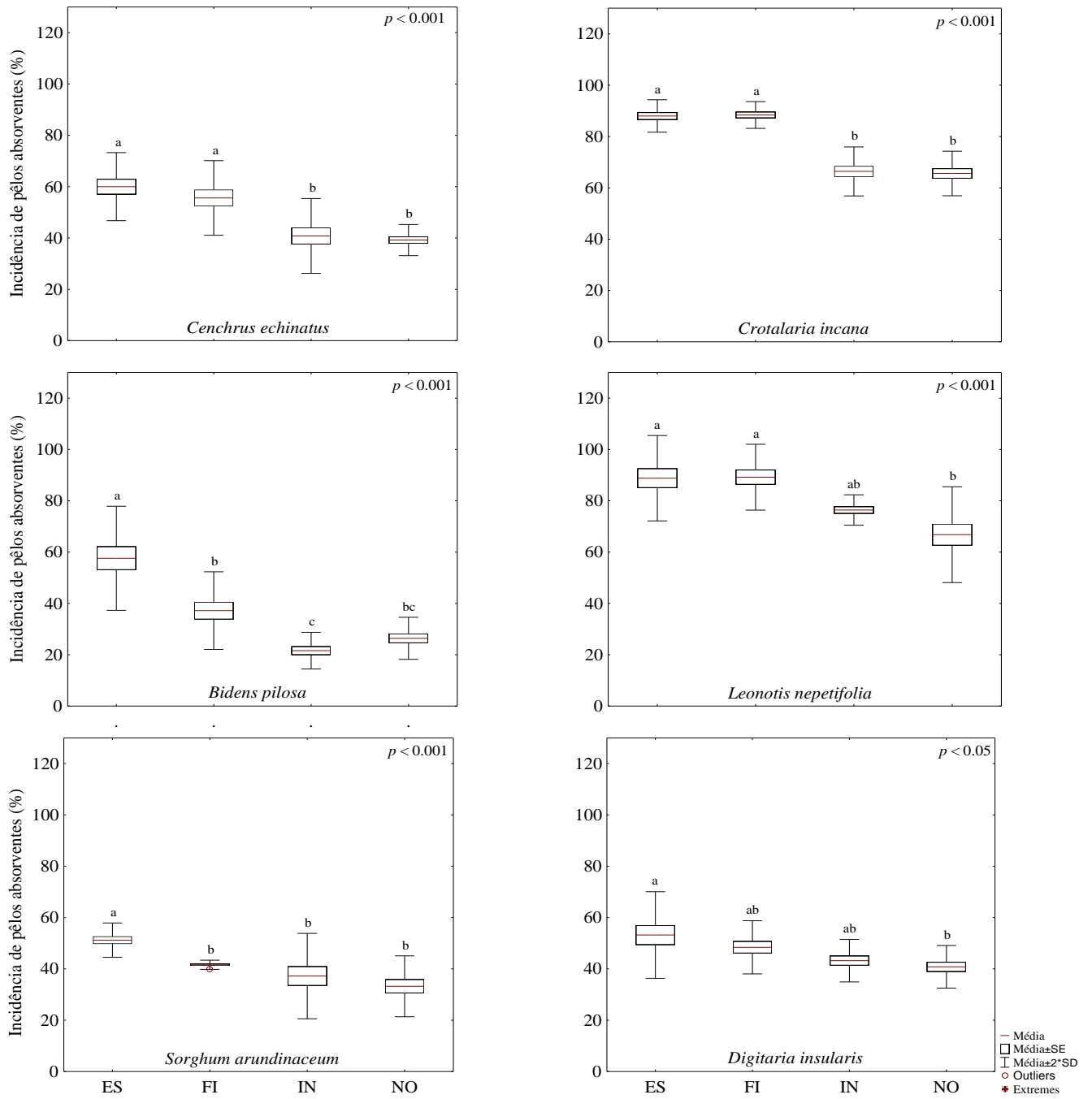


Figura 9.

Anexos

Anexo 1. Intervalo de confiança (nível de confiabilidade de 95%) dos dados de crescimento e das características das sementes das diferentes espécies herbáceas cultivadas em solo esterilizado (ES), solo com filtrado de solo natural original (FI), solo com inóculo de solo natural original (IN) e solo natural original não esterilizado (NO).

Espécies/Parâmetros	Tratamentos			
	ES	FI	IN	NO
Massa seca da parte aérea				
<i>Cenchrus echinatus</i>	19.91 – 44.17	17.93 – 52.12	15.36 – 31.91	10.68 – 21.52
<i>Bidens pilosa</i>	18.67 – 55.45	20.10 – 61.11	8.31 – 20.67	5.90 – 14.22
<i>Crotalaria incana</i>	5.81 – 19.63	4.74 – 10.97	5.78 – 15.41	6.31 – 13.52
<i>Leonotis nepetaefolia</i>	11.07 – 48.74	9.41 – 21.2	7.87 – 17.84	4.51 – 12.83
<i>Digitaria insularis</i>	14.86 – 32.24	11.32 – 27.04	6.09 – 19.43	9.11 – 20.59
<i>Sorghum arundinaceum</i>	23.91 – 57.58	15.54 – 46.61	11.92 – 30.46	14.21 – 33.79
Massa total de sementes				
<i>Cenchrus echinatus</i>	31.44 – 95.06	44.06 – 158.00	33.84 – 72.80	10.57 – 22.00
<i>Bidens pilosa</i>	28.47 – 58.52	19.12 – 34.92	13.91 – 31.43	12.07 – 20.98
<i>Crotalaria incana</i>	-44.72 – 197.20	27.69 – 140.60	17.23 – 31.45	22.96 – 66.26
<i>Leonotis nepetaefolia</i>	24.18 – 85.29	19.66 – 91.84	29.06 – 77.95	9.15 – 70.49
<i>Digitaria insularis</i>	297.40 – 600.40	-21.97 – 203.20	4.51 – 66.46	20.31 – 79.70
<i>Sorghum arundinaceum</i>	30.84 – 94.40	40.14 – 87.98	18.28 – 50.96	16.49 – 43.00
Massa por unidade de sementes				
<i>Cenchrus echinatus</i>	23.22 – 93.34	16.53 – 117.10	9.51 – 67.11	22.88 – 42.94
<i>Bidens pilosa</i>	7.63 – 21.41	4.02 – 7.55	4.17 – 6.80	2.57 – 5.60
<i>Crotalaria incana</i>	-16.79 – 181.20	14.17 – 122.30	3.44 – 97.94	27.75 – 108.00
<i>Leonotis nepetaefolia</i>	8.54 – 66.69	4.06 – 59.67	7.38 – 15.06	4.24 – 9.27
<i>Digitaria insularis</i>	316.20 – 632.30	-55.91 – 190.60	10.87 – 127.60	7.42 – 101.80
<i>Sorghum arundinaceum</i>	16.88 – 66.98	17.50 – 50.02	21.11 – 41.89	10.71 – 25.32
Número de sementes				
<i>Cenchrus echinatus</i>	41.91 – 128.09	48.42 – 168.00	27.09 – 89.93	23.07 – 80.78
<i>Bidens pilosa</i>	27.48 – 54.65	19.50 – 61.43	13.29 – 30.10	10.41 – 21.30
<i>Crotalaria incana</i>	-25.83 – 202.30	29.44 – 145.50	16.75 – 30.69	18.30 – 79.7
<i>Leonotis nepetaefolia</i>	17.69 – 74.20	27.1 – 101.30	30.12 – 69.17	6.14 – 69.61
<i>Digitaria insularis</i>	310.20 – 620.40	-36.88 – 199.9	15.30 – 29.05	19.90 – 83.88
<i>Sorghum arundinaceum</i>	24.14 – 123.87	31.29 – 82.34	24.16 – 44.14	28.26 – 55.49
Porcentagem de germinação				
<i>Cenchrus echinatus</i>	0.01 – 173.21	26.80 – 200.00	43.30 – 86.60	18.56 – 43.33
<i>Bidens pilosa</i>	26.96 – 88.82	27.20 – 70.50	18.74 – 51.51	9.88 – 24.02
<i>Crotalaria incana</i>	69.28 – 138.60	26.81 – 200.00	18.56 – 43.30	14.17 – 31.49
<i>Leonotis nepetaefolia</i>	26.89 – 199.80	68.13 – 176.40	17.32 – 34.64	22.64 – 57.28
<i>Digitaria insularis</i>	18.47 – 49.96	27.79 – 78.73	10.83 – 21.65	8.94 – 21.31
<i>Sorghum arundinaceum</i>	21.51 – 60.00	15.14 – 39.85	16.65 – 43.00	3.53 – 7.07

Continuação

Espécies/Parâmetros	Tratamentos			
	ES	FI	IN	NO
Cálcio				
<i>Cenchrus echinatus</i>	3.43 – 8.13	9.62 – 20.82	6.08 – 13.62	4.24 – 10.14
<i>Bidens pilosa</i>	34.03 – 82.34	18.95 – 52.27	2.09 – 4.76	8.41 – 19.74
<i>Crotalaria incana</i>	10.20 – 22.65	5.41 – 12.07	2.79 – 6.53	4.62 – 7.03
<i>Leonotis nepetaefolia</i>	13.66 – 35.62	4.10 – 9.48	2.16 – 4.61	3.59 – 8.66
<i>Sorghum arundinaceum</i>	8.90 – 22.10	11.33 – 26.71	6.95 – 14.31	11.36 – 28.96
Magnésio				
<i>Cenchrus echinatus</i>	19.10 – 50.21	13.33 – 33.76	2.72 – 6.52	3.98 – 9.45
<i>Bidens pilosa</i>	12.86 – 30.42	13.92 – 36.31	4.30 – 9.00	4.19 – 9.12
<i>Crotalaria incana</i>	12.75 – 29.45	13.58 – 34.23	5.99 – 13.88	4.36 – 10.57
<i>Leonotis nepetaefolia</i>	14.38 – 35.36	16.33 – 37.34	7.76 – 16.62	9.60 – 18.18
<i>Sorghum arundinaceum</i>	8.49 – 19.88	9.60 – 24.07	7.76 – 16.79	5.95 – 12.76
Potássio				
<i>Cenchrus echinatus</i>	9.45 – 23.49	22.6 – 50.73	7.69 – 15.39	4.32 – 8.87
<i>Bidens pilosa</i>	23.31 – 61.46	8.05 – 16.11	3.99 – 9.35	4.23 – 9.45
<i>Crotalaria incana</i>	9.62 – 22.1	20.35 – 56.01	3.87 – 9.37	3.87 – 9.37
<i>Leonotis nepetaefolia</i>	3.53 – 7.21	4.22 – 8.44	7.21 – 9.43	3.93 – 7.87
<i>Sorghum arundinaceum</i>	10.27 – 161.4	7.52 – 15.05	2.55 – 5.17	15.38 – 34.61
Nitrogênio				
<i>Cenchrus echinatus</i>	13.37 – 29.48	10.21 – 172.9	8.50 – 18.53	6.27 – 15.38
<i>Bidens pilosa</i>	12.33 – 31.77	12.69 – 29.39	8.26 – 20.03	4.22 – 8.66
<i>Crotalaria incana</i>	12.88 – 31.11	15.61 – 38.76	1.93 – 4.51	7.50 – 17.32
<i>Leonotis nepetaefolia</i>	10.45 – 23.77	8.76 – 20.85	1.27 – 2.55	1.23 – 2.47
<i>Sorghum arundinaceum</i>	13.06 – 29.40	3.33 – 6.66	3.76 – 7.53	3.20 – 6.54
Fósforo				
<i>Cenchrus echinatus</i>	8.41 – 18.86	10.98 – 27.29	3.03 – 7.27	3.11 – 6.80
<i>Bidens pilosa</i>	7.63 – 17.46	4.42 – 9.96	4.53 – 8.69	2.80 – 6.72
<i>Crotalaria incana</i>	8.82 – 21.25	13.59 – 30.28	0.84 – 1.99	3.16 – 7.58
<i>Leonotis nepetaefolia</i>	24.14 – 62.05	14.04 – 33.24	2.46 – 5.74	1.51 – 3.22
<i>Sorghum arundinaceum</i>	14.35 – 37.43	14.43 – 32.36	7.77 – 19.09	4.61 – 9.37