



UNIVERSIDADE
ESTADUAL DE LONDRINA

ARTUR BERBEL LIRIO RONDINA

**FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES NO
DESENVOLVIMENTO DE ESPÉCIES HERBÁCEAS E
ARBUSTIVAS DE INÍCIO DE SUCESSÃO ECOLÓGICA
TROPICAL**

Londrina
2013

ARTUR BERBEL LIRIO RONDINA

**FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES NO
DESENVOLVIMENTO DE ESPÉCIES HERBÁCEAS E
ARBUSTIVAS DE INÍCIO DE SUCESSÃO ECOLÓGICA
TROPICAL**

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
2013

**Catálogo elaborado pela Divisão de Processos Técnicos da Biblioteca Central da
Universidade Estadual de Londrina.**

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)

R771f Rondina, Artur Berbel Lirio.
Fungos micorrízicos arbusculares no desenvolvimento de espécies herbáceas e
arbustivas de início de sucessão ecológica tropical / Artur Berbel Lirio Rondina. –
Londrina, 2013.
78 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,
2013.
Inclui bibliografia.

1. Fungos micorrízicos – Teses. 2. Micorriza vesículo-arbuscular – Teses. 3. Fungos
do solo – Teses. 4. Sucessão ecológica – Teses. 5. Plantas – Absorção de água – Teses.
6. Plantas tropicais – Teses. I. Zangaro Filho, Waldemar. II. Universidade Estadual
de Londrina. Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências
Biológicas. III. Título.

CDU 581.557.24

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

DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Discente: Artur Berbel Lírio Rondina

Título: "Fungos micorrízicos arbusculares no desenvolvimento de espécies herbáceas e arbustivas de início de sucessão ecológica tropical".

Data da Defesa: 22 de fevereiro de 2013 – 14:00 hs, na sala CCB S/10 do Centro de Ciências Biológicas, desta Universidade.

Banca Examinadora

Parecer

Presidente:

Dr. Waldemar Zangaro Filho

Reprovado

Titulares:

Dr. Marco Antonio Nogueira

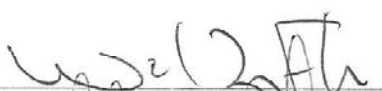
APROVADO

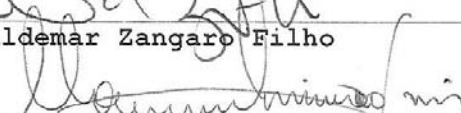
Dr. Moacyr Eurípedes Medri

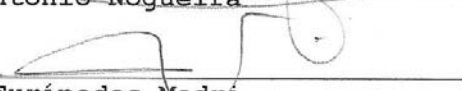
Aprovado

Parecer Final

Aprovado


Dr. Waldemar Zangaro Filho


Dr. Marco Antonio Nogueira


Dr. Moacyr Eurípedes Medri

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

e à Carina

Dedico

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Itamar Rondina e Creusa Maria Berbel Lirio Rondina, e à minha irmã, Débora Berbel Lirio Rondina, pelo apoio incondicional e por serem minha inspiração;

Ao professor Waldemar Zangaro Filho, pela oportunidade de desenvolver este estudo, pela orientação constante e pela amizade durante todos os anos em que trabalhamos juntos;

Aos colegas de laboratório Luis Eduardo Azevedo Marques Lescano, Ricardo de Almeida Alves e Enio Massao Matsuura, pelo auxílio no desenvolvimento deste trabalho e pela amizade;

À Carina Guerra, pelo amor, incentivo e por me ajudar a segurar a barra nos momentos difíceis;

Ao Adriano Alves de Paula, Anderson Kikuchi Calzavara, Denis Kenzo Caneshiro, Diego Azevedo Zoccal Garcia, Henrique Marques de Oliveira e Mario Roberto Castro Meira Filho, por nossa amizade e companheirismo;

Ao professor Dr. Galdino Andrade Filho, pelas contribuições no meu exame de qualificação;

Aos professores Drs. Moacyr Eurípedes Medri e Marco Antonio Nogueira, pela disposição à correção desta dissertação e pelas valiosas contribuições na minha defesa;

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,

Meus sinceros agradecimentos!

RONDINA, Artur Berbel Lirio. **Fungos micorrízicos arbusculares no desenvolvimento de espécies herbáceas e arbustivas de início de sucessão ecológica tropical**. 2013. 78 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2013.

RESUMO

Fungos micorrízicos arbusculares (FMA) são simbioses obrigatórias que colonizam as raízes da maioria das plantas terrestres e aumentam o potencial de absorção de água e nutrientes pelos vegetais. A associação micorrízica arbuscular geralmente proporciona aumento no crescimento da planta e também pode aumentar a produção de flores em espécies com ciclo de vida curto. Muitos estudos têm demonstrado a importância da micorriza arbuscular para as plantas arbóreas pertencentes às diferentes fases da sucessão ecológica, sendo que poucas informações existem a respeito dos efeitos da simbiose no desenvolvimento de espécies herbáceas e arbustivas que ocorrem no início deste processo em regiões tropicais. Neste estudo, foi desenvolvido um experimento em casa de vegetação com objetivo de analisar a influência dos FMA no desenvolvimento de espécies herbáceas e arbustivas heliófilas tropicais, cultivadas em solo com dois níveis de fertilidade (alto e baixo). As plantas apresentaram raízes com taxas de colonização micorrízica acima de 50%, independentemente da fertilidade do solo em que foram crescidas. No solo de baixa fertilidade, as plantas foram totalmente dependentes dos fungos para sobreviver, crescer e se reproduzir, visto que na ausência dos FMA elas morreram. No solo fértil, as plantas colonizadas por FMA exibiram baixa responsividade, mas apresentaram maior concentração de nutrientes na parte aérea e maior produção de flores do que aquelas que cresceram sem os fungos. Os resultados sugerem que a colonização micorrízica para as espécies herbáceas e arbustivas apresenta diferentes aspectos de importância, dependendo da fertilidade do solo.

Palavras-chave: Colonização micorrízica. Concentração de nutrientes. Florescimento. Raízes absorventes. Responsividade.

RONDINA, Artur Berbel Lirio. **Arbuscular mycorrhizal fungi in the development of herbaceous and shrubs species at early tropical ecological succession.** 2013. 78 p. Dissertation (Master's Degree in Biological Sciences) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2013.

ABSTRACT

Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are obligate symbionts that colonize roots of the majority of terrestrial plants and enhance the uptake potential of water and nutrients by plants. The arbuscular mycorrhizal association often enables increase in plant growth and can also increase the flower production on short lifespan species. Many studies have demonstrated the importance of the arbuscular mycorrhiza to the woody plants belonging to different stages of the ecological succession, while little information exists about the effects of symbiosis in the development of herbaceous and shrub species that occur early in that process in tropical regions. In this study, an experiment in greenhouse was carried out with the aim of analyzing the influence of the AMF in the development of tropical heliophila herbaceous and shrub species, cultivated in soil with two fertility levels (high and low). The plants showed roots with mycorrhizal colonization rates above 50%, despite the soil fertility in which they were grown. In low fertility soil, plants were completely dependent on the fungi to survive, grow and reproduce, since in the absence of AMF they died. In fertile soil, plants cultivated in presence of fungi displayed little dry matter accumulation, but showed higher nutrient concentration in shoots and higher flower production than those grown without the fungi. The results suggest that the mycorrhizal colonization for herbaceous and shrub species have different importance aspects, depending on the soil fertility.

Keywords: Absorbent roots. Flowering. Mycorrhizal colonization. Nutrient concentration. Responsiveness.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	8
2	REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	10
2.1	MICORRIZA ARBUSCULAR	10
2.2	FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES NA SUCESSÃO ECOLÓGICA.....	16
2.3	FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES EM ESPÉCIES HERBÁCEAS E ARBUSTIVAS.....	20
	REFERÊNCIAS	26
	Fungos micorrízicos arbusculares no desenvolvimento de espécies herbáceas e arbustivas de início de sucessão ecológica tropical	33
	INTRODUÇÃO	34
	MATERIAL E MÉTODOS	36
	Espécies de plantas	36
	Solos de cultivo, plantio e coleta dos dados	36
	Análises dos dados	39
	RESULTADOS	39
	DISCUSSÃO	42
	CONSIDERAÇÕES FINAIS	46
	REFERÊNCIAS	47
	APÊNDICES	63
	ANEXOS	72

1 INTRODUÇÃO GERAL

Ao longo do processo evolutivo, as plantas terrestres desenvolveram adaptações para sobreviver e se desenvolver em diferentes condições ambientais (Smith et al. 2009). A simbiose conhecida como micorriza arbuscular, em que as plantas se associam com fungos do solo, chamados fungos micorrízicos arbusculares (FMA) (filo Glomeromycota), é amplamente aceita como uma destas adaptações, visto que ocorre em mais de 80% das espécies de plantas e está diretamente envolvida com o potencial de aquisição de nutrientes pelos vegetais (Brundrett 2002; Smith e Read 2008).

Fungos micorrízicos arbusculares podem aumentar consideravelmente o volume do solo explorado pela planta e, conseqüentemente, sua absorção de água e nutrientes. Estudos mostram que plantas micorrizadas podem absorver mais eficientemente nitrogênio, cálcio, magnésio, potássio, enxofre, zinco, cobre e, especialmente, o fósforo (Marschner e Dell 1994; Liu et al. 2000). Em troca, as plantas fornecem aos fungos até 20% do carbono fotoassimilado (Lynch e Ho 2005) dos quais estes são dependentes para a manutenção do seu metabolismo e produção de estruturas vegetativas e reprodutivas (Smith e Read 2008).

Diversos estudos têm demonstrado a importância que os FMA apresentam para a sucessão ecológica tropical. Estes fungos são um dos principais fatores bióticos que afetam a instalação das plantas e o progresso da sucessão (Zangaro et al. 2000). Tem sido observado que espécies arbóreas pertencentes às fases iniciais da sucessão exibem elevadas taxas de colonização micorrízica em suas raízes bem como alta responsividade aos FMA. Já as espécies arbóreas tardias apresentam menores taxas de colonização micorrízica e baixa responsividade aos simbiossiontes (Zangaro et al. 2003, 2007).

No entanto, pouco se sabe a respeito da influência de FMA no desenvolvimento de espécies herbáceas e arbustivas que predominam nas fases mais iniciais da sucessão ecológica tropical, antes da instalação das espécies arbóreas. A maioria dos estudos avalia os efeitos da colonização micorrízica no crescimento de culturas agrícolas ou espécies nativas de ecossistemas de regiões temperadas, as quais evoluíram em condições climáticas e de fertilidade do solo diferentes das encontradas em regiões tropicais (Cardoso e Kuyper 2006).

No presente estudo, foram avaliadas as repostas de crescimento de espécies herbáceas e arbustivas de início de sucessão ecológica tropical aos FMA, cultivadas em solo natural com dois níveis de fertilidade (fértil e baixa fertilidade). Como estas espécies apresentam ciclo de vida curto, também foi possível analisar a influência dos FMA na sua

floração. Foi desenvolvido um experimento em casa de vegetação que pôde testar as seguintes hipóteses sobre a relação de FMA e espécies herbáceas e arbustivas: 1) as plantas apresentam raízes com altas taxas de colonização micorrízica em ambos os solos; 2) as plantas apresentam alta responsividade no solo de baixa fertilidade e baixa responsividade no solo fértil, 3) FMA aumentam a produção de flores destas espécies em ambos os níveis de fertilidade do solo e 4) FMA aumentam a concentração de nutrientes na parte aérea das plantas.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 MICORRIZA ARBUSCULAR

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

Segundo Smith e Read (2008), existem sete tipos de micorrizas, mas a micorriza arbuscular é considerada a mais importante, uma vez que está presente na maioria dos ecossistemas tropicais naturais (Read et al. 2000) e agrossistemas (Siqueira et al. 2002; Carrenho et al. 2010). Os fungos que participam desta simbiose são chamados de fungos micorrízicos arbusculares (FMA) e compreendem um filo próprio, Glomeromycota (Schübler et al. 2001), que possui treze famílias, dezenove gêneros e cerca de 215 espécies descritas (de Souza et al. 2010). No Reino Vegetal, especialmente dentre as Angiospermas, a não associação com FMA é considerada exceção na natureza (Harley 1989; Brundrett 2009), uma vez que está restrita a representantes de poucas famílias como Chenopodiaceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Juncaceae, Cyperaceae, Poligonaceae, Comelinaceae e Proteaceae (Moreira e Siqueira 2006; Smith e Read 2008). O baixo número de espécies de FMA, quando comparado ao elevado número de plantas com as quais se associam, sugere que os fungos têm baixa especificidade pelas plantas hospedeiras, ou seja, que uma mesma espécie de FMA pode colonizar diversas espécies de plantas (Klironomos 2003; Moreira e Siqueira 2006; Smith e Read 2008; Smith et al. 2011).

Quando associados às raízes, FMA apresentam hifas intrarradiciais (hifas internas), que crescem no apoplasto das células corticais, e hifas extrarradiciais (hifas externas), que se estendem pelo solo (Siqueira et al. 2002; Ramos e Martins 2010). O micélio dos FMA é cenocítico e apresenta dois morfotipos, conhecidos como *Arum* e *Paris* (Smith e Read 2008). No tipo *Arum*, as hifas internas crescem intercelularmente de maneira linear e longitudinal e há a formação de arbúsculos (terminações de hifas intra-radiciais ramificadas dicotomicamente que se desenvolvem entre a parede celular e a membrana plasmática das células corticais). No tipo *Paris*, as hifas são mais grossas e, ao invés de se ramificarem,

enovelam-se entre a parede celular e a membrana plasmática das células corticais, formando as hifas arbusculares (ou “coils”) (Berbara et al. 2006; Smith e Read 2008). As estruturas arbusculares são funcionalmente similares para ambos os morfotipos (van Aarle et al. 2005), sendo que a interação entre os genomas da planta e do fungo é o principal determinante de qual morfotipo se desenvolverá no interior das raízes (Ahulu et al. 2005).

Os FMA desempenham diversas funções nos ecossistemas, melhorando a qualidade física, química e biológica do solo (van der Heijden et al. 2006) e, principalmente, proporcionando diversos benefícios aos vegetais, como aumento da resistência a patógenos (Wehner 2010) e redução do estresse hídrico (Augé 2001). No entanto, o benefício obtido pelas plantas, via FMA, que tem recebido maior destaque é o aumento na absorção de nutrientes, sobretudo quando há baixa disponibilidade no solo (Gianinnazzi-Pearson e Gianinazzi, 1983; Marschner e Dell 1994).

À medida que as raízes absorvem íons do substrato pela epiderme ocorre formação de uma zona de depleção de nutrientes ao seu redor, sendo que o tamanho dessa zona é determinado pelo comprimento dos pelos absorventes (Smith e Read 2008). A simbiose com FMA aumenta a área de exploração do solo pela planta para além da zona de depleção de nutrientes (Marschner, 1998; Smith et al. 2011). Isso ocorre porque as hifas externas dos FMA são mais compridas e têm menor diâmetro do que os pelos absorventes, o que as tornam passíveis de explorar pequenos poros e regiões do solo onde o sistema de raízes não alcança, além de absorver maior quantidade de nutrientes por unidade de superfície (Smith et al. 2011) Assim, por meio do micélio externo, os FMA absorvem água e nutrientes do substrato, transferem-nos às hifas internas e, nas regiões arbusculares, trocam estes recursos por compostos de carbono sintetizados pela planta (Lynch e Ho 2005). FMA são simbioses obrigatórios e têm os fotoassimilados obtidos da planta hospedeira como fonte única de carbono, sendo incapazes de completar seu ciclo de vida quando não estão colonizando raízes (Smith e Read 2008).

Estudos têm mostrado que plantas colonizadas por FMA absorvem de maneira mais eficiente nitrogênio (N), cálcio (Ca), magnésio (Mg), potássio (K), zinco (Zn), cobre (Cu), manganês (Mn) e, especialmente, fósforo (P) (Marschner e Dell 1994; Clark e Zeto 2000; Liu et al. 2000; Zangaro et al. 2000; Nogueira et al. 2004).

O P é requerido em quantidade relativamente grande pelos vegetais, e, especialmente em solos tropicais (Vitousek 1984), apenas uma pequena fração desse nutriente está disponível para absorção pelas raízes (Koide 1991). A atividade dos

transportadores de P presentes na membrana plasmática das células epidérmicas das raízes absorventes geralmente induz à formação de uma zona de depleção de P ao seu redor, uma vez que o processo de absorção se dá mais rapidamente do que o movimento do nutriente no solo, que ocorre, principalmente, por difusão (Smith e Read 2008). O micélio externo dos fungos pode absorver P além da zona de depleção formada e transportá-lo (provavelmente na forma de polifosfato) até às raízes em velocidade maior do que o movimento do nutriente no solo até a epiderme radicial (Smith et al. 2011). Além disso, os FMA podem produzir fosfatases que catalisam a liberação do P de complexos orgânicos do solo, o que aumenta a disponibilidade deste nutriente para absorção (Moreira e Siqueira 2006). Diversos estudos têm observado maior concentração de P na parte aérea de plantas micorrizadas (Stanley et al. 1993; Zangaro et al. 2000; Perner et al. 2007), sendo que Marchner e Dell (1994) relataram que os FMA podem ser responsáveis pela absorção de até 80% do P adquirido pelos vegetais.

Além do P, o N também é um nutriente de grande importância para o metabolismo vegetal, cuja absorção pode melhorar em função dos FMA (Johansen et al. 1992; Marschner e Dell 1994). Em um estudo com tomateiro (*Lycopersicon esculentum*), Mäder et al. (2000) verificaram que o FMA *Glomus mosseae* aumentou em 42% o N total na parte aérea das plantas quando estas foram cultivadas em solo com baixa disponibilidade desse nutriente. Sabe-se que os fungos simbiotes influenciam, principalmente, na absorção do amônio pelas plantas (George et al. 1992). É provável que isto ocorra porque a maior área de exploração do solo pela planta, via FMA, compensa a baixa mobilidade do amônio, em relação ao nitrato, na solução do solo (Ames et al. 1984). Apesar disso, em um experimento com pepineiro (*Cucumis sativus*) em que Johansen et al. (1993) separaram o compartimento de solo onde cresciam as raízes das plantas daquele em que as hifas do FMA *Glomus intraradices* exploravam, foi notado, ao adicionar nitrato e amônio no compartimento contendo apenas as hifas, que ambas as formas de N eram absorvidas pelo FMA e em igual proporção.

No caso das plantas que se associam simbioticamente a bactérias diazotróficas, como as leguminosas, a formação de micorrizas arbusculares pode atuar sinergisticamente ao incrementar a absorção de P (Jia et al. 2004), uma vez que isto favorece o metabolismo energético do vegetal e, conseqüentemente, pode melhorar a nodulação das raízes e aumentar as taxas de fixação biológica do N₂ atmosférico pela bactéria, que são

processos energeticamente muito dispendiosos (Johansson et al. 2004; Carvalho e Moreira 2010). Em contrapartida, o aumento do fornecimento de N para a planta, mediado pelas bactérias, pode aumentar o vigor e a taxa fotossintética do vegetal e favorecer os FMA pela maior oferta de fotoassimilados (Jia et al. 2004; Carvalho e Moreira 2010).

Os micronutrientes, como Fe, Zn, Mn e Cu, são elementos essenciais às plantas em quantidades relativamente baixas, uma vez que em altas concentrações no tecido vegetal podem proporcionar efeitos tóxicos (Dechen e Nachtigall 2006). Quando há baixa disponibilidade no solo, os FMA podem contribuir para uma maior absorção destes nutrientes, principalmente os de baixa mobilidade, como Zn e Cu (Marschner e Dell 1994). Porém, quando apresentam alta biodisponibilidade no substrato, o conteúdo desses nutrientes na parte aérea de plantas micorrizadas tem se apresentado menor do que em plantas não micorrizadas. Esta redução tem sido atribuída ao efeito de diluição no tecido da planta, devido ao aumento no crescimento proporcionado pelos FMA (Moreira e Siqueira 2006), como também à adsorção pelas hifas fúngicas não seguida de transferência para a parte aérea da planta (Christie et al. 2004) e pela estimulação de microrganismos que promovem mudanças na biodisponibilidade destes elementos no solo (Nogueira et al. 2004).

Na maioria das vezes, os benefícios nutricionais obtidos pelas plantas, via FMA, resultam em maior crescimento vegetativo (Zangaro et al. 2000; Moreira e Siqueira 2006). Entretanto, ao melhorar o estado nutricional da planta hospedeira, especialmente de P e N, os fungos simbiotes também podem afetar positivamente a reprodução do vegetal (Koide e Dickie 2002). Alguns estudos têm demonstrado que plantas associadas a FMA produzem sementes em maior número e de melhor qualidade, além de maior quantidade de flores e grãos de pólen do que plantas não micorrizadas (Stanley et al. 1993; Phillip et al. 2001; Poulton et al. 2002; Gange e Smith 2005). Grande parte dos trabalhos que avaliam a influência de FMA na reprodução dos vegetais utiliza plantas com ciclo de vida curto, especialmente as anuais. Determinar o efeito dos FMA sobre a reprodução de plantas perenes não é fácil por uma questão metodológica: a manutenção de tratamentos não micorrizados por longos períodos é um desafio, uma vez que ventos com poeira, insetos ou, até mesmo, o descuido de pesquisadores podem contaminá-los com propágulos viáveis de FMA, o que diminui ou impossibilita a quantificação dos efeitos dos fungos micorrízicos (Koide e Dickie 2002).

Para a formação e manutenção da simbiose nas raízes, estima-se que a planta hospedeira possa transferir de 4% a 20% do C fixado na fotossíntese para os FMA

(Lynch e Ho 2005). Os fotoassimilados investidos pela planta na associação foram denominados por Koide e Elliott (1989) como custo da simbiose, enquanto que os nutrientes obtidos via FMA foram referidos como benefício.

Normalmente, os benefícios obtidos pelos vegetais são maiores do que o custo e, por isso, micorriza arbuscular é uma associação classicamente definida como mutualística (Moreira e Siqueira 2006; Smith e Read 2008). Contudo, em alguns casos, a simbiose pode não ser benéfica ou até promover prejuízos para os dois simbiontes (Johnson et al. 1997; Klironomos 2003; Busby et al. 2011). Tem sido observado que a resposta das plantas aos FMA, em termos de produção de massa, pode variar de muito positiva até negativa (Johnson et al. 1997; Klironomos 2003; Lescano, 2010). Além disso, alguns estudos apontam que determinadas plantas podem prejudicar as populações de FMA do solo, reduzindo sua abundância (Busby et al. 2011). Portanto, como proposto por Johnson et al. (1997), a micorriza arbuscular deve ser entendida como uma simbiose que possui diversidade funcional, podendo variar do mutualismo ao parasitismo, dependendo das condições em que ocorre.

A relação custo-benefício da simbiose tem sido utilizada para explicar as diversas respostas de crescimento observadas em plantas micorrizadas (Smith et al. 2009). A resposta negativa das plantas aos FMA, usualmente chamada de “depressão no crescimento”, comumente ocorre quando o custo da simbiose excede seu benefício. Neste tipo de situação, o FMA é visto como parasita, pois estaria usufruindo dos compostos orgânicos fornecidos pela planta sem prover a ela maior absorção de nutrientes (Ryan et al. 2005). Nestes casos, plantas cultivadas na presença dos simbiontes exibem menor produção de massa, especialmente da parte aérea, do que plantas cultivadas sem os FMA (Johnson et al. 1997). Diversas condições, em conjunto ou isoladamente, podem diminuir os benefícios da micorriza arbuscular ou, até mesmo, torná-la uma simbiose parasítica para a planta. Dentre elas, merecem destaque: baixa luminosidade, alta fertilidade do solo, elevada taxa de colonização micorrízica, alto número de plantas por volume de solo e, em experimentos, pequeno volume de substrato para cultivo das plantas.

Quando a disponibilidade de luz é limitada, a capacidade fotossintética da planta e a produção de fotoassimilados normalmente diminuem. Assim, o carbono torna-se o principal recurso limitante para o crescimento da planta, mais do que os nutrientes do solo. Em tal situação, os custos com os FMA excedem os benefícios obtidos pelo aumento na

absorção de nutrientes, e depressão no crescimento da planta hospedeira pode ocorrer (Johnson et al. 1997; Smith e Read 2008). Além disso, como resposta à baixa luminosidade, as plantas tendem a alocar uma proporção ainda maior de carboidratos para as folhas em detrimento das raízes, podendo, dessa maneira, reduzir a taxa de colonização por FMA (Gamage et al. 2004).

Quando plantas crescem em alta densidade (elevado número de plantas por volume de solo), o emaranhado de raízes que se forma no solo pode produzir uma grande zona de depleção de nutrientes que, mesmo quando colonizadas por FMA, as plantas podem não ser capazes de adquirir nutrientes suficientemente (Koide e Dickie 2002). Nessa situação, a competição entre as raízes e as hifas dos FMA pelos nutrientes também pode reduzir o benefício obtido pelos vegetais (Bååth e Hayman 1984). Assim, a manutenção da simbiose com FMA torna-se muito dispendiosa para as plantas, e pode não haver resposta aos FMA ou ocorrer depressão no crescimento (Koide e Dickie 2002; Pérez e Urcelay 2009).

Plantas colonizadas por FMA e em substratos com alta disponibilidade de nutrientes, principalmente P, podem apresentar depressão no crescimento (Peng et al. 1993; Sena et al. 2004; Nogueira e Cardoso 2006; Smith e Read 2008; Veiga et al. 2011). Acredita-se que essa depressão aconteça devido ao custo de carbono (C) imposto pelos FMA em uma condição em que a planta não necessitaria dos simbiotes para obter nutrientes (Johnson et al. 1997; Smith e Read 2008; Lescano 2010). Quando há altas taxas de colonização micorrízica, a demanda por carboidratos pelos fungos pode ser ainda maior e a alocação de C para a manutenção da grande quantidade de estruturas fúngicas nas raízes pode resultar em depressão no crescimento do hospedeiro (Graham e Abbott 2000; Ryan et al. 2005; Lescano 2010; Zangaro et al. 2013b). Plantas cultivadas em solos com alta fertilidade podem ainda alocar menos fotoassimilados para as raízes e, dessa forma, deixar menos carboidratos disponíveis para os FMA, o que muitas vezes resulta em diminuição da taxa de colonização micorrízica (Johnson et al. 1997).

Depressão no crescimento em função dos FMA também foi encontrada em plântulas da espécie arbórea nativa *Heliocarpus americanus* (Malvaceae) cultivadas em recipientes (tubetes) de 50 cm³ contendo esterco bovino fermentado (Zangaro et al. 2013b). No entanto, quando as plântulas foram crescidas em tubetes maiores (250 cm³) com o mesmo substrato a depressão não ocorreu. O reduzido volume de substrato disponível para a exploração pelas raízes e pelas hifas dos FMA nos tubetes menores pode ter induzido a

competição entre os simbioses pelos nutrientes disponíveis. Na condição de limitação do volume, o grande benefício dos FMA, que é justamente aumentar o volume de solo explorado pela planta, pode não ter sido alcançado e, assim, os fungos representariam um custo a mais para a planta sem que ela fosse favorecida. Por outro lado, nos tubetes de maior volume, mais solo pôde ser explorado pelas raízes e pelas hifas dos FMA. Nessa condição, as plantas inoculadas absorveram mais nutrientes e apresentaram maior crescimento, pois o benefício da simbiose foi maior do que o seu custo (Zangaro et al. 2013b).

Alguns trabalhos verificaram depressão no crescimento das plantas quando estas apresentaram baixas taxas de colonização micorrízica. Nestes casos, a relação custo-benefício da simbiose não é utilizada para explicar o menor crescimento da planta. Em um estudo realizado com trigo (*Triticum aestivum*), Li et al. (2008) verificaram que plantas colonizadas por FMA *Gigaspora margarita* apresentaram baixa colonização micorrízica (\approx 10%) e forte depressão no crescimento, enquanto que plantas cultivadas com *Glomus intraradices* exibiram maior colonização micorrízica (entre 40% e 60%) e branda depressão no crescimento ou ausência de resposta. Quando estão associados aos fungos simbioses, os vegetais exibem duas rotas de absorção de P: a rota direta, por meio da epiderme da raiz, e a rota via FMA (Smith e Read 2008). Ambas as rotas não atuam sinergicamente (Li et al. 2008; Smith et al. 2009) pois, em associação com FMA, as plantas tendem a diminuir a expressão de genes que codificam transportadores de P de alta afinidade presentes na epiderme da raiz, os PiTs (“Pi Transporters”) (Smith et al. 2011). Por conta disso, há uma inibição parcial da rota de absorção direta, e a rota via FMA de absorção de P torna-se o principal caminho por onde as plantas obtêm este nutriente do solo (Smith et al. 2009, 2011). Há casos em que a rota direta de absorção de P é totalmente bloqueada, como observado no tomateiro (*Lycopersicon esculentum*) em associação com o FMA *Glomus intraradices* (Smith et al. 2004). Assim, plantas que exibem baixa colonização micorrízica podem ser incapazes de explorar eficientemente o solo e absorver P em quantidades adequadas para seu crescimento, e, como consequência, podem apresentar ausência de resposta ou resposta negativa aos fungos simbioses (Smith et al. 2009, 2011).

Os resultados da associação micorrízica arbuscular no crescimento das plantas também dependem da interação entre os genomas dos dois simbioses (Johnson et al. 1997; Klironomos 2003). Algumas espécies de FMA podem ser mais efetivas do que outras, diferindo na sua taxa de colonização nas raízes, na absorção de nutrientes e na resposta, em produção de massa, que induzem nas plantas (van der Heijden et al. 1998). As diferentes respostas das plantas aos FMA podem determinar a coexistência (van der Heijden et al. 1998)

e a dominância (Urcelay e Días 2003) das espécies de plantas no ambiente, além de influenciar o processo de sucessão ecológica (Zangaro et al. 2000; Urcelay et al. 2012).

2.2 FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES NA SUCESSÃO ECOLÓGICA

O termo sucessão ecológica se refere às mudanças direcionais que ocorrem na composição e na estrutura da comunidade ao longo do tempo (Gurevitch et al. 2009). A categorização das espécies que ocorrem ao longo da sucessão em grupos ecológicos é uma ferramenta importante para o entendimento deste processo (Paula et al. 2004). Embora seja questionado, uma vez que não existem limites claros definindo os grupos (uma mesma espécie pode ser incluída em mais de um grupo), este tipo de classificação ainda é muito utilizado em estudos envolvendo FMA na sucessão.

Espécies arbóreas pertencentes aos diferentes estádios da sucessão tropical apresentam diferentes graus de dependência e resposta aos FMA. Janos (1980), por meio de um estudo desenvolvido com 28 espécies de árvores nativas da floresta tropical da Costa Rica, propôs a hipótese de que a taxa de colonização das raízes e a resposta das plantas aos FMA aumentam com o avanço da sucessão. Ou seja, plantas do início da sucessão seriam menos dependentes, menos responsivas aos FMA e apresentariam raízes menos colonizadas pelos simbiontes do que plantas de estádios tardios. Além disso, segundo Janos (1980, 1983), a reserva nutricional presente nas grandes sementes das espécies tardias da sucessão seria suficiente para garantir a sobrevivência das plântulas no campo até que estas tivessem suas raízes colonizadas pelos FMA, enquanto que as espécies iniciais, apesar de possuírem sementes pequenas, seriam capazes de se estabelecer sem a ajuda dos fungos, uma vez que o sistema de raízes altamente ramificado que apresentam as tornariam eficientes na absorção de nutrientes do solo no início do seu desenvolvimento.

Contrariamente, em um estudo que avaliou a influência de FMA em 43 espécies arbóreas nativas da Mata Atlântica e pertencentes a diferentes estádios sucessionais, Zangaro et al. (2000) observaram que as espécies dos estádios iniciais (pioneiras e secundárias iniciais), diferentemente das tardias (secundárias tardias e clímaxes), apresentaram elevada colonização micorrízica nas raízes, alta responsividade (maior produção de massa) e aumento da concentração de P, Ca e K nas folhas quando colonizadas por FMA. Outros trabalhos desenvolvidos com arbóreas nativas de florestas brasileiras também encontraram resultados semelhantes (Siqueira et al. 1998; Siqueira e Saggin-Junior 2001; Zangaro et al. 2003, 2005, 2007).

No início do desenvolvimento, altas taxas de absorção de nutrientes são necessárias para manter o elevado metabolismo e o rápido crescimento das espécies pioneiras (Zangaro et al. 2003). No entanto, além de tais espécies possuírem sementes pequenas, com pouca reserva nutricional (Zangaro et al. 2003), no início da sucessão os solos comumente apresentam baixa disponibilidade de nutrientes (Zangaro et al. 2008, 2012a, b). A rápida e intensa colonização por FMA das raízes das plântulas das espécies pioneiras permite que sejam fornecidos nutrientes em quantidades adequadas para manter o crescimento inicial e garantir a sobrevivência da plântula após a utilização da reserva da semente (Zangaro et al. 2003). Portanto, embora possuam um sistema de raízes com elevado potencial de absorção e alta plasticidade (Zangaro et al. 2005, 2007), estas plantas são altamente dependentes dos FMA para seu estabelecimento (Zangaro et al. 2000, 2003, 2007). Já as espécies tardias, que normalmente se desenvolvem em solos mais férteis e apresentam baixa demanda nutricional e taxa metabólica, possuem sementes com maior reserva nutricional e cotilédones mais duradouros, o que as tornariam menos dependentes dos FMA para a aquisição de nutrientes no início do seu desenvolvimento (Zangaro et al. 2000, 2003).

Em espécies arbóreas, correlação positiva entre a taxa de colonização das raízes por FMA e a responsividade das plantas aos fungos foi encontrada em vários estudos (Zangaro et al. 2000, 2003, 2007). Segundo Zangaro et al. (2007), a responsividade das espécies arbóreas pioneiras aos FMA é de, aproximadamente, 95%, quando cultivadas em solo de baixa fertilidade (2,1 mg kg⁻¹ de P), e 80%, quando cultivadas em solo fértil (8,6 mg kg⁻¹ de P). A responsividade das espécies arbóreas tardias aos FMA não variou nestes diferentes níveis de fertilidade do solo, sendo cerca de 18%. Os autores também observaram que os FMA colonizam, em média, 80% do córtex das raízes finas de espécies arbóreas iniciais e 20% do córtex das raízes finas de espécies arbóreas tardias da sucessão, independentemente da fertilidade do solo (Zangaro et al. 2007).

A taxa de colonização micorrízica nas raízes das espécies arbóreas de diferentes estádios sucessionais tem sido relacionada com suas características morfológicas e fisiológicas, bem como com o ambiente ao qual essas plantas estão adaptadas (Zangaro et al. 2003, 2005). Espécies de início de sucessão, quando comparadas com espécies tardias, apresentam raízes finas com baixa densidade de tecido, pequeno diâmetro (Comas et al. 2002), alta incidência e elevado comprimento de pelos absorventes, maior comprimento específico (Zangaro et al. 2005, 2007) e alta taxa de propagação (Comas e Eissenstat 2004). Um sistema de raízes com estas características permite à planta melhor exploração do solo, aumenta a capacidade de absorção de água e nutrientes e amplia as chances de encontro de

propágulos de FMA com as raízes (Zangaro et al. 2005, 2007, 2008). As raízes de espécies tardias, além das características menos propícias à interceptação de grandes quantidades propágulos de FMA no solo (como baixo comprimento total e específico e baixa incidência e comprimento de pelos absorventes), apresentam elevado diâmetro e tecidos com alta densidade, o que pode dificultar a penetração e a difusão das hifas dos FMA no córtex (Zangaro et al. 2007).

Espécies pioneiras também apresentam maior taxa metabólica (Comas et al. 2002), elevado requerimento nutricional (Lusk et al. 2008), maior taxa de crescimento da parte aérea, alta demanda por luz e elevada taxa fotossintética (Bazzaz 1979; Zangaro et al. 2003; Zhu et al. 2013) quando comparadas com espécies pertencentes a estádios tardios da sucessão. Somada a isso, a adaptação a ambientes onde luz não é recurso limitante para a fotossíntese (Gehring 2003; Zangaro et al. 2003), possibilita que plantas de início da sucessão produzam grandes quantidades de fotoassimilados (Bazzaz 1979), que podem ser disponibilizados para os FMA e, assim, contribuir para a manutenção da simbiose (Zangaro et al. 2003, 2012a). Nas fases tardias da sucessão, a matéria orgânica, o conteúdo de nutrientes e os organismos decompositores aumentam no solo (Brown e Lugo 1994). Neste contexto, a maior dinâmica da matéria orgânica, associada a uma intensa atividade microbiana na rizosfera (Subke et al. 2004), permite maior disponibilização de nutrientes para imediata absorção pelas raízes. Portanto, em espécies arbóreas tardias, que apresentam baixas demandas nutricionais (Lusk et al. 2008), taxas fotossintéticas e taxas de crescimento (Bazzaz 1979; Zangaro et al. 2003; Zhu et al. 2013), o custo da associação micorrízica seria desnecessário, e a limitação da taxa de colonização micorrízica pode ser uma adaptação importante para a conservação de energia e para a sobrevivência destas plantas em ambientes sombreados (Zangaro et al. 2012a).

Foi observada correlação positiva entre a taxa de colonização das raízes por FMA e o número de esporos destes fungos no solo. Estes dois parâmetros podem ser indicativos da biomassa de FMA no solo, do potencial de inóculo de FMA no campo e da capacidade das plantas em manter a simbiose com estes fungos (Zangaro et al. 2012a). Em estudos realizados em três ecossistemas brasileiros (Pantanal, Floresta Atlântica e Floresta de Araucária), analisando solos com vegetação herbácea e arbustiva, floresta secundária e floresta madura, foi encontrada uma progressiva diminuição das taxas de colonização micorrízica e do número de esporos de FMA no solo com o avanço da sucessão ecológica, o que reforça a hipótese de que as plantas das fases iniciais da sucessão investem mais na simbiose do que as plantas das fases finais (Zangaro et al. 2012a, b). Contudo, apesar de ser

sugerido que as altas taxas de colonização micorrízica encontradas em raízes de plantas herbáceas e arbustivas tropicais no campo refletiriam o investimento dessas plantas nos FMA para atender as suas elevadas demandas nutricionais (Zangaro et al. 2012b), poucas informações existem a respeito da influência que os FMA possuem no desenvolvimento deste grupo funcional de plantas.

2.3 FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES EM ESPÉCIES HERBÁCEAS E ARBUSTIVAS

Espécies herbáceas e arbustivas heliófilas são as plantas que tipicamente colonizam áreas em início de sucessão (Guariguata e Ostertag 2001). Normalmente, no ambiente em que elas ocorrem, a superfície do solo recebe grande quantidade de energia luminosa, enquanto temperatura e umidade são extremamente variáveis (Bazzaz 1979). Além disso, o solo contém baixa disponibilidade de nutrientes e baixos teores de matéria orgânica (Zangaro et al. 2013a). Com o passar do tempo, estas plantas são substituídas por espécies arbóreas de ciclo de vida curto e intolerantes ao sombreamento, as quais diminuem em abundância quando se instalam espécies arbóreas tolerantes ao sombreamento e com ciclo de vida longo, que predominam nas fases finais da sucessão (Tabarelli e Mantovani 1999; Guariguata e Ostertag 2001).

Ciclo de vida curto (Lorenzi 2000), crescimento rápido, elevada taxa fotossintética (Bazzaz 1979; Reich 1998), elevada taxa metabólica (Bazzaz 1979) e raízes com alto potencial de aquisição de nutrientes do solo (Zangaro et al. 2008, 2012a) são atributos frequentemente encontrados nas espécies herbáceas e arbustivas que ocorrem no início da sucessão. Além disso, a alta produção de diásporos com elevada viabilidade e longevidade é uma das principais características que garantem a estas plantas resistência a distúrbios ambientais (Lorenzi, 2000; Piteli e Duringan 2001) e grande capacidade de competição por espaço (Cheung et al. 2009).

Alguns estudos demonstram que FMA podem influenciar a produção de flores e sementes em plantas herbáceas. Stanley et al. (1993) desenvolveram um experimento com a espécie herbácea pioneira *Abutilon theophrasti* (Malvaceae), cultivando-a em parcelas contendo solos com 10 $\mu\text{g g}^{-1}$ de P, sem ou com adição de P e sem ou com propágulos viáveis de FMA. Neste trabalho, os autores notaram que os FMA promoveram aumento na produção de flores e de sementes nas plantas cultivadas nos dois solos, mas aumento no crescimento da parte aérea apenas nas plantas cultivadas no solo em que não houve fertilização. Logo, dependendo da fertilidade do solo, os efeitos da simbiose micorrízica arbuscular no

crescimento vegetativo e na reprodução das plantas herbáceas podem não estar relacionados. Os autores também encontraram maior teor de P nas sementes produzidas pelas plantas dos tratamentos com FMA.

Em *A. theophrasti* também foi observado que, no início do período reprodutivo, as sementes produzidas por plantas micorrizadas continham maior teor de P e originaram plântulas mais vigorosas do que as sementes coletadas de plantas não micorrizadas. Já nas fases finais do período reprodutivo, estas diferenças não foram observadas (Shumway e Koide 1993). De acordo com os autores, isso poderia ter ocorrido porque nos primeiros estádios da floração há maior quantidade de arbúsculos nas raízes, ou seja, maior taxa de colonização por FMA, do que nos estádios finais. Logo, a transferência de nutrientes entre os simbioss, especialmente dos fungos para as plantas, estaria ocorrendo de forma mais efetiva no momento em que as primeiras flores e sementes estariam sendo produzidas (Shumway e Koide 1993; Smith e Read 2008).

Plantas herbáceas colonizadas por FMA podem apresentar prole mais vigorosa e com maior capacidade de sobrevivência e reprodução. Heppell et al. (1998) avaliaram plântulas de *A. theophrasti*, cujas sementes foram obtidas de plantas colonizadas ou não por FMA, a fim de verificar o sucesso das duas proles quando em competição. Para tanto, plântulas das duas proles foram cultivadas juntas em recipientes de 8000 cm³ contendo substrato desprovido de FMA. Durante os 20 primeiros dias de crescimento, não houve diferença entre a taxa de sobrevivência das plântulas provenientes das duas gerações parentais. Porém, a partir deste tempo, a prole das plantas não micorrizadas passou a apresentar menor crescimento e maior taxa de mortalidade, sendo que, ao final do experimento (98 dias após o plantio), o número de sobreviventes era aproximadamente 50% menor do que o da prole proveniente das plantas micorrizadas. Segundo os autores, a maior sobrevivência da prole das plantas micorrizadas estaria relacionada ao fato de que estas plântulas apresentaram maior crescimento, maior acúmulo de massa na parte aérea e, conseqüentemente, maior eficiência na competição por luz. Além disso, ao final do experimento, a proporção de sobreviventes que havia entrado em estágio reprodutivo era maior na prole das plantas micorrizadas do que na prole das plantas não micorrizadas.

Em duas variedades de tomateiro (*Lycopersicon esculentum*), foi observado que plantas micorrizadas apresentaram maior número de flores e maior produção total de pólen, o que foi atribuído ao melhor estado nutricional de P obtido pela planta via FMA (Poulton et al. 2002). Além de maior número, plantas colonizadas por FMA podem produzir grãos de pólen de melhor qualidade, uma vez que estes podem conter maior estoque

nutricional de P, especialmente na forma de fitato, que pode influenciar na taxa de formação do tubo germinativo e no sucesso da fecundação (Poulton et al. 2001, 2002). Philip et al. (2001), trabalhando com a espécie herbácea invasora da América do Norte *Lythrum salicaria* (Lythraceae), notaram que FMA promoveram aumento no número de grãos de pólen produzidos pela planta, mas redução na massa seca da parte aérea, especialmente de órgãos estruturais como o caule. Maior produção de pólen aumenta as chances de encontro com estigmas, o que é importante tanto na competição entre os grãos de pólen de diferentes indivíduos quanto para o sucesso da polinização (Koide e Dickie, 2002).

Plantas herbáceas colonizadas por FMA podem apresentar outras características, além de maior produção de pólen, que favorecem a polinização. Em estudo realizado com três herbáceas anuais pertencentes à família Asteraceae (*Tagetes erecta*, *Tagetes patula* e *Centaurea cyanus*), constatou-se que o aumento no conteúdo de açúcar do néctar de *T. patula*, o aumento no tamanho do capítulo de *T. erecta* e o aumento no número de flores em *C. cyanus*, em função dos FMA *Glomus mossae* e *Glomus intraradices*, foram determinantes para o aumento da visitação por polinizadores nas flores destas espécies. Como consequência, as plantas micorrizadas também apresentaram maior produção de sementes (Gange e Smith 2005).

FMA podem ainda afetar a reprodução assexuada das espécies herbáceas. Lescano et al. (2013), ao cultivarem, em solos com alta e baixa fertilidade, a espécie exótica invasora de ecossistemas brasileiros *Urochloa brizantha* (Poaceae), observaram que a fertilidade do solo pode ter papel importante na forma como FMA influenciam na propagação vegetativa dessa espécie. Indivíduos de *U. brizantha* crescidos em solo de baixa fertilidade na presença de FMA produziram maior número de perfilhos do que aqueles cultivados no mesmo solo na ausência dos simbiontes. No entanto, quando cultivadas em solo fértil, as plantas colonizadas por FMA apresentaram menor produção de perfilhos. Este menor perfilhamento estaria relacionado ao custo de fotoassimilados imposto à planta pelas altas taxas de colonização micorrízica encontradas nas raízes desta espécie (acima de 90%) em uma condição em que a planta hospedeira não necessitaria dos FMA para adquirir nutrientes em quantidades adequadas para a manutenção do seu crescimento.

Trabalhos que têm como foco avaliar os efeitos das micorrizas arbusculares no crescimento de espécies herbáceas, em termos de produção de massa, têm encontrado ampla variedade de respostas aos fungos. No entanto, a maior parte deles foi desenvolvida com plantas típicas de ambientes temperados.

Wilson e Hartnett (1998) determinaram a taxa de colonização micorrízica e a responsividade aos FMA, em produção de massa total (parte aérea e raiz), de 95 espécies herbáceas de ambientes abertos da América do Norte, pertencentes a 19 famílias botânicas, em solo com concentração de P entre 5 e 10 mg kg⁻¹. A relação planta-FMA variou tanto em função da fenologia quanto do ciclo de vida das plantas estudadas. Gramíneas que tinham como característica se desenvolver em estações frias do ano apresentaram menor responsividade e colonização por FMA do que gramíneas de estações quentes e outras plantas herbáceas. Também foi observado que espécies perenes apresentaram maior taxa de colonização das raízes e maior resposta aos FMA do que espécies anuais ou bianuais, as quais seriam micotróficas facultativas. Segundo os autores, gramíneas e outras herbáceas anuais que predominam em áreas degradadas em início de sucessão, onde quase não há competidores, apresentariam sistema de raízes com alto potencial de absorção de nutrientes e, dessa forma, impediriam, de alguma maneira, a colonização de suas raízes por FMA, na tentativa de evitar o custo de carbono imposto pela simbiose. Já espécies perenes, que normalmente se desenvolvem em etapas mais tardias da sucessão herbácea, onde há maior competição, por apresentarem um sistema de raízes mais grosseiro e menos ramificado, dependeriam dos FMA para a manutenção de uma absorção adequada de nutrientes do solo (Wilson e Hartnett 1998).

Klironomos (2003), trabalhando com dez espécies herbáceas de clima temperado, verificou que cada espécie apresentou diferentes respostas que variavam de positivas a negativas, em produção de massa total, quando colonizadas por diferentes espécies de FMA. O autor ainda propôs a hipótese de que, nos ecossistemas compostos basicamente por espécies herbáceas em regiões de clima temperado, a quantidade de plantas que estaria sendo beneficiada e prejudicada pelos FMA seria a mesma e que as diferentes respostas das plantas aos diferentes FMA poderia promover a manutenção da diversidade de plantas no ambiente.

Em um estudo realizado em casa de vegetação com 17 espécies herbáceas e arbustivas das fases iniciais da sucessão da pradaria norte americana, Busby et al. (2011) notaram que, em termos de produção total de massa, seis espécies apresentaram resposta positiva, cinco apresentaram resposta nula e seis apresentaram repostas negativas à inoculação com FMA nativos da área de ocorrência natural das plantas estudadas. As respostas negativas das plantas aos FMA não tiveram correlação com a taxa de colonização micorrízica, sendo encontradas tanto em plantas com alta (80%) quanto com baixa (2,6%) colonização por FMA.

Urcelay e Pérez (2009) observaram, em espécies nativas da América do Sul, que a produção de massa da parte aérea por plantas micorrizadas pode variar de acordo com o

grupo funcional ao qual a planta pertence. Os autores cultivaram a espécie herbácea *Bidens pilosa* (Asteraceae) e o arbusto decíduo *Acacia caven* (Fabaceae) na presença e ausência de FMA e verificaram que os fungos simbioses não afetaram o crescimento da parte aérea da espécie herbácea, mas aumentaram o crescimento da parte aérea da espécie arbustiva. Em outro experimento, realizado com três espécies herbáceas anuais da família Asteraceae e de ampla distribuição na América do Sul (*B. pilosa*, *Tagetes minuta* e *Zinnia peruviana*), Urcelay et al. (2012) verificaram depressão no crescimento da parte aérea de *B. pilosa* e *T. minuta* e ausência de resposta aos fungos em *Z. peruviana*. De acordo com os autores, os FMA estariam provocando efeitos antagônicos nestas plantas.

Nos ambientes em início de sucessão com predomínio de espécies herbáceas, se o investimento dessas espécies em massa da parte aérea for alto, pode ocorrer uma grande cobertura que dificulta a chegada de sementes das espécies arbóreas até a superfície do solo, o estabelecimento de plântulas e a regeneração florestal (Cheung et al. 2009). De acordo com Urcelay et al. (2012), o efeito negativo proporcionado pelos FMA às plantas herbáceas poderia ser importante no decorrer da sucessão ecológica pois, ao diminuir a produtividade destas espécies, facilitaria o estabelecimento e o crescimento de outras plantas micotróficas de estádios sucessionais posteriores.

A resposta aos FMA, referente à produção de massa seca da parte aérea das plantas herbáceas, pode variar de acordo com a fertilidade do solo. Ao estudar, em casa de vegetação o comportamento de três espécies de gramíneas (*Urochloa brizantha*, *Paspalum notatum* e *Megathyrsus maximus*) crescidas na presença ou ausência de FMA e em solos com diferentes níveis de fertilidade (alta e baixa), Lescano (2010) determinou que as taxas de colonização das raízes das plantas micorrizadas foram extremamente altas (maiores que 90%), independente do nível de fertilidade do solo. No entanto, foi observado nas três espécies, que as plantas cultivadas em solo fértil com FMA apresentaram depressão no crescimento da parte aérea quando comparadas às plantas que cresceram na ausência dos FMA. A depressão no crescimento das plantas micorrizadas foi atribuída a um possível dreno de carboidratos imposto pelos fungos numa situação em que a planta não necessitaria da simbiose para crescer (e.g. solos com alta disponibilidade de nutrientes). Porém, observou-se que quando as gramíneas foram cultivadas em solo com baixa fertilidade, elas conseguiram sobreviver e crescer apenas quando colonizadas por FMA. Sendo assim, a importância dos FMA para o desenvolvimento destas três espécies de gramíneas em solos pobres foi vital. Estas espécies predominam em áreas degradadas, abertas e em início de sucessão e sua sobrevivência devido à presença dos FMA pode ser a explicação do alto investimento de carboidratos destas plantas

para a manutenção da simbiose em suas raízes, mesmo que em solos mais férteis o custo da simbiose seja maior que o benefício obtido pela planta hospedeira (Lescano 2010).

Em três ecossistemas brasileiros (Pantanal, Floresta Atlântica e Floresta de Araucária), foram encontradas raízes com alta taxa de colonização micorrízica (entre 60-80%) em áreas em início de sucessão, onde a vegetação predominante era composta por gramíneas e outras espécies herbáceas e arbustivas (Zangaro et al. 2012a, b, 2013a). Além disso, nos solos destas mesmas áreas, também foram encontradas raízes finas com elevado comprimento total e específico, pequeno diâmetro e alta incidência de longos pelos absorventes (Zangaro et al. 2012a). A combinação entre a alta taxa de colonização micorrízica e estas características das raízes finas sugere que as espécies que predominam no início da sucessão ecológica tropical, antes da instalação das arbóreas, investem em estruturas que são, ao mesmo tempo, mais efetivas na aquisição de nutrientes e menos custosas em termos de C. Esse eficiente investimento de C nas estruturas absorptivas poderia gerar um hábil sistema de absorção capaz de manter as elevadas taxas metabólicas inerentes destas plantas (Zangaro et al. 2012a).

Raízes colonizadas e esporos são as principais formas de propagação dos FMA no solo (Smith e Read 2008). Nos campos sob vegetação herbácea e arbustiva em regiões tropicais, além de raízes com elevadas taxas de colonização micorrízica, foi encontrado elevado número de esporos (entre 73-123 g⁻¹ de solo seco) (Zangaro et al. 2008, 2012a, b), sugerindo que estas plantas são eficientes multiplicadoras dos FMA.

Zangaro et al. (2012b) avaliaram o potencial de inóculo de FMA presente em solos tropicais sob floresta madura, floresta secundária e campo com predomínio de vegetação herbácea e arbustiva, no crescimento da espécie arbórea pioneira *Heliocarpus popayanensis* (Malvaceae) cultivada em solo de baixa fertilidade. Foram observadas maiores taxas de colonização micorrízica e responsividade aos FMA nos indivíduos cultivados na presença de inóculos de FMA provenientes de campos cobertos por vegetação herbácea, do que nos indivíduos crescidos com inóculos oriundos de floresta secundária e floresta madura, os quais apresentaram taxa de colonização micorrízica e responsividade aos FMA intermediárias e baixas, respectivamente. Assim, o alto potencial de inóculo de FMA no início da sucessão expressa a alta capacidade das espécies herbáceas e arbustivas em manter elevadas taxas de colonização micorrízica e reproduzir os FMA no solo. Este maior potencial de inóculo, além de beneficiar a prole destas plantas, pode tornar o ambiente mais adequado para a instalação e o crescimento das espécies arbóreas que predominam nas fases iniciais da formação das florestas secundárias (Zangaro et al. 2012b), as quais são altamente micotróficas e responsivas aos FMA, independentemente da fertilidade do solo em que se desenvolvem (Zangaro et al. 2007).

REFERÊNCIAS

- Ahulu EM, Nakata M, Nonaka M (2005) Arum and Paris-type arbuscular mycorrhizas in a mixed pine forest on sand dune soil in Niigata Prefecture, central Honshu, Japan. *Mycorrhiza* 15:129-136
- Ames RN, Porter LK, Stjohn TV, Reid CPP (1984) Nitrogen sources and values for vesicular-arbuscular and non-mycorrhizal sorghum grown at three rates of 15N-amonium sulphate. *New Phytologist* 97:269-276
- Augé RM (2001) Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11:3-42
- Bååth E, Hayman DS (1984) Effect of soil volume and plant density on mycorrhizal infection and growth response. *Plant and Soil* 77:373-376
- Bazzaz FA (1979) The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:351-371
- Berbara RLL, Souza FA, Fonseca HMA (2006) Fungos micorrízicos arbusculares: muito além da nutrição. In: Fernandes MS (ed) *Nutrição mineral de plantas*, SBCS, Viçosa, pp. 53-85
- Brown S, Lugo AE (1994) Rehabilitation of tropical lands: a key to sustaining development. *Restoration Ecology* 2:97-111
- Brundrett MC (2002) Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist* 154:275-304
- Brundrett MC (2009) Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil* 320:37-77
- Busby RR, Gebhart DL, Stromberger ME, Meiman PJ, Paschke MW (2011) Early seral plant species' interactions with an arbuscular mycorrhizal fungi community are highly variable. *Applied Soil Ecology* 48:257-262
- Cardoso IM, Kuyper TW (2006) Mycorrhizas and tropical soil fertility. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 116:72-84
- Carrenho R, Gomes-da-Costa SM, Balota EL, Colozzi-Filho (2010) Fungos micorrízicos arbusculares em agrossistemas brasileiros. In: Siqueira JO, Souza FA, Cardoso EJBN, Tsai SM (eds) *Micorrizas: 30 anos de pesquisas no Brasil*. UFLA, Lavras, pp. 215-249
- Carvalho TS, Moreira FMS (2010) Simbioses tripartites: leguminosas, fungos micorrízicos e bactérias fixadoras de nitrogênio nodulíferas. In: Siqueira JO, Souza FA, Cardoso EJBN, Tsai SM (eds) *Micorrizas: 30 anos de pesquisas no Brasil*. UFLA, Lavras, pp. 383-414
- Cheung KC, Marques MCM, Liebsch D (2009) Relação entre a presença de vegetação herbácea e a regeneração natural de espécies lenhosas em pastagens abandonadas na Floresta Ombrófila Densa do Sul do Brasil. *Acta Botânica Brasilica* 23:1048-1056

- Christie P, Li XL, Chen BD (2004) Arbuscular mycorrhiza can depress translocation of zinc to shoots of host plants in soils moderately polluted with zinc. *Plant and Soil* 261:209-217
- Clark RB, Zeto SK (2000) Mineral acquisition by arbuscular mycorrhizal plants. *Journal of Plant Nutrition* 23:867-902
- Comas LH, Bouma TJ, Eissenstat DM (2002) Linking root traits to potential growth rate in six temperate tree species. *Oecologia* 132:34-43
- Comas LH, Eissenstat DM (2004) Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. *Functional Ecology* 18:388-397
- de Souza FA, Stürmer SL, Carrenho R, Trufem SFB (2010) Classificação e taxonomia de fungos micorrízicos arbusculares e sua ocorrência no Brasil. In: Siqueira JO, Souza FA, Cardoso EJBN, Tsai SM (eds) *Micorrizas: 30 anos de pesquisas no Brasil*. UFLA, Lavras, pp. 15-73
- Dechen AR, Nachtigall GR (2006) Micronutrientes. In: Fernandes MS (ed) *Nutrição mineral de plantas*. SBCS, Viçosa, pp. 327-354
- Gamage HK, Singhakumara BMP, Ashton MS (2004) Effects of light and fertilization on arbuscular mycorrhizal colonization and growth of tropical rain-forest *Syzygium* tree seedlings. *Journal of Tropical Ecology* 20:525-534
- Gange AC, Smith AK (2005) Arbuscular mycorrhizal fungi influence visitation rates of pollinating insects. *Ecological Entomology* 30:600-606
- Gehring CA (2003) Growth responses to arbuscular mycorrhizae by rain forest seedlings vary with light intensity and tree species. *Plant Ecology* 167:127-139
- George EK, Haussier G, Vetterlein EG, Marschner H (1992) Water and nutrient translocation by hyphae of *Glomus mosseae*. *Canadian Journal of Botany* 70:2130-2137
- Gianinazzi-Pearson V, Gianinazzi S (1983) The physiology of vesicular-arbuscular mycorrhizal roots. *Plant and Soil* 71:197-209
- Graham JH, Abbott LK (2000) Wheat responses to aggressive and nonaggressive arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 220:207-218
- Guariguata MR, Ostertag R (2001) Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148:185-206
- Gurevitch J, Scheiner SM, Fox GA (2009) *Ecologia Vegetal*, 2nd edn. Porto Alegre, Artmed
- Harley JL (1989). The significance of mycorrhiza. *Mycological Research* 92:129-139
- Heppell KB, Shumway DL, Koide RT (1998) The effect of mycorrhizal infection of *Abutilon theophrasti* on competitiveness of offspring. *Functional Ecology* 12:171-175
- Janos DP (1980) Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain forest plant growth. *Ecology* 61:151-162

- Janos DP (1983) Tropical mycorrhizas, nutrient cycles and plant growth. In: Sutton SL, Whitmore TC, Chadwick AC (eds) Tropical rains forest: ecology and management. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 327-345.
- Jia Y, Gray VM, Straker CJ (2004) The influence of *Rhizobium* and arbuscular mycorrhizal fungi on nitrogen and phosphorus accumulation by *Vicia faba*. *Annals of Botany* 94:251-258
- Johansen A, Jakobsen I, Jensen ES (1992). Hyphal transport of N-labelled nitrogen by a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus and its effect on depletion of inorganic soil N. *New Phytologist* 122:281-288
- Johansen A, Jakobsen I, Jensen ES (1993) Hyphal transport by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus of N applied to the soil as ammonium or nitrate. *Biology and Fertility of Soils* 16:66-70
- Johansson JF, Paul LR, Finlay RD (2004) Microbial interactions in the mycorrhizosphere and their significance for sustainable agriculture. *FEMS Microbiology Ecology* 48:1-13
- Johnson NC, Graham JH, Smith FA (1997) Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist* 35:575-585
- Klironomos JN (2003) Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology* 84:2292-2301
- Koide RT (1991) Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection. *New Phytologist* 117:365-386
- Koide RT, Dickie IA (2002) Effects of mycorrhizal fungi on plant populations. *Plant and Soil* 244:307-317
- Koide RT, Elliott G (1989) Cost, benefit and efficiency of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Functional Ecology* 3:252-255
- Lescano LEAM (2010) Efeito de diferentes comunidades de fungos micorrízicos arbusculares no crescimento de plantas nativas pertencentes aos diferentes grupos ecológicos da sucessão. Dissertação, Universidade Estadual de Londrina
- Lescano LEAM, Rondina ABL, Matsuura EM, Alves RA, Nogueira MA, Zangaro W (2013) Importância da simbiose micorrízica arbuscular para o desenvolvimento da gramínea exótica invasora *Urochloa brizantha* (Hochst. ex A. Rich.) R.D. Webster. (*em preparação*).
- Li H, Smith FA, Dickson S, Holloway RE, Smith SE (2008) Plant growth depressions in arbuscular mycorrhizal symbioses: not just caused by carbon drain? *New Phytologist* 178:852-862
- Liu A, Hamel C, Hamilton RI, Ma BL, Smith DL (2000) Acquisition of Cu, Zn, Mn and Fe by mycorrhizal maize (*Zea mays* L.) grown in soil at different P and micronutrient levels. *Mycorrhiza* 9:331-336
- Lorenzi H (2000) Plantas daninhas do Brasil: terrestres, aquáticas, parasitas e tóxicas, 3rd edn. Instituto Plantarum, Nova Odessa

- Lusk CH, Reich PB, Montgomery RA, Ackerly DD, Cavender-Bares J (2008) Why are evergreen leaves so contrary about shade? *Trends Ecology Evolution* 23:299–303
- Lynch JP, Ho MD (2005) Rhizoeconomics: Carbon costs of phosphorus acquisition. *Plant and Soil* 269:45-56
- Mäder P, Vierheilig H, Streitwolf-Engel RT, Boller T, Frey B, Christie P, Wiemken A (2000) Transport of ¹⁵N from a soil compartment separated by a polytetrafluoroethylene membrane to plant roots via the hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 146:155-161
- Marschner H, Dell B (1994) Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil* 59:89-102
- Marschner, H. (1998) Role of root growth, arbuscular mycorrhiza, and root exudates for the efficiency in nutrient acquisition. *Field Crops Research* 56:203-207
- Moreira FMS, Siqueira, JO (2006) *Microbiologia e bioquímica do solo*. UFLA, Lavras
- Nogueira MA, Cardoso EJB (2006) Plant growth and phosphorus uptake in mycorrhizal rangpur lime seedlings under different levels of phosphorus. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 41:93-99
- Nogueira MA, Magalhães GC, Cardoso EJB (2004) Manganese toxicity in mycorrhizal and phosphorus-fertilized soybean plants. *Journal of Plant Nutrition* 27:141-156
- Paula A, Silva AF, Júnior PM, Santos FMA, Souza AL (2004) Sucessão ecológica da vegetação arbórea em uma Floresta Estacional Semidecidual, Viçosa, MG, Brasil. *Acta Botânica Brasílica* 18:407-423
- Peng S, Eissenstat DM, Graham JH, Williams K, Hodge NC (1993) Growth depression in mycorrhizal citrus at high-phosphorus supply. *Plant Physiology* 101:1063-1071
- Pérez M, Urcelay C (2009) Differential growth response to arbuscular mycorrhizal fungi and plant density in two wild plants belonging to contrasting functional types. *Mycorrhiza*, 19:517-523
- Perner H, Schwartz D, Bruns C, Mäder P, George E (2007) Effect of arbuscular mycorrhizal colonization and two levels of compost supply on nutrient uptake and flowering of pelargonium plants. *Mycorrhiza* 17:469-474
- Phillip LJ, Posluszny U, Klironomos JN (2001) The influence of mycorrhizal colonization on the vegetative growth and sexual reproductive potential of *Lythrum salicaria* L. *Canadian Journal of Botany*, 79:381-388
- Pitelli RA, Duringan JC (2001) Ecologia das plantas daninhas no sistema de plantio direto. In: Rossello RD (ed) *Siembra Directa en el Cono Sur*, PROCISUR, Montevideo, pp. 203-210
- Poulton JL, Bryla D, Koide RT, Stephenson AG (2002) Mycorrhizal infection and high soil phosphorus improve vegetative growth and the female and male functions in tomato. *New Phytologist* 154:255-264

- Poulton JL, Koide RT, Stephenson AG (2001) Effects of mycorrhizal infection and soil phosphorus availability on in vitro and in vivo pollen performance in *Lycopersicon esculentum* (Solanaceae). *American Journal of Botany* 88:1786–1793
- Ramos AC, Martins MA (2010) Fisiologia de micorrizas arbusculares. In: Siqueira JO, Souza FA, Cardoso EJBN, Tsai SM (eds) *Micorrizas: 30 anos de pesquisas no Brasil*, UFLA, Lavras, pp. 133-152
- Read DJ, Duckett JG, Francis R, Ligrone 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
- Redecker D, Kodner R, Graham LE (2000) Glomalean fungi from the Ordovician. *Science* 289:1920-1921
- Reich PB (1998) Variation among plant species in leaf turnover rates and associated traits: implications for growth at all life stages. In: Cambers H, Porter H, van Vuuren MMI (eds) *Physiological Mechanisms and Ecological Consequences*, Backhuys Pub., Lieden, pp 467-487
- Ryan MH, van Herwaarden AF, Angus JF, Kirkegaard JA (2005) Reduced growth of autumn-sown wheat in a low-P is associated with high colonization by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 270:275-286
- Schübler A, Schwaetzott D, Walker C (2001) A new fungal phylum, the *Glomeromycota*: phylogeny and evolution. *Mycological Research* 105:1413-1421
- Sena JOA, Labate CA, Cardoso EJBN (2004) Caracterização fisiológica da redução de crescimento de mudas de citros micorrizadas em altas doses de fósforo. *Revista Brasileira de Ciências do Solo* 28:827-832
- Shumway DL, Koide RT (1994) Within-season variability in mycorrhizal benefit to reproduction in *Abutilon theophrasti* Medic. *Plant, Cell and Environment* 17:821-827
- Simon L, Bousquet J, Lévesque RC, Lalonde M (1993) Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature* 363:67-69
- Siqueira JO, Saggin-Junior OJ (2001) Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian native woody species. *Mycorrhiza* 11:245-255
- Siqueira JO, Carneiro MAC, Curi N, Rosado SCS, Davide AC (1998) Mycorrhizal colonization and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in Southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management* 107:241-252
- Siqueira JO, Lambais MR, Stürmer SL (2002) Fungos micorrízicos arbusculares. Características, associação simbiótica e aplicação na agricultura. *Biotechnology, Ciência & Desenvolvimento* 25:12-21
- Smith FA, Grace EJ, Smith SE (2009) More than a carbon economy: nutrient trade and ecological sustainability in facultative arbuscular mycorrhizal symbioses. *New Phytologist* 182:347-358

- Smith SE, Jakobsen I, Grølund M, Smith FA (2011) Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: Interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. *Plant physiology* 156:1050-1057
- Smith SE, Read DJ (2008) *Mycorrhizal Symbiosis*, 3rd edn. Academic Press, London
- Smith SE, Smith FA, Jakobsen I (2004) Functional diversity in arbuscular mycorrhizal (AM) symbioses: the contribution of the mycorrhizal P uptake pathway is not correlated with mycorrhizal responses in growth or total P uptake. *New Phytologist* 162:511-524
- Stanley MR, Koide RT, Shumway DL (1993) Mycorrhizal symbiosis increases growth, reproduction and recruitment of *Abutilon theophrasti* Medic. in the field. *Oecologia* 94: 30-35
- Subke JA, Hahn V, Battipaglia G, Linder S, Buchmann N, Cotrufo MF (2004) Feedback interactions between needle litter decomposition and rhizosphere activity. *Oecologia* 139:551-559
- Tabarelli M, Mantovani W (1999) A regeneração de uma floresta tropical montana após corte e queima (São Paulo-Brasil). *Revista Brasileira de Biologia* 59:239-250
- Urcelay C, Días S (2003) The mycorrhizal dependence of subordinates determines the effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant diversity. *Ecology Letters* 6:388-391
- Urcelay C, Tecco PA, Pérez M, Grilli G, Long MS, Battistella R (2012) Mycorrhizal status and responsiveness of early successional communities from Chaquean region in central Argentina. In: Pagano MC (ed) *Mycorrhiza: Occurrence in Natural and Restored Environments*, Nova Science Publishers, Nova York, pp. 147-163
- van Aarle IM, Cavagnaro TR, Smith SE, Smith FA, Dickson S (2005) Metabolic activity of *Glomus intraradices* in Arum- and Paris-type arbuscular mycorrhizal colonization. *New Phytologist* 166:611-618
- van der Heijden MGA, Boller T, Wiemken A, Sanders IR (1998) Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology* 79:2082-2091
- van der Heijden MGA, Engel RSm Riedl R, Siegrist S, Neudecker A, Ineichen K, Boller T, Wiemken A, Sanders IR (2006) The mycorrhizal contribution to plant productivity, plant nutrition and soil structure in experimental grassland. *New Phytologist* 172:739-752
- Veiga RSL, Jansa J, Frossard E, van der Heijden MGA (2011) Can arbuscular mycorrhizal fungi reduce the growth of agricultural weeds? *Plosone* doi: 10.1371/journal.pone.0027825
- Vitousek PM (1984) Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology* 65:285-298
- Wehner J, Antunes PM, Powell JR, Mazukatow J, Rilling MC (2010) Plant pathogen protection by arbuscular mycorrhizas: a role for fungal diversity? *Pedobiologia* 53:197-201
- Wilson GWT, Hartnett DC (1998) Interspecific variation in plant responses to mycorrhizal colonization in tallgrass prairie. *American Journal of Botany* 85:1732-1738

- Zangaro W, Alves RA, Lescano LE, Ansanelo AP, Nogueira MA (2012a) Investment in fine roots and arbuscular mycorrhizal fungi decrease during succession in three Brazilian ecosystems. *Biotropica* 44:141-150
- Zangaro W, Ansanelo AP, Lescano LEAM, Alves RA, Rondina ABL, Nogueira MA (2012b) Infection intensity, spore density and inoculum potential of arbuscular mycorrhizal fungi decrease during secondary succession in tropical Brazilian ecosystems. *Journal of Tropical Ecology* 28:453-462
- Zangaro W, Assis RL, Rostirola LV, Souza PB, Gonçalves MC, Andrade G, Nogueira MA (2008) Changes in arbuscular mycorrhizal associations and fine root traits in sites under different plant successional phases in southern Brazil. *Mycorrhiza* 19:37-45
- Zangaro W, Bononi VLR, Trufem SB (2000) Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody specie in South Brazil. *Journal Tropical of Ecology* 16:603-622
- Zangaro W, Nishidate FR, Vandresen J, Andrade G, Nogueira MA (2007) Root mycorrhizal colonization and plant responsiveness are related to root plasticity, soil fertility and successional status of native woody species in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 23:53-62
- Zangaro W, Nisizaki SMA, Domingos JCB, Nakano EM (2003) Mycorrhizal response and sucessional status in 80 woody species from south Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 19:315-324
- Zangaro W, Rostirola LV, Souza PB, Alves RA, Lescano LEAM, Rondina ABL, Nogueira MA, Carrenho R (2013a) Root colonization and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi in distinct successional stages from an Atlantic rainforest biome in southern Brazil. *Mycorrhiza* 23:221-233
- Zangaro W, Torezan JMD, Andrade G, Nogueira MA (2013b) Influence of organic substrates dilution, arbuscular mycorrhizal fungi and different container volume on seedlings growth of *Heliocarpus americanus* L. (jangadeiro). *Cerne (in press)*
- Zhu SD, Song JJ, Li RH, Ye Q (2013) Plant hydraulics and photosynthesis of 34 woody species from different successional stages of subtropical forests. *Plant, Cell and Environment* 36:879-891

Fungos micorrízicos arbusculares no desenvolvimento de espécies herbáceas e arbustivas de início de sucessão ecológica tropical

Arbuscular mycorrhizal fungi in the development of herbaceous and shrubs species at early tropical ecological succession

Artur Berbel Lirio Rondina^{1,2} e Waldemar Zangaro¹

Resumo: Foi verificada a influência de fungos micorrízicos arbusculares (FMA) no desenvolvimento de 27 espécies herbáceas e arbustivas do início da sucessão ecológica tropical, em casa de vegetação, durante 100 dias. Empregou-se como substrato amostras da superfície (0-10 cm) de um solo argiloso em dois níveis de fertilidade (baixa e alta), sendo que metade foi submetida a 90 °C por 72h para eliminar os propágulos de FMA e outra metade teve sua comunidade microbiana original conservada. Assim, em cada nível de fertilidade foram cultivadas plantas com e sem FMA. Coletaram-se dados referentes ao crescimento vegetativo das plantas, responsividade aos FMA, colonização micorrízica, concentração de nutrientes na parte aérea e produção de flores. Em geral, as plantas apresentaram altas taxas de colonização micorrízica em ambos os níveis de fertilidade do solo ($\approx 80\%$). No solo de baixa fertilidade, a média das responsabilidades das plantas aos FMA foi 88,7% e a colonização micorrízica proporcionou aumento na sobrevivência, na massa seca da parte aérea, na massa seca das raízes, na taxa de crescimento relativo, na área foliar total e no comprimento total das raízes das plantas. Nesta condição de fertilidade, a maioria das espécies que produziu flores floresceu apenas no tratamento com FMA. No solo fértil, a média das responsabilidades das plantas aos FMA foi 13,4%. A colonização micorrízica possibilitou aumento na área foliar total e na concentração de nutrientes na parte aérea, mas não alterou a massa seca da parte aérea, a massa seca das raízes, a taxa de crescimento relativo e os comprimentos total e específico das raízes da maioria das espécies. Nesta condição de fertilidade, a maioria das espécies que floresceu produziu flores mais cedo e em maior quantidade quando micorrizadas. Os resultados sugerem que a colonização micorrízica para as espécies herbáceas e arbustivas apresenta diferentes aspectos de importância, dependendo da fertilidade do solo.

Palavras-chave: Colonização micorrízica. Concentração de nutriente. Florescimento. Raízes absorventes. Responsividade.

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

² Autor para correspondência: arturrondina@yahoo.com.br

Abstract: The influence of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in the development of 27 herbaceous and shrub species at the beginning of tropical ecological succession was verified in greenhouse during 100 days. It were used surface samples (0-10 cm) of a loamy soil on two fertility levels (low and high) as a substrate, whereas half was subjected to 90 °C for 72h to eliminate AMF propagules and other half retained its original microbial community. Data referring to plant vegetative growth, mycorrhizal response, mycorrhizal colonization, nutrients concentration in shoot and flower production were collected. In general, plants showed high mycorrhizal colonization rates in both levels of soil fertility ($\approx 80\%$). In low fertility soil, plant responsiveness average to the AMF was 88,7% and mycorrhizal colonization increased the survival, shoot dry matter, root dry matter, relative growth rate, total leaf area and total root length of the plants. In this fertility condition, most species that produced flowers only did so with the AMF treatment. In fertile soil, plant responsiveness average to the AMF was 13,4%. Mycorrhizal colonization increased total leaf area and nutrient concentration in shoot, but did not alter shoot dry matter, root dry matter, relative growth rate and total and specific root length of most species. In this fertility condition, most species that flowered did so earlier and in larger quantities in the mycorrhizal condition. These results suggest that the mycorrhizal colonization for herbaceous and shrub species have different importance aspects, depending on the soil fertility.

Keywords: Absorbent roots. Flowering. Mycorrhizal colonization. Nutrient concentration. Responsiveness.

INTRODUÇÃO

Espécies herbáceas e arbustivas heliófilas são plantas que tipicamente colonizam áreas em início de sucessão ecológica. Com o avanço do tempo, estas plantas são substituídas por espécies arbóreas de ciclo de vida curto e intolerantes ao sombreamento, as quais diminuem sua abundância na comunidade quando se instalam as arbóreas tolerantes ao sombreamento e com ciclo de vida longo, que predominam nas fases finais da sucessão (Guariguata e Ostertag 2001). Segundo Zangaro et al. (2000), fungos micorrízicos arbusculares (FMA) são um dos principais fatores bióticos envolvidos na instalação das plantas e no progresso da sucessão ecológica em regiões tropicais. Estes fungos fazem parte da microbiota do solo e colonizam as raízes de mais de 80% das plantas terrestres (Smith e Read 2008). As hifas que emanam das raízes podem aumentar consideravelmente o volume de solo explorado pela planta para a aquisição de nutrientes (Smith et al. 2011), resultando em maior acúmulo de matéria seca (Saif 1987; Zangaro 2003) e maior produção de flores e sementes pelo vegetal (Stanley et al. 1993; Koide e Dickie 2002). Em troca, os fungos recebem da planta hospedeira fotoassimilados, dos quais são dependentes para a manutenção do seu metabolismo e produção de estruturas vegetativas e reprodutivas (Smith e Read 2008).

Plantas pertencentes aos diferentes grupos funcionais da sucessão ecológica relacionam-se de maneiras distintas com FMA (Zangaro et al. 2000, 2007, 2008). A maioria

dos estudos tem enfatizado esta relação apenas com as espécies arbóreas, sendo que poucas informações existem sobre a relação dos FMA com as espécies herbáceas e arbustivas que predominam no início desse processo nas regiões tropicais. Em estudo realizado por Zangaro et al. (2012a) em três ecossistemas brasileiros (Pantanal, Floresta Atlântica e Floresta de Araucária), a taxa de colonização das raízes por FMA e o número de esporos no solo foram elevados em campos de vegetação herbácea e arbustiva, intermediários em florestas secundárias e baixos em florestas maduras. Segundo os autores, plantas herbáceas e arbustivas de início de sucessão apresentaram alto grau de associação com os FMA pois isso seria importante para a manutenção de suas elevadas demandas nutricionais nos solos com baixa disponibilidade de nutrientes.

Embora solos com baixa fertilidade sejam comuns no início da sucessão nos trópicos (Zangaro et al. 2008, 2012a, b), o processo de sucessão também pode ter início em solos mais férteis, como em campos agrícolas abandonados (Zangaro et al. 2013). Em solos com elevada disponibilidade de nutrientes, muitas vezes a planta não necessita dos FMA para atender sua demanda nutricional. Assim, o custo de fotoassimilados para a planta hospedeira manter a simbiose pode ser maior do que os benefícios nutricionais obtidos. Como consequência, a planta colonizada por FMA pode crescer menos do que se não estivesse associada aos fungos (Johnson et al. 1997). Tendo em vista de que muito pouco se sabe a respeito da influência dos FMA no desenvolvimento de espécies herbáceas e arbustivas heliófilas tropicais e que estas plantas iniciam a sucessão em solos de baixa fertilidade e férteis, um experimento foi conduzido para avaliar a influência dos FMA no crescimento e floração de 27 espécies herbáceas e arbustivas de início de sucessão ecológica tropical, crescidas em solo argiloso de alta e baixa fertilidade. As hipóteses são: 1) as plantas apresentam raízes com altas taxas de colonização micorrízica em ambos os solos; 2) as plantas apresentam alta responsividade no solo de baixa fertilidade e baixa responsividade no solo fértil, 3) FMA aumentam a produção de flores destas espécies em ambos os níveis de fertilidade do solo e 4) FMA aumentam a concentração de nutrientes na parte aérea das plantas.

MATERIAL E MÉTODOS

Espécies de plantas

As sementes das espécies estudadas foram coletadas entre janeiro e dezembro de 2010 em locais onde predominavam vegetação herbácea e arbustiva (p. ex. pastagens, campos abandonados em processo inicial de sucessão e borda de fragmentos florestais) no município de Londrina (23° 27' S, 51° 15' W), Estado do Paraná, Brasil. As espécies foram escolhidas de acordo com sua abundância e disponibilidade de sementes. As sementes foram acondicionadas em sacos de papel identificados e permaneceram armazenadas em geladeira a 5 °C até a semeadura, realizada em 22 de fevereiro de 2011. As espécies estudadas estão listadas na Tabela 1 e foram identificadas com base em Leitão Filho et al. (1972), Lorenzi (2000) e Kranz et al. (2009).

Solos de cultivo, plantio e coleta dos dados

Foi utilizado um solo argiloso [Rhodic Ferralsol (FAO 1994)] proveniente de rocha basáltica, porém sob dois níveis de fertilidade, baixo e alto, coletados no campus da Universidade Estadual de Londrina (UEL). O solo fértil foi obtido em área onde havia horta que recebeu adubação orgânica e que foi abandonada e coberta por gramíneas, outras herbáceas, arbustos e algumas árvores. O solo de baixa fertilidade foi coletado em área onde houve, há cerca de 20 anos, escavação e exposição do subsolo e que hoje possui vegetação empobrecida e composta, predominantemente, por gramíneas, além de outras poucas espécies herbáceas. Em cada área, quatro pontos foram selecionados aleatoriamente e os solos foram coletados da camada superior, em profundidade de até 10 cm. Em seguida, as amostras foram peneiradas (4 mm) e homogeneizadas. As características químicas das duas condições de fertilidade do solo estão apresentadas na Tabela 2. 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. O carbono (C) foi determinado por oxidação com K₂Cr₂O₇ 1 N e H₂SO₄ concentrado, seguida por titulação com sulfato ferroso amoniacal (Pavan et al. 1992).

Em cada nível de fertilidade, foram cultivadas plantas na ausência e na presença de FMA. Para produzir os tratamentos sem FMA, 50% de todo solo utilizado (50% do solo fértil e 50% do solo de baixa fertilidade) foi coletado 120 dias antes da montagem do experimento e submetido a 90 °C durante 72 horas, para eliminação de propágulos viáveis de FMA. Este solo foi então distribuído em recipientes plásticos de 1000 cm³, com perfurações na base, onde foi mantido úmido e sem plantas, para que possíveis elementos tóxicos liberados pelas temperaturas elevadas do procedimento de eliminação dos propágulos de FMA fossem eliminados. Para a produção dos tratamentos com FMA, a outra metade dos solos não teve sua microbiota natural alterada. Esta parte dos solos foi obtida nos mesmos pontos de coleta dos solos que passaram pelo procedimento térmico, porém dois dias antes do plantio, para que não houvesse diminuição do potencial de inóculo de FMA. Dessa maneira, para cada espécie de planta foram obtidos quatro tratamentos, com cinco repetições: solo de baixa fertilidade sem FMA, solo de baixa fertilidade com FMA, solo fértil sem FMA e solo fértil com FMA. Utilizaram-se recipientes de 1000 cm³ para o cultivo das plantas.

No solo contido em cada recipiente de cultivo foi aberto um orifício de aproximadamente um centímetro de profundidade onde foram colocadas cerca de 20 sementes de uma mesma espécie. Em seguida, cada orifício foi coberto com o mesmo solo contido no recipiente de cultivo. Após a semeadura, nos recipientes que continham solos submetidos ao procedimento térmico foram adicionados 10 mL de filtrado do solo original sem propágulos de FMA para restituir outros componentes da sua microbiota natural que pudessem ter sido eliminados. Após três dias da emergência, cinco plântulas de cada tratamento foram coletadas para a obtenção da massa seca inicial, para a determinação da taxa de crescimento relativo. Nos recipientes de cultivo promoveu-se o desbaste e apenas uma planta foi mantida. O experimento foi conduzido em casa de vegetação exposta a 75% da luz solar incidente e que não apresentava controle de temperatura. As plantas cresceram por 100 dias e foram regadas diariamente. Ao longo do período de crescimento, nas plantas que floresceram foram registradas as datas de aparecimento dos primeiros botões florais.

Ao final do período de crescimento, as plantas foram retiradas dos recipientes de cultivo e tiveram suas raízes lavadas em água corrente. Com o material ainda fresco, foram determinados o comprimento total das raízes, o número de flores e a área foliar total dos indivíduos de cada tratamento. A área foliar total foi obtida com auxílio do software DDA (Determinador Digital de Áreas) (Ferreira et al. 2008). O comprimento total das raízes frescas (CTR) foi estimado pelo método de Tennant (1975), com o uso de placa de Petri previamente riscada, estereomicroscópio (aumento de 20x) e aplicação da fórmula: CTR =

$\pi AN/2H$, onde A é a área da placa de Petri, N é o número de intersecções de raízes nas linhas desenhadas na placa e H é a distância entre as linhas na placa. Para a determinação da taxa de colonização por FMA, uma amostra de 0,5 g de raízes frescas foi coletada de cada tratamento. Para corar as hifas presentes no córtex, estas raízes foram clarificadas com KOH 10%, acidificadas em HCl 1%, lavadas em água corrente e coradas com azul de tripano 0,05% (Phillips e Hayman 1970). A colonização por FMA foi estimada com a utilização do método de intersecção (McGonigle et al. 1990), observado a presença de diferentes estruturas dos FMA nas raízes (hifas asseptadas, arbúsculos e vesículas) com auxílio de microscópio óptico (aumento de 100x). Foram observados 100 pontos radiciais, cinco vezes por tratamento.

Para a obtenção da massa seca, a parte aérea e as raízes das plantas foram secadas separadamente em estufa a 65 °C, onde permaneceram até atingir massa constante. Apesar da massa seca das flores estar incluída na massa seca da parte aérea, ela também foi obtida isoladamente. A taxa de crescimento relativo (TCR) foi determinada por meio da equação: $TCR = (\ln W_{t2} - \ln W_{t1}) / (t2 - t1)$, onde W é a média da massa seca total da planta (expressa em gramas) e t é o tempo contado em dias ($t1 =$ três dias após a emergência; $t2 =$ 100 dias após a emergência). A razão raiz/parte aérea foi obtida a partir da divisão da massa seca da raiz pela massa seca da parte aérea. O comprimento específico da raiz foi calculado pela divisão do comprimento total da raiz pela sua massa seca. A resposta das plantas aos FMA, denominada responsividade, foi calculada pela fórmula: $100 * (MSPAI - MSPA) / MSPAI$, onde MSPAI é a massa seca da parte aérea da planta que cresceu na presença dos FMA e MSPA corresponde à massa seca da parte aérea da planta cultivada na ausência dos FMA (Plenchette et al. 1983).

Devido à baixa produção de matéria seca, não foi possível determinar a concentração de nutrientes na parte aérea das plantas cultivadas nos tratamentos do solo de baixa fertilidade. Para quantificar a concentração de N, P, K, Ca e Mg na parte aérea seca das plantas dos tratamentos do solo fértil, caules e folhas foram triturados e, posteriormente, submetidos à digestões ácidas. Todas as espécies tiveram três amostras de 0,5 g do material triturado de cada tratamento submetidas à digestão nitroperclórica para a quantificação 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 N, três amostras de 0,1 g do material triturado de cada tratamento passaram por digestão sulfúrica e, posteriormente, pelo método de Kjeldahl (Silva 1999).

Análises dos dados

Os dados foram submetidos às análises prévias de normalidade, pelo teste de Shapiro-Wilk, e homocedasticidade, pelo teste de Levene. Para analisar diferenças entre médias dos tratamentos com e sem FMA dentro do mesmo nível de fertilidade foi utilizado o teste *t* de Student. Os dados expressos em porcentagem (colonização micorrízica e responsividade) foram previamente transformados em arco-seno/100 e analisados também pelo teste *t* de Student, porém entre os tratamentos com FMA dos dois níveis de fertilidade do solo. Em todos os testes, o nível de significância adotado foi de 5%.

RESULTADOS

Os atributos químicos analisados nos dois solos (Tabela 2) mostraram-se significativamente maiores no solo fértil, com exceção da concentração de Mg, que apresentou-se igual nos dois solos, e da concentração de Al, que foi significativamente maior no solo de baixa fertilidade.

A responsividade das plantas aos FMA (Figura 1A) variou de acordo com a fertilidade do solo (ver Apêndices A, B e C). No solo de baixa fertilidade, das 27 espécies estudadas, 17 mostraram-se dependentes dos FMA para sobreviver e apresentaram responsividade de 100%, visto que as plantas do tratamento sem FMA morreram entre 50 e 70 dias após a emergência. Para as outras espécies, *A. hybridus* apresentou responsividade negativa e *L. nepetaefolia* não sobreviveu em nenhum dos tratamentos. As demais espécies apresentaram alta responsividade, porém abaixo de 100%. A média das reponsividades de todas as espécies quando cultivadas no solo de baixa fertilidade foi de 88,7% (n = 26). Por outro lado, no solo fértil, a responsividade aos FMA variou entre as espécies. Oito espécies exibiram responsividade negativa entre -44% e -4%. Oito espécies apresentaram responsividade positiva entre 2% e 19%, nove espécies apresentaram responsividade entre 21% e 50% e apenas *L. nepetaefolia* e *L. sibiricus* apresentaram responsividade positiva maior do que 60%. A média das reponsividades de todas as espécies quando cultivadas no solo de maior fertilidade foi de 13,4% (n = 27) e diferiu significativamente da média das reponsividades das espécies quando cultivadas no solo de baixa fertilidade (Figura 1A).

De maneira geral, a colonização micorrízica (Figura 1B) apresentou altos valores. Com exceção de *A. hybridus*, que apresentou raízes com taxas de colonização entre 7% e 11%, todas as outras espécies apresentaram, em ambos os solos, raízes com mais de

50% de seu córtex colonizado por FMA, sendo que, em 16 espécies, esses valores foram superiores a 80% nas duas condições de fertilidade do solo. Apenas em 9 espécies houve diferença significativa entre as taxas de colonização por FMA das plantas cultivadas no solo fértil e no de baixa fertilidade, porém não foi verificado nenhum padrão de tendência. As médias das taxas de colonização micorrízica observadas nas raízes de todas as espécies crescidas no solo fértil e no de baixa fertilidade foram 80,1% e 80,7%, respectivamente, e não diferem entre si (Figura 1B). As raízes das plantas cultivadas nos solos que foram previamente submetidos ao procedimento térmico não exibiram colonização por FMA.

A massa seca da parte aérea (Tabela 3) das espécies crescidas no solo de baixa fertilidade foi significativamente maior nas plantas colonizadas por FMA, com exceção de *A. hybridus*, que não exibiu diferença entre os tratamentos. No solo fértil, a maioria das espécies não apresentou diferença na massa seca da parte aérea entre os tratamentos. Apenas nove espécies apresentaram valores significativamente maiores quando colonizadas por FMA e *Senna obtusifolia* exibiu valor significativamente menor no tratamento com FMA. A massa seca das raízes das espécies crescidas no solo de baixa fertilidade foi significativamente maior colonizadas por FMA, com exceção apenas para *A. hybridus* e *C. echinatus*, que não apresentaram diferença entre os tratamentos. No solo fértil, a massa seca das raízes não foi alterada na presença dos FMA na maioria das espécies. Apenas três espécies apresentaram valores significativamente menores de massa seca das raízes no tratamento com FMA e outras cinco espécies apresentaram valores significativamente maiores na presença dos fungos. A razão raiz/parte aérea foi influenciada significativamente pelos FMA em 11 espécies em ambos os solos. *Mimosa invisa* e *C. echinatus* foram as únicas espécies que não morreram no solo de baixa fertilidade sem FMA que apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos, sendo os maiores valores encontrados nas plantas sem FMA. No solo fértil, somente *S. obtusifolia* mostrou aumento significativo na razão raiz/parte aérea na presença dos FMA, enquanto que outras oito espécies exibiram valores significativamente menores quando colonizadas por FMA. O comprimento total das raízes da maioria das espécies que cresceram no solo de baixa fertilidade foi significativamente maior na presença dos fungos simbiontes, com exceção para *C. echinatus*, *M. charantia* e *A. hybridus*, que não exibiram diferenças entre os tratamentos. No solo fértil, a maioria das espécies não apresentou alterações no comprimento total das raízes quando colonizadas por FMA. Contudo, oito espécies exibiram comprimento total das raízes significativamente menor quando colonizadas por FMA. Apenas *E. pilosa* e *L. sibiricus* apresentaram valores significativamente maiores na presença dos FMA. O comprimento específico das raízes da maioria das espécies que

criaram no solo de baixa fertilidade foi significativamente maior na ausência dos FMA, com exceção para *A. hybridus*, *M. charantia* e *T. stans*, que não apresentaram diferenças entre os tratamentos. No solo fértil, 11 espécies apresentaram valores significativamente menores quando colonizadas por FMA. As demais espécies não apresentaram diferenças entre os tratamentos. A taxa de crescimento relativo da maioria das espécies crescidas no solo de baixa fertilidade foi significativamente maior na presença dos FMA, sendo que apenas em *A. hybridus* e *M. charantia* não foram observadas diferenças entre os tratamentos. No solo fértil, a maioria das espécies não apresentou alteração na taxa de crescimento relativo quando colonizadas por FMA. Apenas sete espécies apresentaram aumento significativo na presença dos FMA, e *S. obtusifolia* e *M. invis*a apresentaram diminuição significativa dessa taxa quando colonizadas por FMA.

A produção de flores (Tabela 4) no solo de baixa fertilidade foi observada apenas em seis espécies. Destas, quatro produziram flores somente no tratamento com FMA. *Senna obtusifolia* e *A. hybridus* produziram flores nos dois tratamentos, sendo que em *S. obtusifolia* as plantas com FMA exibiram número de flores significativamente maior e produziram os primeiros botões florais mais cedo. No solo fértil, 16 espécies floresceram. *Hypochoeris brasiliensis*, *H. spicigera* e *M. charantia* produziram flores apenas quando colonizadas por FMA. As outras 13 espécies produziram flores nos dois tratamentos. Destas, *A. hybridus*, *S. obtusifolia* e *E. pilosa* não exibiram diferença no número de flores produzidas por planta entre os tratamentos e 10 apresentaram número de flores por planta significativamente maior quando colonizadas por FMA. Além disso, das 13 espécies que floresceram na presença e na ausência dos FMA, oito produziram os primeiros botões florais mais cedo no tratamento com FMA. Apenas *I. hirsuta* e *S. arundinaceum* produziram os primeiros botões florais no mesmo dia nos dois tratamentos de condição micorrízica e *A. hybridus*, *D. insularis* e *E. pilosa* produziram os primeiros botões florais mais cedo no tratamento sem FMA. A massa seca total das flores das plantas crescidas no solo de baixa fertilidade aumentou significativamente na presença dos FMA em *S. obtusifolia*, mas não foi diferente entre os dois tratamentos em *A. hybridus*. No solo fértil, das 13 espécies que produziram flores nos dois tratamentos, seis apresentaram massa seca total das flores significativamente maior na presença dos FMA e, nas outras sete, não houve diferenças entre os tratamentos. A área foliar total da maioria das espécies aumentou significativamente na presença dos FMA em ambos os solos. Apenas *A. hybridus* e *M. charantia* no solo de baixa fertilidade e 11 espécies no solo fértil não apresentaram diferenças entre os tratamentos (ver Apêndices D, E, F, G e H).

A concentração de P na parte aérea (Tabela 5) da maioria das espécies aumentou significativamente na presença dos FMA, com exceção de *A. hybridus*, *I. hirsuta* e *P. purpureum*. A presença dos FMA também contribuiu para elevar significativamente a concentração de K em 12 espécies, a concentração de Ca em seis espécies, a concentração de Mg em 10 espécies e a concentração de N em 16 das 27 espécies estudadas. Também foi observada, nas plantas colonizadas por FMA, diminuição da concentração de Mg em *M. invisia*, *E. pilosa* e *M. minutiflora*, e das concentrações de Ca e Mg em *I. hirsuta*, *C. elata* e *D. insularis*.

DISCUSSÃO

Elevadas taxas de colonização micorrízica foram encontradas nas raízes das espécies herbáceas e arbustivas em ambos os níveis de fertilidade do solo, o que corrobora a primeira hipótese deste estudo. Outros estudos também observaram altas taxas de colonização micorrízica em raízes de espécies herbáceas e arbustivas oriundas do campo (Muthukumar e Prakash 2009; Zangaro et al. 2008, 2012a, b, 2013) e em casa de vegetação (Saif 1987). Portanto, as espécies que predominam nas fases iniciais da sucessão ecológica tropical, antes da instalação das espécies arbóreas, são altamente receptivas aos FMA. No entanto, a associação micorrízica arbuscular influenciou de formas distintas o crescimento das plantas nos dois níveis de fertilidade do solo. No solo de baixa fertilidade, a baixa disponibilidade de nutrientes limitou o desenvolvimento das plantas e, na ausência dos FMA, a grande maioria das espécies morreu antes do final do experimento. Embora os poucos indivíduos que sobreviveram sem FMA tenham exibido, em sua maioria, alta razão raiz/parte aérea e raízes finas com maior comprimento específico, que representam investimento em raízes para aumentar o potencial de exploração do solo (Comas e Eissenstat 2004; Zangaro et al. 2007), isso não foi suficiente para obter nutrientes para proporcionar o crescimento da parte aérea. No entanto, a maioria dos indivíduos colonizados por FMA exibiu alta responsividade, maior taxa de crescimento relativo, massa seca da raiz e da parte aérea, comprimento total da raiz e área foliar total. Como a maioria das espécies apresentou total dependência dos FMA para sobreviver e crescer, isso corrobora a nossa segunda hipótese em relação ao solo de baixa fertilidade.

Espécies herbáceas e arbustivas encontradas em ambientes em início de sucessão tipicamente apresentam ciclo de vida curto (Lorenzi 2000) e elevadas taxas metabólicas (Bazzaz 1979) e de crescimento (Bazzaz 1979; Reich 1998). Como adaptação

para atender suas elevadas demandas nutricionais, estas plantas apresentam sistema de raízes finas com morfologia característica para um alto potencial de aquisição de água e nutrientes, com elevados comprimentos total e específico, baixo diâmetro e alta incidência de longos pelos absorventes (Zangaro et al. 2008, 2012a). Devido ao rápido crescimento destas plantas, é esperada a formação de zona de depleção de nutrientes ao redor das raízes, principalmente de P, uma vez que a absorção desse nutriente ocorre em taxas maiores do que seu movimento no solo (Koide 1991; Smith e Read 2008). Nas plantas que cresceram no solo de baixa fertilidade, a baixa disponibilidade de P pode ter limitado ainda mais sua difusão em direção às raízes. Uma vez que as hifas dos FMA aumentam a área de exploração do solo pelas raízes para além da zona de depleção (Smith et al. 2011), o aumento na absorção de nutrientes via FMA foi fator que possibilitou a sobrevivência e o crescimento das plantas cultivadas neste baixo nível de fertilidade do solo.

Poucas espécies floresceram quando crescidas no solo de baixa fertilidade. A maioria das que floresceram produziu flores apenas na presença dos FMA, o que está de acordo com a terceira hipótese deste estudo com relação ao solo de baixa fertilidade. Possivelmente, a produção de flores ocorreu em decorrência do melhor estado nutricional provido às plantas pelos FMA. Para as espécies com ciclo de vida curto, a floração é precoce e o investimento energético nos órgãos reprodutivos é alto (Newell e Tramer 1978). Nas espécies que cresceram no solo de baixa fertilidade, os benefícios obtidos pela associação com os FMA podem tanto ter aumentado a taxa fotossintética da planta (Kaschuk et al. 2009; Yolanda et al. 2012), quanto proporcionado melhor alocação de nutrientes para a produção de flores (Stanley et al. 1993). Visto que os FMA foram fundamentais para a sobrevivência, crescimento e reprodução das plantas no solo de baixa fertilidade, estes fungos podem ser considerados um fator biótico indispensável para a colonização, por espécies herbáceas e arbustivas, de ambientes com solos degradados e com baixa disponibilidade de nutrientes, comumente encontrados no início da sucessão ecológica tropical.

A manutenção de elevadas taxas de colonização por FMA nas raízes demanda grandes quantidades de C pelas plantas (Peng et al. 1993; Graham e Abbott 2000). As espécies herbáceas e arbustivas de início de sucessão tropical apresentam, tipicamente, alta demanda por luz e elevadas taxas fotossintéticas (Bazzaz 1979), o que permite que grandes quantidades de fotoassimilados possam ser alocadas para a manutenção dos FMA (Zangaro et al. 2003, 2012a). Considerando que estas plantas ocorrem em áreas em início de sucessão tropical com solos pobres (Zangaro 2008, 2012a, b, 2013), e que o custo de C para a manutenção das hifas é cerca de duas ordens de magnitude menor do que para a produção de

raízes finas, considerando o mesmo comprimento (Smith e Read 2008), o elevado investimento de C para a manutenção das altas taxas de colonização por FMA pode ser entendido como uma adaptação destas espécies para garantir a absorção de nutrientes em solos de baixa fertilidade. Além disso, a taxa de colonização das raízes por FMA apresenta correlação positiva com o número de esporos no solo (Zangaro et al. 2012b), e raízes colonizadas e esporos são os principais propágulos dos FMA (Smith e Read 2008). As espécies herbáceas e arbustivas de início de sucessão tropical produzem grandes quantidades de propágulos de FMA nos locais onde ocorrem, proporcionando ambiente mais favorável para o estabelecimento da sua prole em solos com baixa disponibilidade de nutrientes (Zangaro et al. 2012b).

Em relação ao solo fértil, o crescimento das plantas não foi limitado pela presença ou ausência dos FMA. Também não houve modificações na taxa de crescimento relativo, na massa seca das raízes e da parte aérea, nos comprimentos total e específico das raízes e na razão raiz/parte aérea da maioria das espécies quando crescidas com FMA. Poucas espécies apresentaram alta responsividade, sendo que, na maioria das espécies estudadas, a responsividade foi baixa ou negativa. Consequentemente, a média das responsividades no solo fértil foi baixa, o que corrobora nossa segunda hipótese em relação ao solo fértil. Esta baixa responsividade possivelmente ocorreu porque parte do C que seria investida na construção de tecidos estruturais da parte aérea das plantas pode ter sido utilizada para a manutenção das altas taxas de colonização por FMA nas raízes, dado que a planta hospedeira pode alocar até 20% do C fotoassimilado para a manutenção das estruturas fúngicas (Lynch e Ho 2005). Neste solo, a área foliar total da maioria das espécies estudadas aumentou nas plantas colonizadas por FMA, indicando provável aumento no potencial fotossintético em comparação com as plantas crescidas na ausência dos FMA. O pequeno acúmulo de matéria seca nos tecidos da parte aérea e das raízes, que refletiu em baixa responsividade, pode ser uma evidência de que parte do C extra fotoassimilado não estaria sendo fixado na massa seca dos vegetais, mas consumido pelos FMA. Assim, o aumento da área foliar e o possível aumento da taxa fotossintética podem ser respostas das plantas ao aumento da demanda de C provocada pelos FMA, como proposto por Wright et al. (1998) em *Trifolium repens*.

Baixas respostas de crescimento de plantas colonizadas por FMA e cultivadas em solos com alta disponibilidade de nutrientes, principalmente P, têm sido observadas (Peng et al. 1993; Perner et al. 2007; Veiga et al. 2011), sendo que alguns estudos também atribuem o baixo crescimento da planta ao elevado custo de manutenção de altas taxas de colonização por FMA (Graham e Abbott 2000; Ryan et al. 2005). Neste estudo, as

responsividades baixas e negativas das plantas colonizadas por FMA no solo fértil foram acompanhadas por aumento na concentração de nutrientes na parte aérea, sendo os principais efeitos notados para P e N, corroborando a nossa quarta hipótese. Nesse caso, a baixa média das responsividades das espécies estudadas pode ser em decorrência das melhorias nutricionais proporcionadas pelos FMA.

O aumento na absorção de nutrientes promovido pelos FMA pode fornecer outros benefícios às plantas além do acúmulo de matéria seca, como melhoria da resistência a patógenos (Wehner et al. 2010) e ao estresse hídrico (Augé 2001). Entretanto, verificou-se que a melhoria do estado nutricional, em detrimento da produção de matéria seca, pode estar relacionada com a floração. No solo fértil, algumas espécies floresceram apenas na presença dos FMA, e a maioria das espécies que floresceu tanto na ausência quanto na presença dos fungos produziu flores mais cedo e apresentou maior número de flores quando colonizadas por FMA. Em parte das espécies, a massa seca total das flores também aumentou nas plantas associadas aos FMA. Isso evidencia a influência dos FMA em três aspectos da reprodução sexuada de espécies herbáceas e arbustivas quando crescidas em solo onde não há restrição de nutrientes: 1) as plantas podem antecipar o início da floração; 2) podem alocar maior quantidade de massa para a produção de flores; e 3) aumentar o número de flores produzidas, o que corrobora a nossa terceira hipótese com relação ao solo fértil. Os FMA podem influenciar positivamente no florescimento de espécies herbáceas de crescimento rápido (Stanley et al. 1993; Lu e Koide 1994; Gange e Smith 2005; Perner et al. 2007), o que tem sido atribuído ao aumento da absorção de P, N e K por estes fungos (Koide e Dickie 2002; Perner et al. 2007). Assim como no presente estudo, espécies herbáceas como *Abutilon theophrasti* (Stanley et al. 1993) e *Pelargonium peltatum* (Perner et al. 2007), cultivadas em substratos férteis na presença de FMA, apresentaram altas concentrações de nutrientes na parte aérea, maior produção de flores e baixa resposta, em acúmulo de matéria seca, aos FMA. Portanto, a baixa responsividade das plantas no solo fértil e o consequente aumento de nutrientes na parte aérea implica que as espécies herbáceas e arbustivas, quando associadas aos FMA, utilizam mais eficientemente o C para antecipar e aumentar produção de flores, em detrimento do seu acúmulo na parte aérea.

Plantas com ciclo de vida curto comumente apresentam elevada fecundidade, sendo uma das principais características que melhoram suas capacidades competitivas no ambiente (Aarssen e Taylor 1992; Norris 2007). Como visto neste estudo, em solo onde a disponibilidade de nutrientes não é limitante, as espécies herbáceas e arbustivas sobrevivem, crescem e produzem flores na ausência dos FMA. Entretanto, quando

colonizadas por estes fungos, estas plantas podem acumular mais nutrientes em menor tempo, de modo que elas podem se tornar, mais cedo no ciclo de vida, suficientemente supridas com nutrientes para iniciar o desenvolvimento das flores (Perner et al. 2007), o que pode ser vantajoso na competição no início da sucessão ecológica tropical.

Os FMA são capazes ainda de melhorar a capacidade reprodutiva das plantas ao tornar alguns atributos florais mais favoráveis à polinização. Poulton et al. (2002) observaram que plantas de *Lycopersicon esculentum* colonizadas por FMA apresentavam flores com maior quantidade de grãos de pólen e estas com maior estoque de P (o que aumenta a taxa de formação do tubo germinativo) do que plantas não colonizadas por FMA. Em duas espécies herbáceas, a associação micorrízica arbuscular promoveu aumento no tamanho dos capítulos e no conteúdo de açúcar do néctar, melhorando a visitação das flores por insetos polinizadores (Gange e Smith 2005). O aumento da produção de flores pelas plantas colonizadas por FMA também pode aumentar a eficiência da polinização, bem como a produção de sementes (Gange e Smith 2005). Além disso, sementes produzidas por plantas micorrizadas comumente contém maior teor de nutrientes (Stanley et al. 1993; Gange e Smith 2005) e normalmente resultam em prole mais vigorosa e com maior sucesso competitivo e reprodutivo (Heppell et al. 1998). Portanto, é possível que o elevado investimento de C por espécies herbáceas e arbustivas das fases iniciais da sucessão tropical para manter elevadas taxas de colonização por FMA em solos férteis, mesmo que não resulte em altas responsabilidades, possa ser uma adaptação que, ao prover maior estado nutricional ao indivíduo, melhora sua fecundidade e/ou a qualidade e o sucesso da sua prole no ambiente.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Espécies herbáceas e arbustivas heliófilas formam um grupo funcional dentro da sucessão ecológica tropical que possui alto grau de associação com FMA. No entanto, a importância da colonização micorrízica para estas espécies varia dependendo da fertilidade do solo. Em solos com baixa fertilidade, a associação com FMA é fundamental para a sobrevivência, crescimento e reprodução destas plantas. Já em solos mais férteis, a manutenção de elevadas taxas de colonização por FMA, apesar de não resultar em altas responsabilidades, torna-se vantajosa: ao garantir maior concentração de nutrientes na parte aérea confere antecipação do florescimento e maior produção de flores, o que aumenta a fecundidade do indivíduo. Assim, avaliar a importância da associação micorrízica arbuscular

para este grupo funcional de plantas baseando-se apenas nas respostas em acúmulo de matéria seca pode não ser viável, e conclusões com sentido ecológico podem ser equivocadas.

REFERÊNCIAS

- Aarsen LW, Taylor DR (1992) Fecundity allocation in herbaceous plants. *Oikos* 65:225-232
- Augé RM (2001) Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11:3-42
- Bazzaz FA (1979) The physiological ecology of plant succession. *Annu Rev Ecol Syst* 10:351-371
- Comas LH, Eissenstat DM (2004) Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. *Funct Ecol* 18:388-397
- FAO (1994) Soil map of the world. FAO-UNESCO, Rome
- Ferreira OGL, Rossi FD, Andrighetto C (2008) DDA: Software para determinação de área foliar, índice de área foliar e área de olho de lombo – versão 1.2. Santo Augusto
- Gange AC, Smith AK (2005) Arbuscular mycorrhizal fungi influence visitation rates of pollinating insects. *Ecol Entomol* 30:600-606
- Graham JH, Abbott LK (2000) Wheat responses to aggressive and nonaggressive arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 220:207-218
- Guariguata MR, Ostertag R (2001) Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *For Ecol Manage* 148:185-206
- Heppell KB, Shumway DL, Koide RT (1998) The effect of mycorrhizal infection of *Abutilon theophrasti* on competitiveness of offspring. *Funct Ecol* 12:171-175
- Johnson NC, Graham JH, Smith FA (1997) Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytol* 135:575-585
- Kaschuk G, Kuyper TW, Leffelaar PA, Hungria M, Giller KE (2009) Are the rates of photosynthesis stimulated by carbon sink strength of rhizobial and arbuscular mycorrhizal symbioses? *Soil Biol Biochem* 41:1233-1244
- Koide RT (1991) Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection. *New Phytol* 117:365-386
- Koide RT, Dickie IA (2002) Effects of mycorrhizal fungi on plant populations. *Plant Soil* 244:307-317
- Kranz WM, Fonseca Junior NS, Passini T, Martins NMB (2009) Ocorrência e distribuição de plantas daninhas no Paraná, Iapar, Londrina.

- Leitão Filho HF, Aranha C, Bacchi O (1972) Plantas invasoras de culturas no Estado de São Paulo, Ucitec, São Paulo
- Lorenzi H (2000) Plantas daninhas do Brasil: terrestres, aquáticas, parasitas e tóxicas, 3rd edn. Instituto Plantarum, Nova Odessa
- Lu X, Koide RT (1994) The effects of mycorrhizal infection on components of plant growth and reproduction. *New Phytol* 128:211-218
- Lynch JP, Ho MD (2005) Rhizoeconomics: Carbon costs of phosphorus acquisition. *Plant Soil* 269:45-56
- McGonigle TP, Evans DG, Miller MH (1990) Effect of degree of soil disturbance on mycorrhizal colonization and phosphorus absorption by maize in growth chamber and field experiments. *New Phytol* 116:629-636
- Muthukumar T, Prakash S (2009) Arbuscular mycorrhizal morphology in crops and associated weeds in tropical agro-ecosystems. *Mycoscience* 50:233-239
- Newell SJ, Tramer EJ (1978) Reproductive strategies in herbaceous plant communities during succession. *Ecology* 59:228-234
- Norris RF (2007) Weed fecundity: current status and future needs. *Crop Prot* 26:182-188
- Pavan MA, Bloch MF, Zempulski HC, Miyazawa M, Zocoler DC (1992) Manual de análise química de solo e controle de qualidade. IAPAR, Londrina
- Peng S, Eissenstat DM, Graham JH, Williams K, Hodge NC (1993) Growth depression in mycorrhizal citrus at high-phosphorus supply. *Plant Physiol* 101:1063-1071
- Perner H, Schwartz D, Bruns C, Mäder P, George E (2007) Effect of arbuscular mycorrhizal colonization and two levels of compost supply on nutrient uptake and flowering of pelargonium plants. *Mycorrhiza* 17:469-474
- Phillips JM, Hayman DS (1970) Improved procedures for clearing roots for rapid assessment of infection. *Transactions of British Mycological Society* 55:158-161
- Plenchette C, Fortin JA, Furlan V (1983) Growth response of several plants species to mycorrhiza in a soil of moderate P fertility. In: *Mycorrhizal dependency under field conditions*. *Plant Soil* 70:191-209
- Poulton JL, Bryla D, Koide RT, Stephenson AG (2002) Mycorrhizal infection and high soil phosphorus improve vegetative growth and the female and male functions in tomato. *New Phytol* 154:255-264
- Reich PB (1998) Variation among plant species in leaf turnover rates and associated traits: implications for growth at all life stages. In: Cambers H, Porter H, van Vuuren MMI (eds) *Physiological Mechanisms and Ecological Consequences*, Backhuys Pub., Lieden, pp 467-487

- Ryan MH, van Herwaarden AF, Angus JF, Kirkegaard JA (2005) Reduced growth of autumn-sown wheat in a low-P is associated with high colonization by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 270:275-286
- Saif SR (1987) Growth responses of tropical forage plant species to vesicular-arbuscular mycorrhizae I. Growth, mineral uptake and mycorrhizal dependency. *Plant Soil* 97:25:35
- Silva FC (1999) Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes. Embrapa, Brasilia
- Smith SE, Jakobsen I, Grølund M, Smith FA (2011) Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: Interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. *Plant Physiol* 156:1050-1057
- Smith SE, Read DJ (2008) *Mycorrhizal Symbiosis*, 3rd edn. Academic Press, London
- Stanley MR, Koide RT, Shumway DL (1993) Mycorrhizal symbiosis increases growth, reproduction and recruitment of *Abutilon theophrasti* Medic. in the field. *Oecologia* 94: 30-35
- Tennant D (1975) A test of modified line intersect method of estimating root length. *J Ecol* 63:995-1001
- Veiga RSL, Jansa J, Frossard E, van der Heijden MGA (2011) Can arbuscular mycorrhizal fungi reduce the growth of agricultural weeds? *Plosone* doi: 10.1371/journal.pone.0027825
- Wehner J, Antunes PM, Powell JR, Mazukatow J, Rilling MC (2010) Plant pathogen protection by arbuscular mycorrhizas: a role for fungal diversity? *Pedobiologia* 53:197-201
- Wright DP, Scholes JD, Read DJ (1998) Effects of VA mycorrhizal colonization on photosynthesis and biomass production of *Trifolium repens* L. *Plant Cell Environ* 21:209-216
- Yolanda NG, Cerrato RF, Santamaría RF (2012) *Glomus intraradices* attenuates the negative effect of low Pi supply on photosynthesis and growth of Papaya Maradol plants. *J Bot* doi: 10.1155/2012/129591 (*in press*)
- Zangaro W, Alves RA, Lescano LE, Ansanelo AP, Nogueira MA (2012a) Investment in fine roots and arbuscular mycorrhizal fungi decrease during succession in three Brazilian ecosystems. *Biotropica* 44:141-150
- Zangaro W, Ansanelo AP, Lescano LEAM, Alves RA, Rondina ABL, Nogueira MA (2012b) Infection intensity, spore density and inoculum potential of arbuscular mycorrhizal fungi decrease during secondary succession in tropical Brazilian ecosystems. *J Trop Ecol* 28:453-462
- Zangaro W, Assis RL, Rostirola LV, Souza PB, Gonçalves MC, Andrade G, Nogueira MA (2008) Changes in arbuscular mycorrhizal associations and fine root traits in sites under different plant successional phases in southern Brazil. *Mycorrhiza* 19:37-45
- Zangaro W, Bononi VLR, Trufem SB (2000) Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody specie in South Brazil. *J Trop Ecol* 16:603-622

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

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

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

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Espécies estudadas e suas características.

Família/Espécie	Nome popular	Hábito	Ciclo de vida
Amaranthaceae			
<i>Amaranthus hybridus</i> L.	Caruru-roxo	Herbáceo	Anual
Asclepiadaceae			
<i>Asclepias curassavica</i> L.	Oficial-de-sala	Herbáceo	Anual ou Perene
Asteraceae			
<i>Baccharis</i> sp.	Alecrim	Arbustivo	Perene
<i>Hypochaeris brasiliensis</i> (Less.) Hook. & Am.	Almeirão-do-campo	Herbáceo	Anual ou Bianual
<i>Porophyllum ruderale</i> (Jacq.) Cass.	Arnica	Herbáceo	Anual
<i>Vernonia cognata</i> Less.	Cambarazinho	Subarbustivo	Perene
<i>Vernonia polyanthes</i> Less.	Assa-peixe	Arbustivo	Perene
Bignoniaceae			
<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth	Amarelinho	Arbustivo	Perene
Cucurbitaceae			
<i>Momordica charantia</i> L.	Melãozinho	Herbáceo	Anual
Fabaceae			
<i>Chamaecrista nictitans</i> (L.) Moench	Peninha	Herbáceo ou Subarbustivo	Perene
<i>Crotalaria incana</i> L.	Guiso-de-cascavel	Herbáceo ou Subarbustivo	Anual
<i>Indigofera hirsuta</i> L.	Anil roxo	Herbáceo	Anual
<i>Mimosa invisa</i> Mart. ex Colla	Juquiri	Subarbustivo	Perene
<i>Senna obtusifolia</i> (L.) H.S.Irwin & Barneby	Fedegoso	Subarbustivo	Anual
Lamiaceae			
<i>Hyptis spicigera</i> Lam.	Fazendeiro	Herbáceo	Anual
<i>Leonotis nepetaefolia</i> (L.) R.Br.	Cordão de frade	Herbáceo ou Subarbustivo	Anual
<i>Leomurus sibiricus</i> L.	Rubim	Herbáceo	Anual ou Bianual
Malvaceae			
<i>Sidastrum micranthum</i> (A.St.-Hil) Fryxell	Malva-preta	Subarbustivo	Perene
Poaceae			
<i>Cenchrus echinatus</i> L.	Capim carrapixo	Herbáceo	Anual
<i>Chloris elata</i> Desv.	Capim branco	Herbáceo	Perene
<i>Digitaria insularis</i> (L.) Fedde	Capim amargoso	Herbáceo	Perene
<i>Eragrostis pilosa</i> (L.) P.Beauv.	Capim panasco	Herbáceo	Anual
<i>Melinis minutiflora</i> P.Beauv.	Capim gordura	Herbáceo	Perene
<i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka	Capim favorito	Herbáceo	Anual
<i>Pennisetum purpureum</i> Schumach.	Capim elefante	Herbáceo	Perene
<i>Sorghum arundinaceum</i> (Desv.) Stapf	Sorgo selvagem	Herbáceo	Anual ou Perene
Solanaceae			
<i>Solanum viarum</i> Dunal	Juá	Herbáceo	Anual

Tabela 2 – Atributos químicos dos solos de baixa fertilidade e fértil.

	Baixa fertilidade	Fértil
pH (CaCl ₂)	4,9±0,08b	5,2±0,06a
H ⁺ + Al ⁺³ (cmol _c dm ⁻³)	4,8±0,20b	5,4±0,20a
C (%)	0,66±0,42b	2,0±0,14a
M.O. (%)	1,1±0,73b	3,5±0,24a
P (mg dm ⁻³)	0,89±0,10b	36±3,0a
K (cmol _c dm ⁻³)	0,34±0,01b	0,88±0,02a
Mg (cmol _c dm ⁻³)	2,0±0,18a	1,9±0,14a
Ca (cmol _c dm ⁻³)	3,1±0,10b	8,2±0,31a
Al (cmol _c dm ⁻³)	0,08± 0,01a	0,04±0,02b
CTC (cmol _c dm ⁻³)	10±0,10b	16±2,7a
SB (cmol _c dm ⁻³)	5,4±0,12b	11±0,37a

Médias (± desvio padrão) seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste *t* de Student a 5% (n = 4).
M.O. = matéria orgânica; CTC = capacidade de troca catiônica; SB = soma de bases trocáveis.

Tabela 3 – Médias (\pm desvio padrão) da massa seca da parte aérea (MSPA), massa seca da raiz (MSR), razão raiz/parte aérea (R/PA), comprimento total da raiz (CTR), comprimento específico da raiz (CER) e taxa de crescimento relativo (TCR) das espécies herbáceas e arbustivas de início de sucessão ecológica tropical cultivadas em solo de baixa fertilidade (I) e fértil (F), na ausência (-M) e na presença (+M) de FMA.

Família/Espécie	Solo	Trat.	MSPA ----- (g planta ⁻¹)	MSR ----- (g g ⁻¹)	R/PA (g g ⁻¹)	CTR (m planta ⁻¹)	CER (m g ⁻¹)	TCR (mg g ⁻¹ dia ⁻¹)
Amaranthaceae								
<i>Amaranthus hybridus</i>	I	-M	0,01 \pm 0,01a	0,01 \pm 0,01a	1,0 \pm 0,52a	4,3 \pm 3,1a	426 \pm 66,0a	31 \pm 5,6a
		+M	0,01 \pm 0,01a	0,01 \pm 0,01a	0,53 \pm 0,3a	2,2 \pm 1,4a	741 \pm 494a	25 \pm 3,5a
	F	-M	1,3 \pm 0,44A	0,29 \pm 0,07A	0,20 \pm 0,03A	242 \pm 44A	955 \pm 249A	76 \pm 3,3A
		+M	1,5 \pm 0,17A	0,38 \pm 0,06A	0,26 \pm 0,06A	284 \pm 54A	740 \pm 102A	77 \pm 0,87A
Asclepiadaceae								
<i>Asclepias curassavica</i>	I	-M	0,01 \pm 0,01b	0,01 \pm 0,01b	0,89 \pm 0,40a	3,2 \pm 1,0b	410 \pm 243a	16 \pm 1,5b
		+M	0,09 \pm 0,02a	0,08 \pm 0,02a	0,85 \pm 0,04a	10 \pm 2,1a	130 \pm 23b	42 \pm 3,7a
	F	-M	1,3 \pm 0,20A	1,29 \pm 0,19A	0,94 \pm 0,13A	109 \pm 31,6A	84 \pm 21A	68 \pm 2,9B
		+M	1,6 \pm 0,172A	1,21 \pm 0,19A	0,76 \pm 0,14A	72 \pm 8,4B	60 \pm 4,9B	76 \pm 5,5A
Asteraceae								
<i>Baccharis sp.</i>	I	-M	§	§	§	§	§	§
		+M	0,14 \pm 0,11	0,10 \pm 0,11	0,68 \pm 0,12	28 \pm 35	257 \pm 111	54 \pm 7,6
	F	-M	1,4 \pm 0,22A	0,87 \pm 0,29A	0,62 \pm 0,17A	205 \pm 89A	229 \pm 43A	80 \pm 1,9A
		+M	1,4 \pm 0,55A	0,61 \pm 0,11A	0,31 \pm 0,07B	51 \pm 20B	127 \pm 30B	77 \pm 4,9A
<i>Hypochaeris brasiliensis</i>	I	-M	§	§	§	§	§	§
		+M	0,03 \pm 0,02	0,03 \pm 0,02	1,0 \pm 0,46	5,1 \pm 2,0	186 \pm 65	42 \pm 7,7
	F	-M	0,49 \pm 0,10B	1,8 \pm 0,15A	3,9 \pm 0,58A	233 \pm 95A	125 \pm 51A	81 \pm 0,82A
		+M	0,85 \pm 0,30A	1,2 \pm 0,21B	1,6 \pm 0,64B	130 \pm 41A	104 \pm 24A	79 \pm 1,2A
<i>Porophyllum ruderale</i>	I	-M	†	†	†	†	†	†
		+M	0,10 \pm 0,06	0,04 \pm 0,03	0,42 \pm 0,16	9,5 \pm 6,1	228 \pm 46	51 \pm 5,4
	F	-M	1,3 \pm 0,43A	0,43 \pm 0,17A	0,31 \pm 0,05A	56 \pm 24A	130 \pm 18A	75 \pm 4,8A
		+M	1,8 \pm 0,14A	0,40 \pm 0,04A	0,22 \pm 0,02B	48 \pm 9,8A	117 \pm 11A	80 \pm 1,4A
<i>Vernonia cognata</i>	I	-M	†	†	†	†	†	†
		+M	0,09 \pm 0,03	0,22 \pm 0,09	2,3 \pm 0,85	15 \pm 9,1	72 \pm 31	58 \pm 5,8
	F	-M	3,2 \pm 0,40A	0,67 \pm 0,12A	0,21 \pm 0,06A	120 \pm 26A	180 \pm 42A	86 \pm 1,0A
		+M	3,0 \pm 0,66A	0,87 \pm 0,16A	0,28 \pm 0,04A	98 \pm 32A	140 \pm 30A	85 \pm 2,6A
<i>Vernonia polyanthes</i>	I	-M	#	#	#	#	#	#
		+M	0,10 \pm 0,04	0,15 \pm 0,07	1,3 \pm 0,59	24 \pm 11	178 \pm 44	47 \pm 9,6
	F	-M	1,4 \pm 0,19A	1,9 \pm 0,29A	1,4 \pm 0,31A	207 \pm 53A	104 \pm 13A	55 \pm 2,2B
		+M	1,7 \pm 0,32A	2,0 \pm 0,39A	1,2 \pm 0,32A	117 \pm 24B	58 \pm 11B	64 \pm 5,7A
Bignoniaceae								
<i>Tecoma stans</i>	I	-M	0,03 \pm 0,01b	0,03 \pm 0,02b	1,3 \pm 0,70a	3,5 \pm 1,2b	102 \pm 25a	28 \pm 2,9b
		+M	0,13 \pm 0,02a	0,14 \pm 0,05a	1,0 \pm 0,16a	10 \pm 2,5a	82 \pm 8,5a	41 \pm 2,8a
	F	-M	1,3 \pm 0,22A	1,7 \pm 0,22A	1,2 \pm 0,13A	100 \pm 25A	61 \pm 18A	67 \pm 1,3A
		+M	1,2 \pm 0,15A	1,5 \pm 0,23A	1,1 \pm 0,10A	125 \pm 19A	83 \pm 18A	67 \pm 3,1A

Tabela 3 – Continuação

Família/Espécie	Solo	Trat.	MSPA ----- (g planta ⁻¹)	MSR ----- (g g ⁻¹)	R/PA (g g ⁻¹)	CTR (m planta ⁻¹)	CER (m g ⁻¹)	TCR (mg g ⁻¹ dia ⁻¹)
Cucurbitaceae								
<i>Momordica charantia</i>	I	-M	0,20±0,09b	0,09±0,01b	0,54±0,23a	27±13a	314±190a	48±4,9a
		+M	0,39±0,11a	0,13±0,01a	0,34±0,06a	33±10a	264±72a	49±2,8a
	F	-M	1,0±0,14A	0,37±0,05A	0,36±0,06A	93±26A	251±51A	59±4,8A
		+M	1,1±0,07A	0,42±0,06A	0,36±0,03A	81±11A	195±5,0A	63±3,3A
Fabaceae								
<i>Chamaecrista nictitans</i>	I	-M	†	†	†	†	†	†
		+M	0,15±0,07	0,10±0,02	0,85±0,44	10±5,1	99±29	42±4,7
	F	-M	3,3±1,6A	0,66±0,21A	0,21±0,06A	129±43A	195±16A	75±7,9A
		+M	3,8±1,2A	0,65±0,26A	0,17±0,03A	53±7,2B	86±25B	75±4,4A
<i>Crotalaria incana</i>	I	-M	†	†	†	†	†	†
		+M	0,20±0,04	0,13±0,02	0,65±0,05	24±2,8	189±26	44±1,2
	F	-M	5,1±0,79B	2,4±0,58A	0,47±0,11A	279±48A	120±26A	76±4,2B
		+M	8,2±1,5A	2,9±0,38A	0,36±0,05A	381±142A	134±61A	84±3,3A
<i>Indigofera hirsuta</i>	I	-M	†	†	†	†	†	†
		+M	0,03±0,04	0,03±0,01	1,1±0,15	5,8±1,9	184±66	31±1,9
	F	-M	2,3±0,52B	0,63±0,16A	0,26±0,02A	158±54A	240±36A	69±4,9B
		+M	4,8±0,58A	0,88±0,25A	0,18±0,03B	150±77A	165±51B	83±5,8A
<i>Mimosa invisa</i>	I	-M	0,04±0,01b	0,06±0,01b	1,7±0,56a	6,8±1,9b	110±13a	32±4,1b
		+M	0,26±0,07a	0,22±0,02a	0,88±0,18b	12±1,2a	56±6,7b	47±4,5a
	F	-M	1,1±0,34A	1,0±0,12A	0,98±0,24A	94±10A	89±12A	62±3,6A
		+M	0,85±0,15A	0,73±0,11B	0,87±0,15A	42±7,9B	58±6,8B	58±1,6B
<i>Senna obtusifolia</i>	I	-M	0,02±0,01b	0,05±0,02b	2,1±1,5a	8,7±4,4b	169±30a	25±2,5b
		+M	0,15±0,03a	0,16±0,01a	1,1±0,31a	17±2,6a	104±20b	35±4,1a
	F	-M	1,5±0,35A	0,67±0,16A	0,43±0,05B	78±29A	115±24A	55±3,9A
		+M	1,1±0,13B	0,59±0,12A	0,56±0,08A	74±25A	123±24A	50±1,6B
Lamiaceae								
<i>Hyptis spicigera</i>	I	-M	†	†	†	†	†	†
		+M	0,06±0,01	0,05±0,01	0,79±0,16	16±5,7	303±63	45±5,1
	F	-M	1,1±0,13A	1,2±0,12A	1,1±0,08A	206±45A	171±23A	68±3,2A
		+M	1,5±0,45A	1,4±0,51A	0,92±0,31A	209±82A	148±28A	74±6,7A
<i>Leonotis nepetaefolia</i>	I	-M	§	§	§	§	§	§
		+M	†	†	†	†	†	†
	F	-M	0,69±0,14B	0,28±0,05B	0,41±0,01A	93±40A	323±93A	72±2,2B
		+M	1,8±0,16A	0,41±0,05A	0,23±0,03B	112±21A	269±38A	80±1,0A
<i>Leomurus sibiricus</i>	I	-M	†	†	†	†	†	†
		+M	0,03±0,01	0,02±0,01	0,63±0,17	4,9±0,74	307±74	39±2,1
	F	-M	0,34±0,06B	0,30±0,05B	0,89±0,08A	79±12B	267±49A	67±1,9B
		+M	1,6±0,28A	0,86±0,07A	0,53±0,07B	113±25A	131±25B	81±1,4A
Malvaceae								
<i>Sidastrum micranthum</i>	I	-M	§	§	§	§	§	§
		+M	0,06±0,01	0,08±0,05	0,99±0,49	17±19	191±100	53±3,8
	F	-M	1,6±0,33A	1,1±0,10A	0,69±0,08A	147±72A	133±56A	79±6,7A
		+M	1,6±0,13A	1,1±0,09A	0,66±0,03A	135±56A	118±39A	75±5,6A

Tabela 3 – Continuação

Família/Espécie	Solo	Trat.	MSPA	MSR	R/PA	CTR	CER	TCR
			----- (g planta ⁻¹) -----		(g g ⁻¹)	(m planta ⁻¹)	(m g ⁻¹)	(mg g ⁻¹ dia ⁻¹)
Poaceae								
<i>Cenchrus echinatus</i>	I	-M	0,02±0,01b	0,04±0,01a	1,9±0,68a	18±9,5a	417±102a	26±6,9b
		+M	0,20±0,06a	0,07±0,03a	0,39±0,12b	17±4,0a	244±72b	50±7,6a
	F	-M	1,6±0,16B	0,38±0,04A	0,24±0,03A	91±11A	243±44A	59±3,3A
		+M	2,0±0,25A	0,41±0,13A	0,20±0,07A	93±46A	275±221A	65±5,7A
<i>Chloris elata</i>	I	-M	0,01±0,01b	0,01±0,01b	1,3±0,53a	10±4,5b	936±381a	29±4,8b
		+M	0,13±0,02a	0,10±0,03a	0,76±0,13a	25±3,1a	259±70b	53±5,1a
	F	-M	1,2±0,28A	0,77±0,16A	0,62±0,09A	129±30A	168±15A	68±8,4A
		+M	1,4±0,42A	0,56±0,16A	0,38±0,02B	66±31B	114±31B	67±8,1A
<i>Digitaria insularis</i>	I	-M	†	†	†	†	†	†
		+M	0,18±0,06	0,14±0,05	0,78±0,07	26±5,5	192±56	57±7,7
	F	-M	1,0±0,11B	0,50±0,15A	0,49±0,12A	115±42A	228±37A	75±1,8A
		+M	1,5±0,26A	0,66±0,10A	0,43±0,07A	148±50A	220±41A	72±5,1A
<i>Eragrostis pilosa</i>	I	-M	§	§	§	§	§	§
		+M	0,09±0,06	0,09±0,05	0,99±0,49	32±20	368±100	53±5,3
	F	-M	0,69±0,23B	0,19±0,08B	0,29±0,10A	107±29B	584±147A	70±4,2B
		+M	1,3±0,27A	0,50±0,04A	0,38±0,08A	243±79A	471±124A	78±1,0A
<i>Melinis minutiflora</i>	I	-M	†	†	†	†	†	†
		+M	0,17±0,02	0,19±0,03	1,1±0,19	75±34	387±187	57±5,4
	F	-M	2,4±0,55A	1,1±0,28B	0,51±0,20A	381±100A	335±38A	73±9,4A
		+M	2,3±0,32A	1,6±0,15A	0,65±0,04A	385±113A	239±62B	74±7,0A
<i>Melinis repens</i>	I	-M	†	†	†	†	†	†
		+M	0,14±0,06	0,15±0,05	1,0±0,18	39±14	268±53	59±3,9
	F	-M	3,0±1,2A	1,8±0,66A	0,61±0,06A	341±141A	201±88A	87±4,3A
		+M	2,4±0,10A	0,97±0,11B	0,40±0,06B	119±35B	122±36A	84±1,6A
<i>Pennisetum purpureum</i>	I	-M	§	§	§	§	§	§
		+M	0,12±0,05	0,15±0,08	1,2±0,39	41±18	283±66	55±5,9
	F	-M	2,1±0,44A	1,7±0,71A	0,79±0,20A	358±252A	193±93A	81±8,1A
		+M	2,0±0,35A	1,5±0,14A	0,76±0,18A	318±71A	210±39A	81±3,4A
<i>Sorghum arundinaceum</i>	I	-M	†	†	†	†	†	†
		+M	0,16±0,06	0,21±0,09	1,2±0,40	43±19	161±44	45±10
	F	-M	2,1±0,49B	0,64±0,09B	0,31±0,05A	200±16A	318±13A	73±13A
		+M	2,8±0,32A	0,82±0,06A	0,29±0,03A	145±51A	174±12B	73±10A
Solanaceae								
<i>Solanum viarum</i>	I	-M	0,01±0,01b	0,01±0,01b	0,83±0,36a	4,8±0,67b	547±209a	28±4,8b
		+M	0,06±0,04a	0,07±0,04a	1,2±0,51a	11±3,4A	190±41b	49±5,6a
	F	-M	1,1±0,11A	1,8±0,46A	1,6±0,43A	206±32A	119±24A	78±6,2A
		+M	0,92±0,16A	1,6±0,22A	1,8±0,53A	137±20B	84±12B	78±3,5A

Médias seguidas pela mesma letra minúscula (para o solo de baixa fertilidade) e maiúscula (para o solo fértil) não diferem entre si pelo teste *t* de Student a 5% (n = 5). #, § e † indicam morte das plantas do tratamento após 50, 60 e 70 dias da emergência, respectivamente.

Tabela 4 – Época do aparecimento dos primeiros botões florais após a emergência (BF), número de flores por tratamento (NFT) e médias (\pm desvio padrão) do número de flores por planta (NMF), da massa seca total das flores (MSTF) e da área foliar total (AFT) das espécies herbáceas e arbustivas de início de sucessão ecológica tropical cultivadas em solo de baixa fertilidade (I) e fértil (F), na ausência (-M) e na presença (+M) de FMA.

Família/Espécie	Solo	Trat.	BF (dias após a emergência)	NFT	NMF (n planta ⁻¹)	MSTF (g planta ⁻¹)	AFT (cm ² planta ⁻¹)
Amaranthaceae							
<i>Amaranthus hybridus</i>	I	-M	63	45	9,0 \pm 9,9a	0,01 \pm 0,01a	0,74 \pm 0,26a
		+M	63	42	8,3 \pm 10a	0,01 \pm 0,01a	0,49 \pm 0,28a
	F	-M	41	6524	1304 \pm 367A	0,38 \pm 0,12A	79 \pm 27A
		+M	42	7591	1518 \pm 543A	0,47 \pm 0,15A	94 \pm 19A
Asclepiadaceae							
<i>Asclepias curassavica</i>	I	-M	-	0	0	-	0,27 \pm 0,18b
		+M	-	0	0	-	14 \pm 5,2a
	F	-M	-	0	0	-	111 \pm 13B
		+M	-	0	0	-	145 \pm 24A
Asteraceae							
<i>Baccharis sp.</i>	I	-M	†	†	†	†	†
		+M	-	0	0	-	19 \pm 13
	F	-M	-	0	0	-	136 \pm 15A
		+M	-	0	0	-	151 \pm 56A
<i>Hypochaeris brasiliensis</i>	I	-M	†	†	†	†	†
		+M	-	0	0	-	8,9 \pm 8,1
	F	-M	-	0	0	-	119 \pm 38B
		+M	76	2236	447 \pm 51	0,82 \pm 0,11	193 \pm 56A
<i>Porophyllum ruderale</i>	I	-M	†	†	†	†	†
		+M	40	112	22 \pm 23	0,02 \pm 0,01	9,7 \pm 6,2
	F	-M	45	1951	390 \pm 101B	0,36 \pm 0,11B	97 \pm 28B
		+M	39	3639	727 \pm 93A	0,61 \pm 0,09A	128 \pm 19A
<i>Vernonia cognata</i>	I	-M	†	†	†	†	†
		+M	-	0	0	-	15 \pm 6,2
	F	-M	-	0	0	-	145 \pm 31B
		+M	-	0	0	-	202 \pm 32A
<i>Vernonia polyanthes</i>	I	-M	†	†	†	†	†
		+M	-	0	0	-	20 \pm 8,5
	F	-M	-	0	0	-	139 \pm 23B
		+M	-	0	0	-	231 \pm 42A
Bignoniaceae							
<i>Tecoma stans</i>	I	-M	-	0	0	-	1,1 \pm 0,19b
		+M	-	0	0	-	18 \pm 6,3a
	F	-M	-	0	0	-	194 \pm 20A
		+M	-	0	0	-	217 \pm 29A

Tabela 4 – Continuação

Família/Espécie	Solo	Trat.	BF (dias após a emergência)	NFT	NMF (n planta ⁻¹)	MSTF (g planta ⁻¹)	AFT (cm ² planta ⁻¹)
Cucurbitaceae							
<i>Momordica charantia</i>	I	-M	-	0	0	-	21±12a
		+M	-	0	0	-	34 ±9,4a
	F	-M	-	0	0	-	152±35B
		+M	77	11	2,2±0,83	0,01±0,01	228±19A
Fabaceae							
<i>Chamaecrista nictitans</i>	I	-M	†	†	†	†	†
		+M	-	0	0	-	17±9,8
	F	-M	74	106	21±4,7B	0,10±0,02B	240±66B
		+M	66	165	33±8,6A	0,18±0,04A	355±42A
<i>Crotalaria incana</i>	I	-M	†	†	†	†	†
		+M	-	0	0	-	28±5,7
	F	-M	74	229	45±7,1B	0,56±0,49A	408±45B
		+M	70	331	66±4,0A	1,8±1,2A	619±89A
<i>Indigofera hirsuta</i>	I	-M	†	†	†	†	†
		+M	-	0	0	-	3,5±0,10
	F	-M	55	1076	215±63B	0,14±0,12A	278±40B
		+M	55	1729	345±50A	0,36±0,21A	565±75A
<i>Mimosa invisa</i>	I	-M	-	0	0	-	1,9±0,45b
		+M	-	0	0	-	20±4,1a
	F	-M	-	0	0	-	83±26A
		+M	-	0	0	-	54±12A
<i>Senna obtusifolia</i>	I	-M	78	6	1,2±0,45b	0,01±0,01b	1,0±0,27b
		+M	74	17	3,4±0,89a	0,02±0,01a	19±5,7a
	F	-M	64	41	8,2±1,8A	0,03±0,01A	87±21A
		+M	61	47	9,4±1,1A	0,04±0,06A	112±15A
Lamiaceae							
<i>Hyptis spicigera</i>	I	-M	†	†	†	†	†
		+M	-	0	0	-	8,6±2,5
	F	-M	-	0	0	-	96±7,7B
		+M	80	18	3,6±2,0	0,02±0,01	165±22A
<i>Leonotis nepetaefolia</i>	I	-M	†	†	†	†	†
		+M	†	†	†	†	†
	F	-M	55	144	28±5,8B	0,20±0,08B	61±13B
		+M	50	444	88±21A	0,66±0,08A	144±22A
<i>Leonurus sibiricus</i>	I	-M	†	†	†	†	†
		+M	67	17	5,6±1,1	0,01±0,01	3,9±0,75
	F	-M	55	176	35±11B	0,07±0,03B	39±6,4B
		+M	49	542	108±18A	0,41±0,07A	159±13A
Malvaceae							
<i>Sidastrum micranthum</i>	I	-M	†	†	†	†	†
		+M	-	0	0	-	12±2,8
	F	-M	-	0	0	-	112±21B
		+M	-	0	0	-	155±3,4A
Poaceae							
<i>Cenchrus echinatus</i>	I	-M	-	0	0	-	4,5±1,9b
		+M	80	18	3,6±1,1	0,01±0,01	38±8,9a
	F	-M	72	137	27±2,1B	0,38±0,05A	81±12B
		+M	67	150	35±1,0A	0,44±0,14A	190±32A

Tabela 4 – Continuação

Família/Espécie	Solo	Trat.	BF (dias após a emergência)	NFT	NMF (n planta ⁻¹)	MSTF (g planta ⁻¹)	AFT (cm ² planta ⁻¹)
<i>Chloris elata</i>	I	-M	-	0	0	-	0,48±0,11b
		+M	-	0	0	-	18±2,5a
	F	-M	-	0	0	-	134±33A
		+M	-	0	0	-	138±36A
<i>Digitaria insularis</i>	I	-M	†	†	†	†	†
		+M	-	0	0	-	21±6,3
	F	-M	71	1293	258±17B	0,16±0,03B	52±16A
		+M	72	2338	467±101A	0,32±0,12A	57±13A
<i>Eragrostis pilosa</i>	I	-M	†	†	†	†	†
		+M	62	3988	797±265	0,07±0,02	9,9±8,5
	F	-M	48	16352	3270±1777A	0,27±0,14A	35±10B
		+M	50	19788	3957±4272A	0,41±0,28A	91±20A
<i>Melinis minutiflora</i>	I	-M	†	†	†	†	†
		+M	-	0	0	-	32±4,6
	F	-M	-	0	0	-	222±59A
		+M	-	0	0	-	251±14A
<i>Melinis repens</i>	I	-M	†	†	†	†	†
		+M	-	0	0	-	30±11
	F	-M	73	1086	207±102B	0,17±0,08A	230±126A
		+M	71	1963	392±132A	0,23±0,06A	208±18A
<i>Pennisetum purpureum</i>	I	-M	†	†	†	†	†
		+M	-	0	0	-	25±9,5
	F	-M	-	0	0	-	181±30A
		+M	-	0	0	-	168±19A
<i>Sorghum arundinaceum</i>	I	-M	†	†	†	†	†
		+M	-	0	0	-	35±17
	F	-M	35	340	68±6,4B	0,38±0,11B	97±22B
		+M	35	695	139±17A	0,63±0,19A	261±14A
Solanaceae							
<i>Solanum viarum</i>	I	-M	-	0	0	-	0,24±0,08b
		+M	-	0	0	-	7,2±4,9a
	F	-M	-	0	0	-	125±15A
		+M	-	0	0	-	130±22A

Médias seguidas pela mesma letra minúscula (para o solo de baixa fertilidade) ou maiúscula (para o solo fértil) não diferem entre si pelo teste *t* de Student a 5% (n = 5). † indica morte das plantas do tratamento.

Tabela 5 – Médias (\pm desvio padrão) das concentrações de nutrientes na parte aérea das espécies herbáceas e arbustivas de início de sucessão ecológica tropical cultivadas em solo fértil na ausência (-M) e na presença (+M) de FMA.

Família/Espécie	Trat.	----- (g kg ⁻¹) -----				
		Fósforo	Potássio	Cálcio	Magnésio	Nitrogênio
Amaranthaceae						
<i>Amaranthus hybridus</i>	-M	4,5 \pm 0,54a	38 \pm 1,4a	1,3 \pm 0,13a	0,71 \pm 0,03a	8,5 \pm 0,61a
	+M	4,3 \pm 0,14a	38 \pm 0,97a	1,6 \pm 0,28a	0,73 \pm 0,02a	9,6 \pm 0,35a
Asclepiadaceae						
<i>Asclepias curassavica</i>	-M	1,5 \pm 0,11b	26 \pm 2,3a	1,2 \pm 0,08b	0,24 \pm 0,01b	13 \pm 0,20b
	+M	4,2 \pm 0,06a	29 \pm 1,0a	1,7 \pm 0,10a	0,48 \pm 0,02a	14 \pm 0,35a
Asteraceae						
<i>Baccharis sp.</i>	-M	1,3 \pm 0,05b	30 \pm 1,1a	2,4 \pm 0,06a	0,40 \pm 0,02a	12 \pm 0,38b
	+M	2,5 \pm 0,15a	29 \pm 0,94a	2,1 \pm 0,28a	0,37 \pm 0,01a	16 \pm 0,51a
<i>Hypochaeris brasiliensis</i>	-M	3,7 \pm 0,09b	46 \pm 0,98a	5,6 \pm 0,22a	0,96 \pm 0,01b	18 \pm 1,5a
	+M	6,7 \pm 0,16a	47 \pm 0,94a	5,7 \pm 0,21a	1,2 \pm 0,02a	20 \pm 1,1a
<i>Porophyllum ruderale</i>	-M	1,4 \pm 0,06b	18 \pm 1,2a	3,2 \pm 0,10a	0,53 \pm 0,02a	8,9 \pm 0,25b
	+M	3,0 \pm 0,28a	15 \pm 2,1a	3,3 \pm 0,03a	0,53 \pm 0,02a	11 \pm 1,1a
<i>Vernonia cognata</i>	-M	3,9 \pm 0,15b	15 \pm 1,0b	4,4 \pm 0,44a	0,34 \pm 0,04b	12 \pm 0,19b
	+M	6,4 \pm 0,12a	24 \pm 1,2a	3,7 \pm 0,33a	0,40 \pm 0,02a	14 \pm 0,16a
<i>Vernonia polyanthes</i>	-M	1,6 \pm 0,10b	14 \pm 0,94b	5,3 \pm 0,13a	0,56 \pm 0,01b	9,5 \pm 0,84a
	+M	2,7 \pm 0,25a	18 \pm 0,71a	5,0 \pm 0,31a	0,76 \pm 0,03a	11 \pm 1,5a
Bignoniaceae						
<i>Tecoma stans</i>	-M	1,7 \pm 0,11b	17 \pm 0,73b	0,81 \pm 0,02b	0,11 \pm 0,01b	10 \pm 0,51b
	+M	3,8 \pm 0,02a	21 \pm 0,69a	0,95 \pm 0,01a	0,19 \pm 0,01a	15 \pm 0,69a
Cucurbitaceae						
<i>Momordica charantia</i>	-M	3,0 \pm 0,16b	28 \pm 0,98b	10 \pm 0,21b	1,1 \pm 0,01a	12 \pm 0,54b
	+M	4,6 \pm 0,13a	31 \pm 0,71a	11 \pm 0,06a	1,1 \pm 0,05a	17 \pm 0,51a
Fabaceae						
<i>Chamaecrista nictitans</i>	-M	1,1 \pm 0,06b	13 \pm 0,71a	1,3 \pm 0,16a	0,17 \pm 0,02a	22 \pm 0,51b
	+M	1,6 \pm 0,07a	12 \pm 0,47a	1,1 \pm 0,01a	0,17 \pm 0,01a	30 \pm 0,51a
<i>Crotalaria incana</i>	-M	1,1 \pm 0,11b	6,7 \pm 0,27a	1,9 \pm 0,07a	1,0 \pm 0,02a	31 \pm 0,21b
	+M	2,3 \pm 0,10a	7,0 \pm 0,54a	1,8 \pm 0,33a	0,96 \pm 0,04a	35 \pm 0,62a
<i>Indigofera hirsuta</i>	-M	3,1 \pm 0,26a	9,8 \pm 0,27b	3,1 \pm 0,25a	0,61 \pm 0,01a	14 \pm 0,33b
	+M	2,8 \pm 0,13a	11 \pm 0,27a	2,5 \pm 0,03b	0,41 \pm 0,01b	20 \pm 0,33a
<i>Mimosa invisa</i>	-M	1,7 \pm 0,02b	4,1 \pm 1,3b	4,1 \pm 0,14a	0,43 \pm 0,01a	13 \pm 0,71b
	+M	5,8 \pm 0,16a	9,6 \pm 0,64a	3,8 \pm 0,19a	0,33 \pm 0,01b	15 \pm 0,54a
<i>Senna obtusifolia</i>	-M	1,9 \pm 0,04b	12 \pm 0,74a	2,5 \pm 0,28b	0,19 \pm 0,01b	17 \pm 0,41b
	+M	3,3 \pm 0,36a	13 \pm 0,74a	3,1 \pm 0,19a	0,24 \pm 0,01a	22 \pm 0,54a
Lamiaceae						
<i>Hyptis spicigera</i>	-M	3,9 \pm 0,41b	10 \pm 0,48a	2,6 \pm 0,06a	0,42 \pm 0,08a	10 \pm 0,74a
	+M	7,1 \pm 0,09a	11 \pm 1,2a	2,4 \pm 0,20a	0,41 \pm 0,02a	10 \pm 0,25a
<i>Leonotis nepetaefolia</i>	-M	2,1 \pm 0,27b	19 \pm 2,1a	2,5 \pm 0,90a	0,32 \pm 0,06a	7,7 \pm 0,67b
	+M	5,7 \pm 0,08a	19 \pm 0,72a	2,2 \pm 0,04a	0,33 \pm 0,02a	11 \pm 1,1a
<i>Leonurus sibiricus</i>	-M	2,4 \pm 0,06b	20 \pm 0,78b	1,7 \pm 0,19b	0,49 \pm 0,03b	13 \pm 0,19a
	+M	3,8 \pm 0,25a	24 \pm 0,74a	2,4 \pm 0,06a	0,64 \pm 0,01a	13 \pm 0,54a
Malvaceae						
<i>Sidastrum micranthum</i>	-M	4,3 \pm 0,02b	15 \pm 0,47a	9,1 \pm 0,23a	0,75 \pm 0,01b	10 \pm 0,67b
	+M	7,8 \pm 0,29a	16 \pm 0,54a	9,1 \pm 0,08a	0,86 \pm 0,03a	12 \pm 0,21a
Poaceae						
<i>Cenchrus echinatus</i>	-M	1,5 \pm 0,15b	32 \pm 0,97b	0,18 \pm 0,02a	0,10 \pm 0,01b	7,2 \pm 0,54b
	+M	5,0 \pm 0,15a	35 \pm 0,24a	0,14 \pm 0,02a	0,19 \pm 0,01a	13 \pm 1,4a

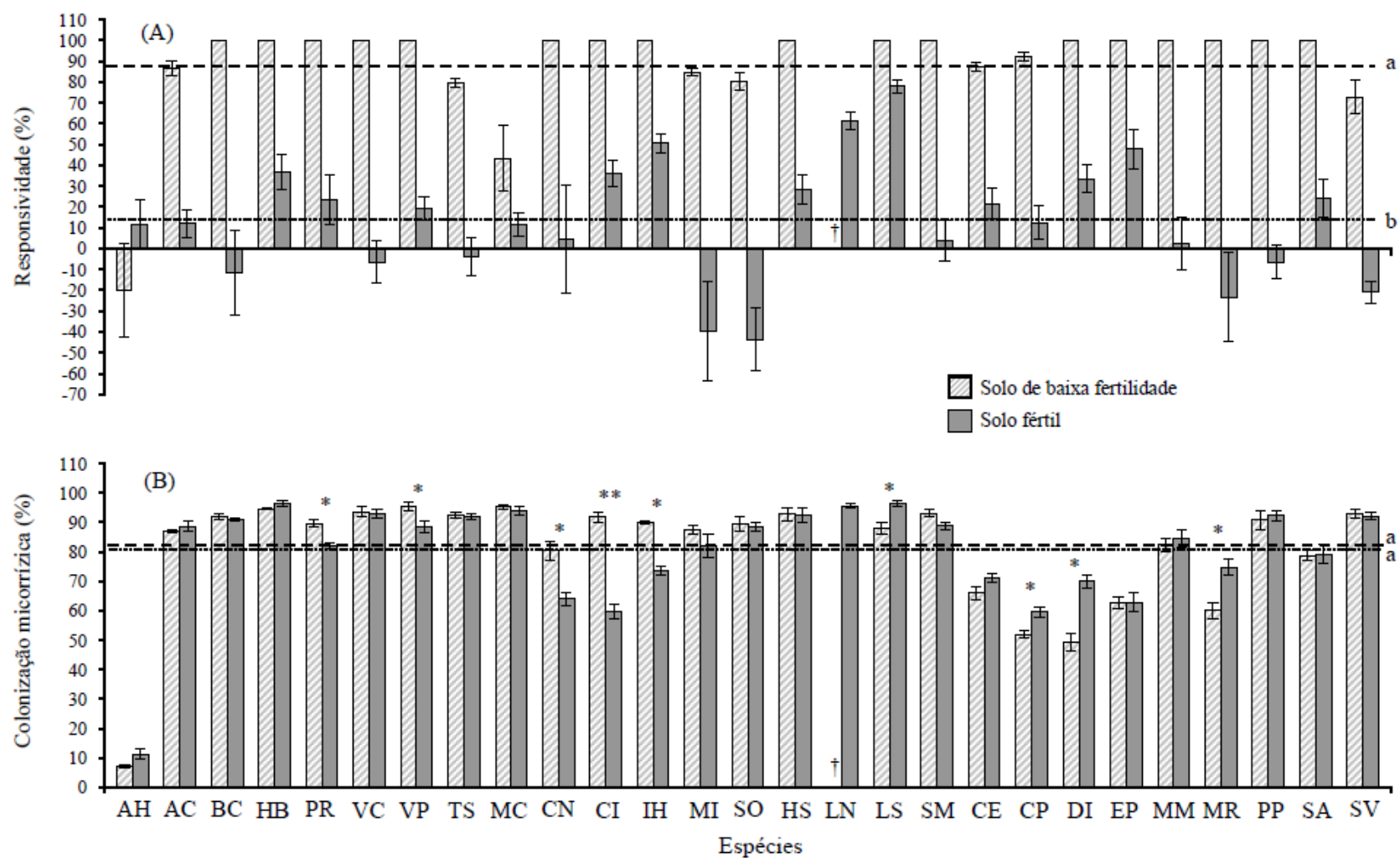
Tabela 5 – Continuação

Família/Espécie	Trat.	Fósforo					Nitrogênio
		Potássio	Cálcio	Magnésio	(g kg ⁻¹)		
<i>Chloris elata</i>	-M	1,2±0,17b	14±0,74a	0,41±0,01a	0,24±0,02a	8,9±0,35a	
	+M	2,8±0,45a	15±0,73a	0,24±0,01b	0,15±0,02b	8,3±0,54a	
<i>Digitaria insularis</i>	-M	3,1±0,14b	19±0,74b	0,35±0,02a	0,27±0,01a	7,5±0,71a	
	+M	3,6±0,13a	24 ±1,5a	0,29±0,04b	0,16±0,02b	9,1±0,89a	
<i>Eragrostis pilosa</i>	-M	2,2±0,09b	15±0,45b	0,23±0,06a	0,22±0,01a	6,4±0,81b	
	+M	2,7±0,05a	18±0,74a	0,18±0,02a	0,16±0,01b	8,9±0,35a	
<i>Melinis minutiflora</i>	-M	3,6±0,34a	13±0,51b	0,27±0,11a	0,45±0,01a	11±1,4a	
	+M	4,6±0,09a	16±0,74a	0,34±0,03a	0,36±0,01b	11±1,3a	
<i>Melinis repens</i>	-M	3,1±0,05b	14±0,21a	0,25±0,01a	0,29±0,04a	8,5±3,2a	
	+M	4,7±0,21a	15±0,98a	0,21±0,02a	0,23±0,03a	5,9±0,19a	
<i>Pennisetum purpureum</i>	-M	2,6±0,28a	26±1,2b	0,28±0,06a	0,14±0,02a	8,7±0,33a	
	+M	2,2±0,34a	30±0,72a	0,30±0,01a	0,12±0,01a	8,5±1,9a	
<i>Sorghum arundinaceum</i>	-M	1,7±0,22b	21±2,9a	0,57±0,02b	0,27±0,01b	9,4±3,9a	
	+M	3,6±0,08a	18±3,0a	0,84±0,03a	0,49±0,02a	12±0,74a	
Solanaceae							
<i>Solanum viarum</i>	-M	1,7±0,29b	25±0,72a	3,5±0,14a	0,42±0,02a	9,6±0,70b	
	+M	6,7±0,51a	25±0,54a	3,1±0,24a	0,45±0,01a	12±0,56a	

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

LISTA DE FIGURAS

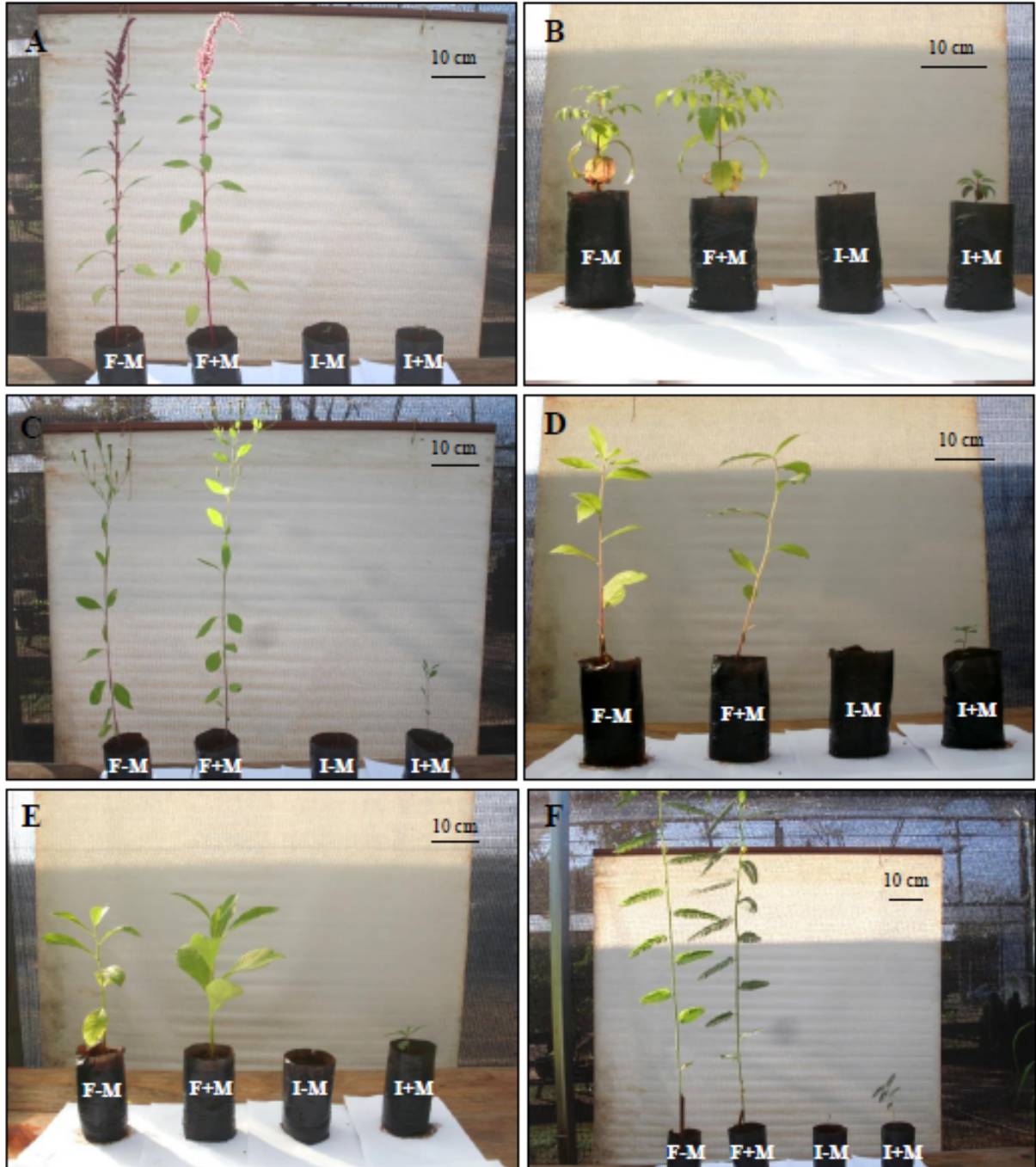
Figura 1 – Responsividade (A) e colonização micorrízica (B) das espécies herbáceas e arbustivas de início de sucessão ecológica tropical cultivadas em solo de baixa fertilidade e fértil. Barras verticais indicam erro padrão (n = 5). Linhas tracejadas representam as médias de responsividade e colonização micorrízica de todas as espécies quando cultivadas no solo de baixa fertilidade (n = 26). Linhas pontilhadas representam as médias de responsividade e colonização micorrízica de todas as espécies quando cultivadas no solo fértil (n = 27). As médias de todas as espécies seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste *t* de Student a 5%. Asterisco indica diferença significativa pelo teste *t* de Student entre as colonizações micorrízicas da mesma espécie nos dois níveis de fertilidade do solo (* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$). † representa morte das plantas do tratamento. Espécies: AH = *Amaranthus hybridus*, AC = *Asclepias curassavica*, BC = *Baccharis sp.*, HB = *Hypochoeris brasiliensis*, PR = *Porophyllum ruderale*, VC = *Vernonia cognata*, VP = *Vernonia polyanthes*, TS = *Tecoma stans*, MC = *Momordica charantia*, CN = *Chamaecrista nictitans*, CI = *Crotalaria incana*, IH = *Indigofera hirsuta*, MI = *Mimosa invisa*, SO = *Senna obtusifolia*, HS = *Hyptis spicigera*, LN = *Leonotis nepetaefolia*, LS = *Leonurus sibiricus*, SM = *Sidastrum micranthum*, CE = *Cenchrus echinatus*, CH = *Chloris elata*, DI = *Digitaria insularis*, EP = *Eragrostis pilosa*, MM = *Melinis minutiflora*, MR = *Melinis repens*, PP = *Pennisetum purpureum*, SA = *Sorghum arundinaceum*, SV = *Solanum viarum*.



APÊNDICES

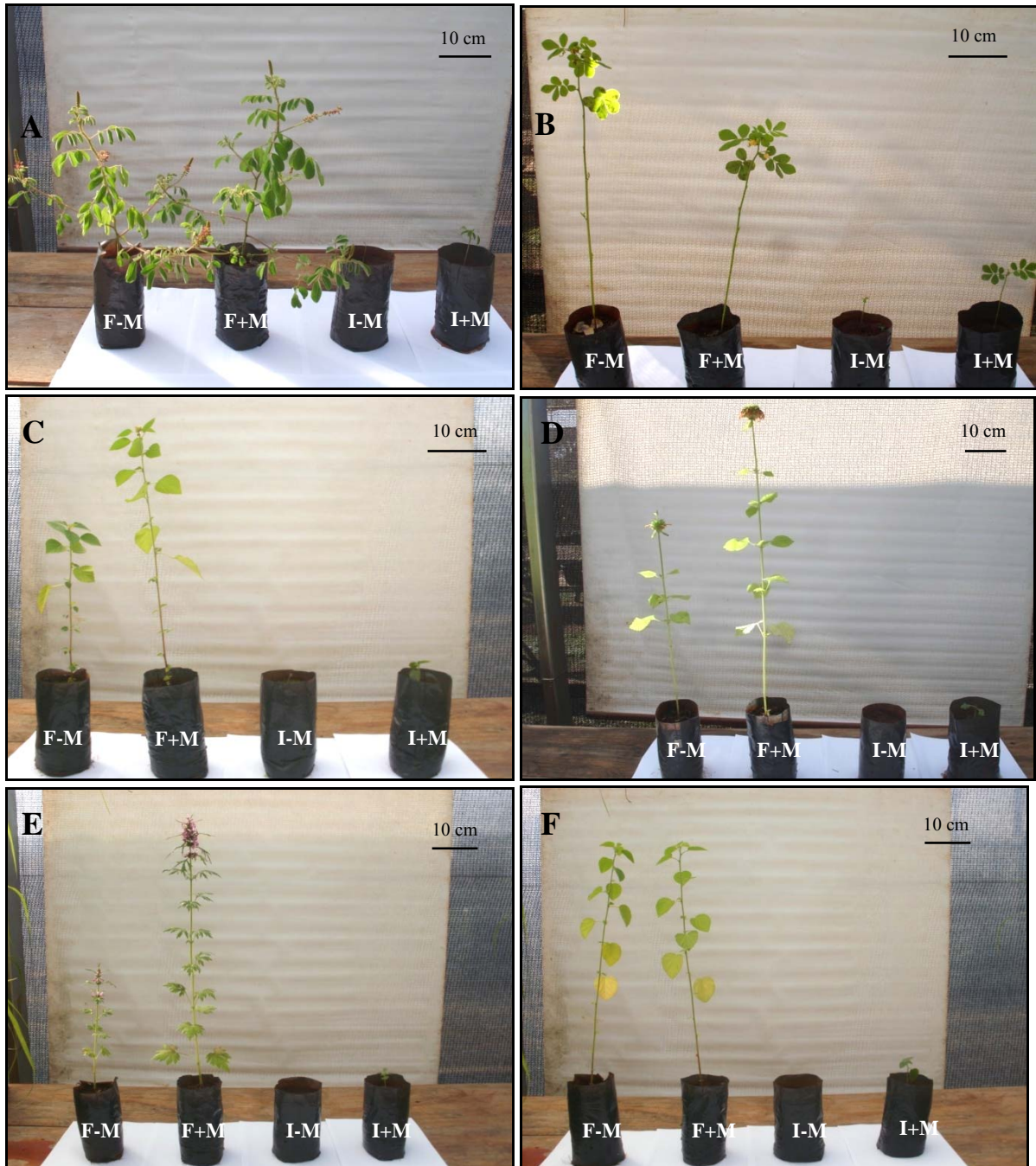
APÊNDICE A

Espécies herbáceas e arbustivas de início de sucessão ecológica tropical após 80-90 dias de crescimento em casa de vegetação em solo fértil sem FMA (F-M), solo fértil com FMA (F+M), solo de baixa fertilidade sem FMA (I-M) e solo de baixa fertilidade com FMA (I+M). A = *Amaranthus hybridus*; B = *Tecoma stans*; C = *Porophyllum ruderale*; D = *Vernonia cognata*; E = *Vernonia polyanthes*; F = *Chamaecrista nictitans*.



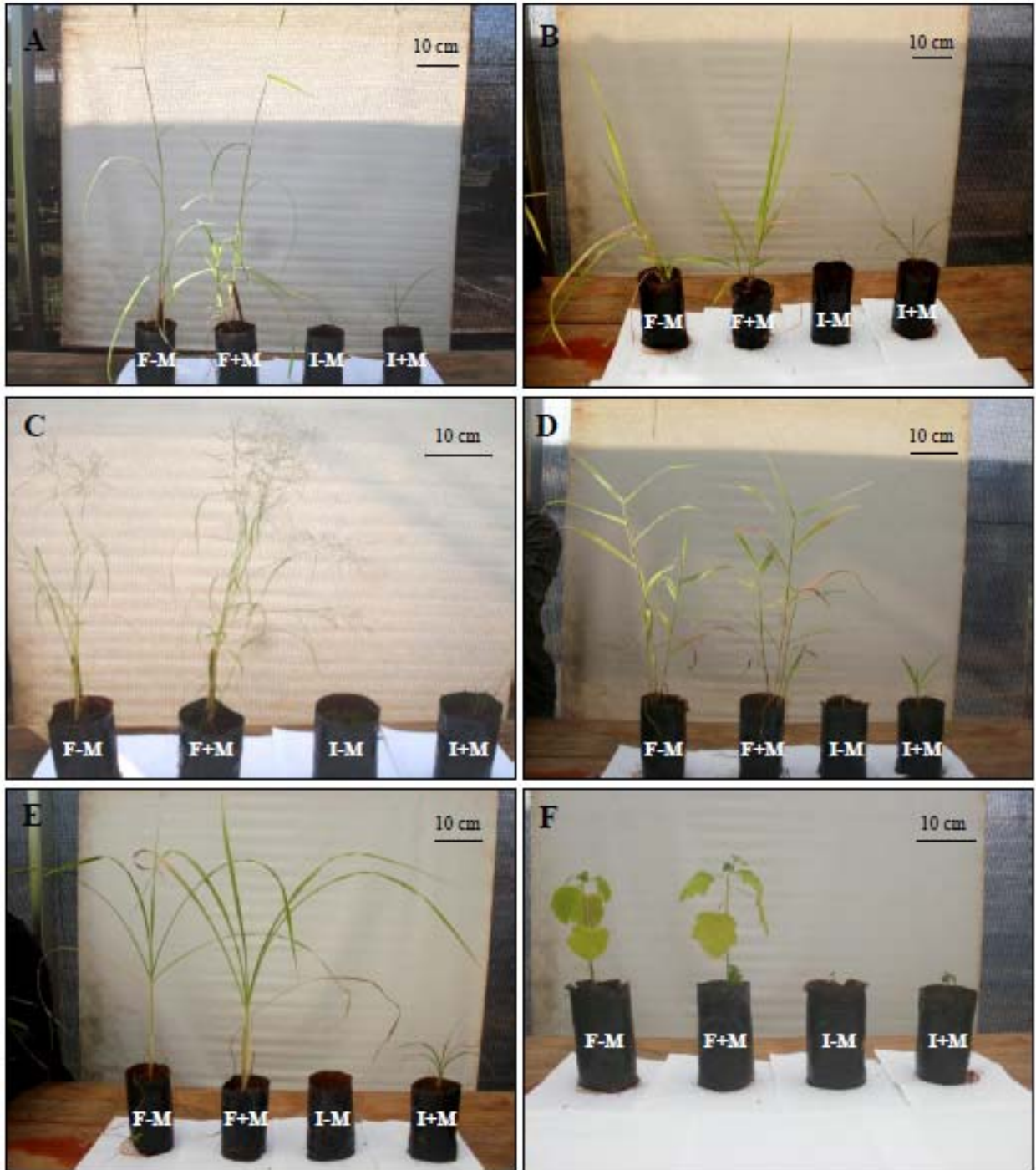
APÊNDICE B

Espécies herbáceas e arbustivas de início de sucessão ecológica tropical após 80-90 dias de crescimento em casa de vegetação em solo fértil sem FMA (F-M), solo fértil com FMA (F+M), solo de baixa fertilidade sem FMA (I-M) e solo de baixa fertilidade com FMA (I+M). A = *Indigofera hirsuta*; B = *Senna obtusifolia*; C = *Hyptis spicigera*; D = *Leonotis nepetaefolia*; E = *Leonurus sibiricus*; F = *Sidastrum micranthum*.



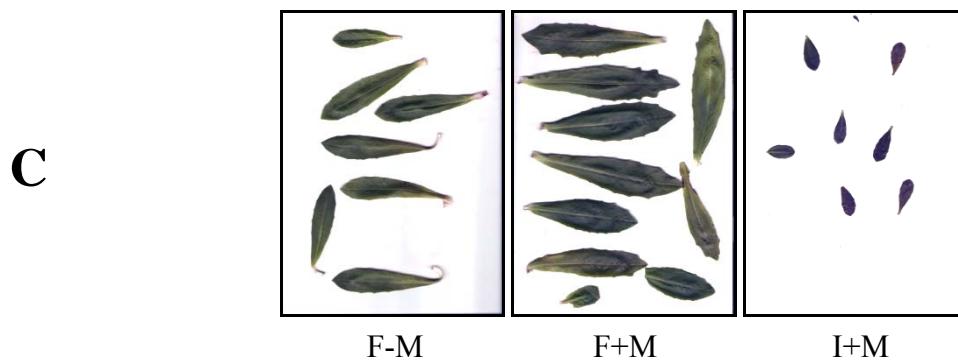
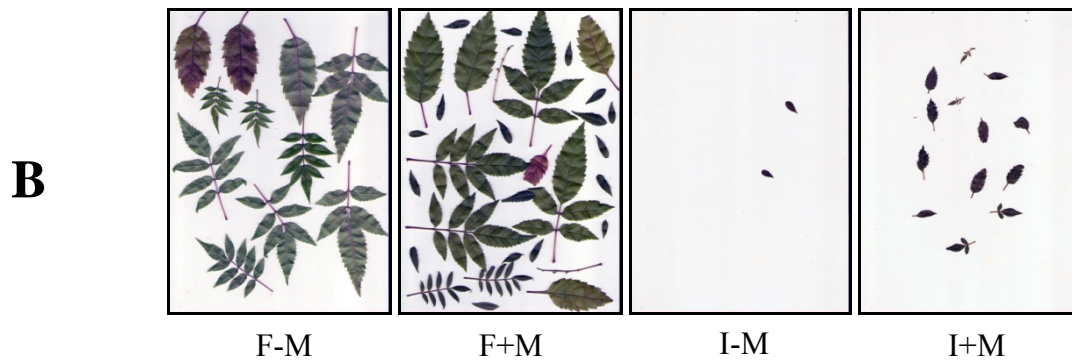
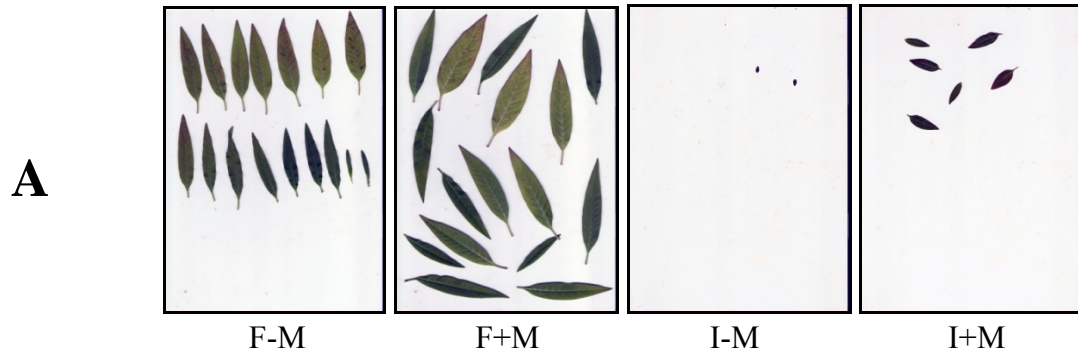
APÊNDICE C

Espécies herbáceas de início de sucessão ecológica tropical após 80-90 de crescimento em casa de vegetação em solo fértil sem FMA (F-M), solo fértil com FMA (F+M), solo de baixa fertilidade sem FMA (I-M) e solo de baixa fertilidade com FMA (I+M). A = *Cenchrus echinatus*; B = *Digitaria insularis*; C = *Eragrostis pilosa*; D = *Melinis minutiflora*; E = *Pennisetum purpureum*; F = *Solanum viarum*.



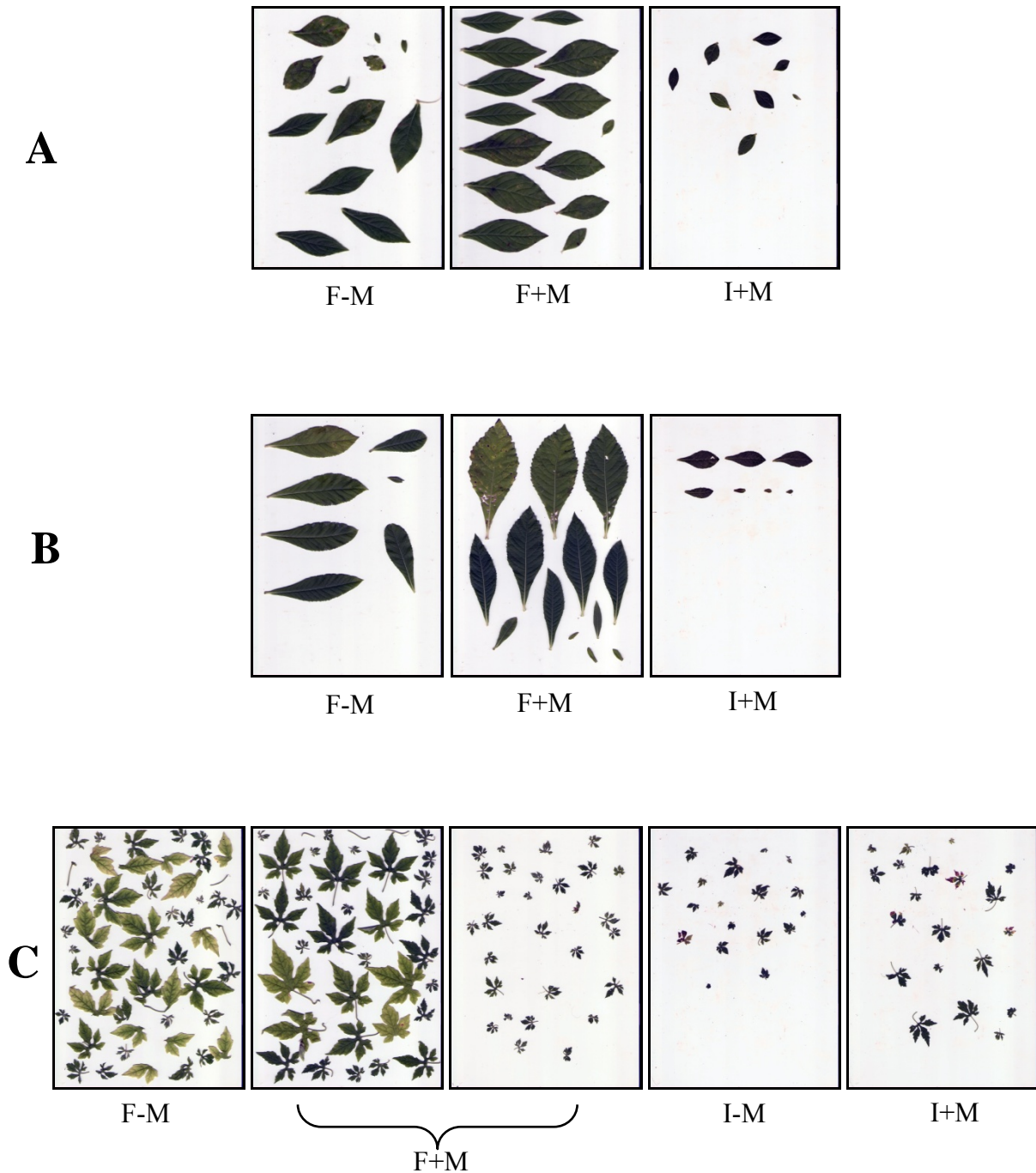
APÊNDICE D

Imagens escaneadas das folhas de indivíduos de espécies herbáceas e arbustivas de início de sucessão ecológica tropical crescidos por 100 dias em casa de vegetação em solo fértil sem FMA (F-M), solo fértil com FMA (F+M), solo de baixa fertilidade sem FMA (I-M) e solo de baixa fertilidade com FMA (I+M). A = *Asclepias curassavica*; B = *Tecoma stans*; C = *Hypochoeris brasiliensis*. Dimensões reais das imagens (Largura x Altura) = 21,0 x 29,7 cm.



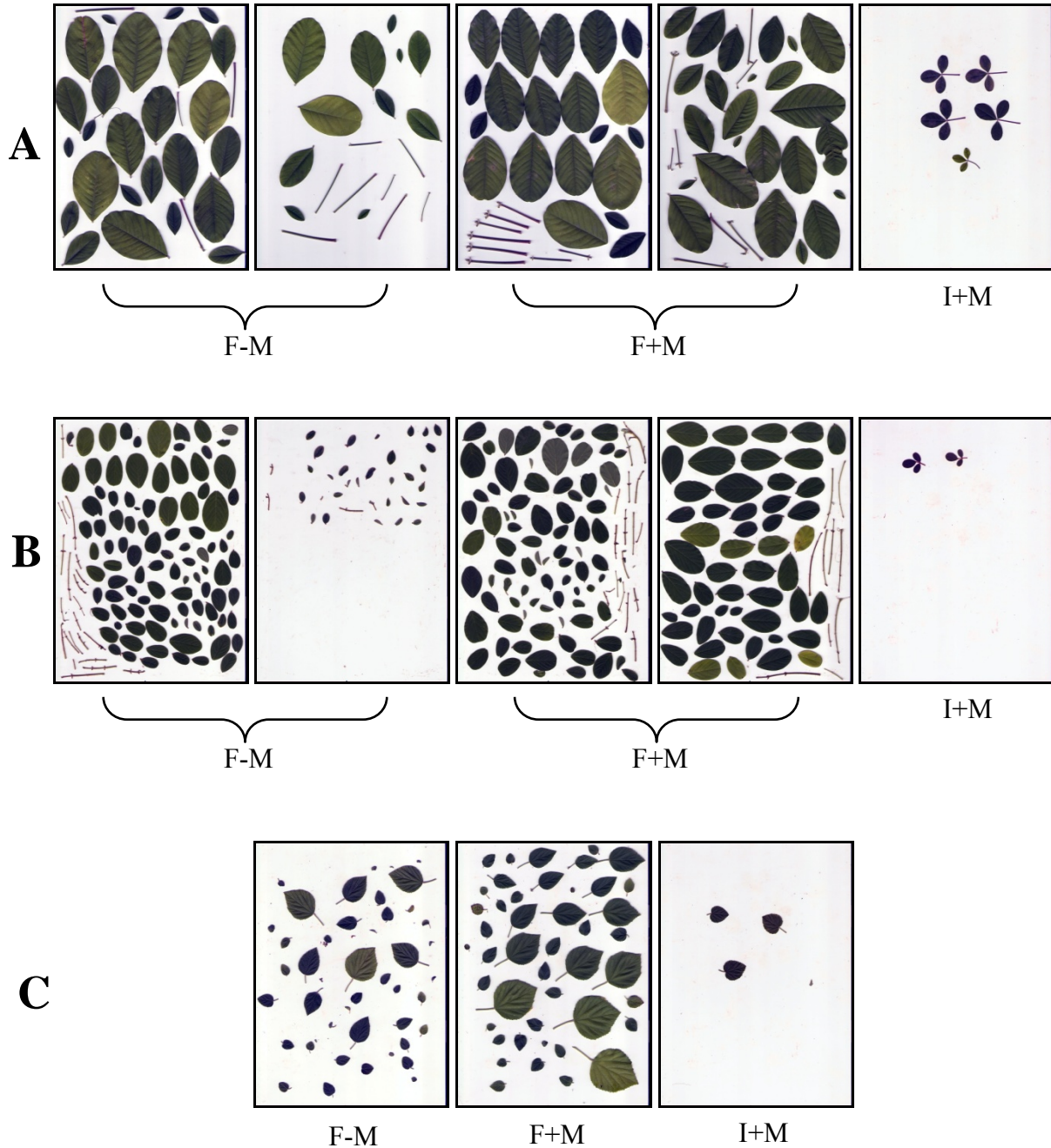
APÊNDICE E

Imagens escaneadas das folhas de indivíduos de espécies herbáceas e arbustivas de início de sucessão ecológica tropical crescidos por 100 dias em casa de vegetação em solo fértil sem FMA (F-M), solo fértil com FMA (F+M), solo de baixa fertilidade sem FMA (I-M) e solo de baixa fertilidade com FMA (I+M). A = *Vernonia cognata*; B = *Vernonia polyanthes*; C = *Momordica charantia*. Dimensões reais das imagens (Largura x Altura) = 21,0 x 29,7 cm.



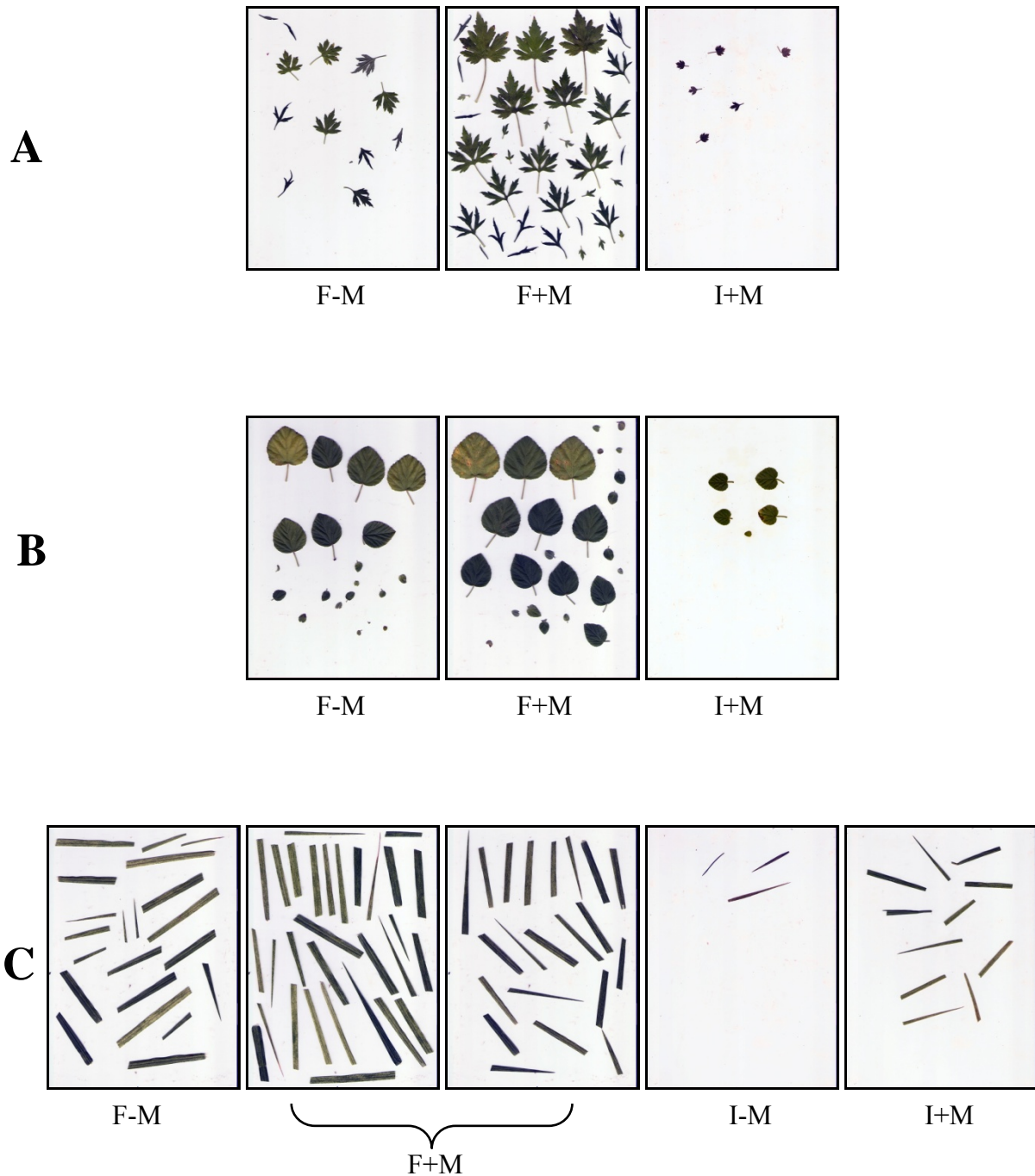
APÊNDICE F

Imagens escaneadas das folhas de indivíduos de espécies herbáceas e arbustivas de início de sucessão ecológica tropical crescidos por 100 dias em casa de vegetação em solo fértil sem FMA (F-M), solo fértil com FMA (F+M) e solo de baixa fertilidade com FMA (I+M). A = *Crotalaria incana*; B = *Indigofera hirsuta*; C = *Hyptis spicigera*. Dimensões reais das imagens (Largura x Altura) = 21,0 x 29,7 cm.



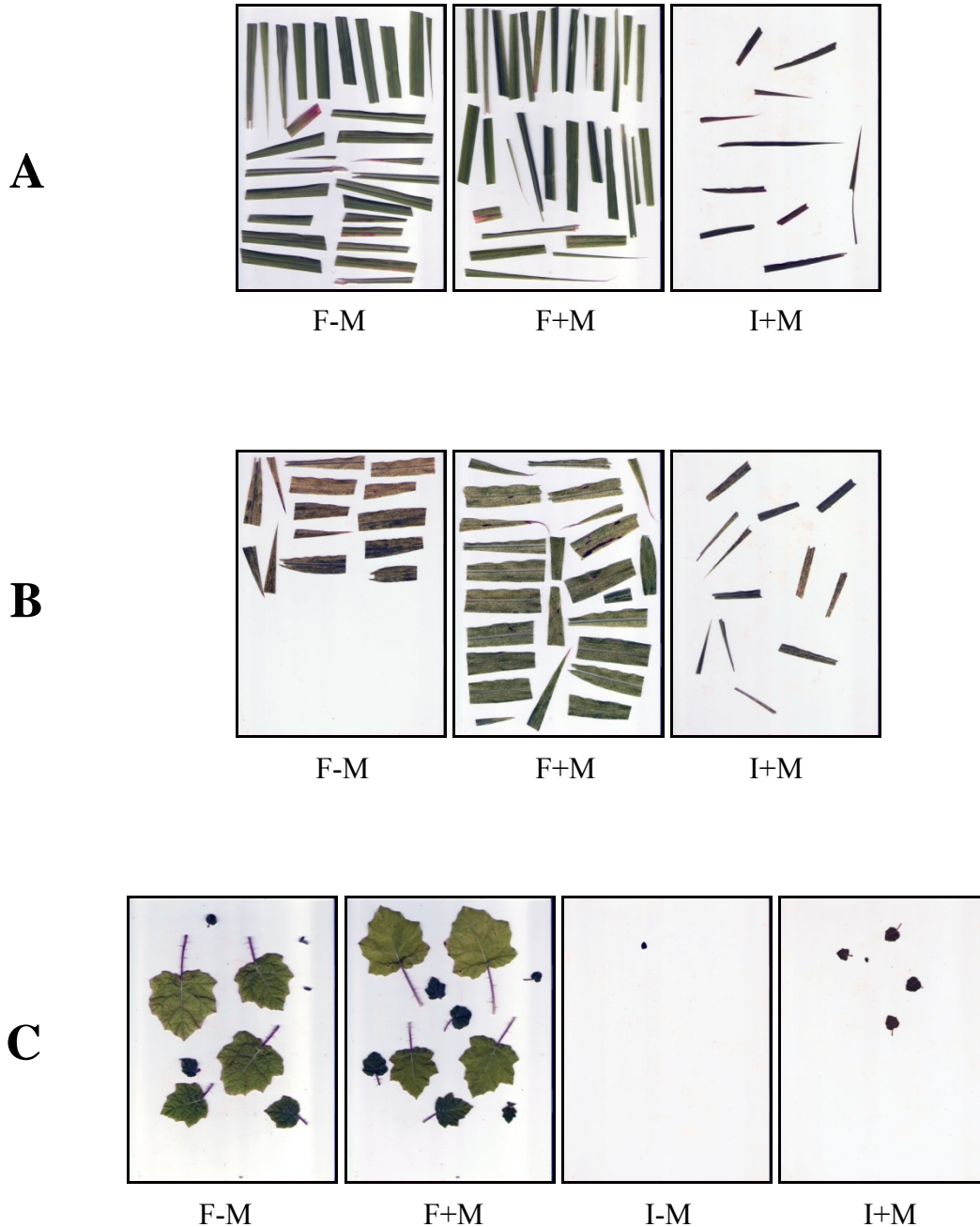
APÊNDICE G

Imagens escaneadas das folhas de indivíduos de espécies herbáceas de início de sucessão ecológica tropical crescidos por 100 dias em casa de vegetação em solo fértil sem FMA (F-M), solo fértil com FMA (F+M), solo de baixa fertilidade sem FMA (I-M) e solo de baixa fertilidade com FMA (I+M). A = *Leonurus sibiricus*; B = *Sidastrum micranthum*; C = *Cenchrus echinatus*. Dimensões reais das imagens (Largura x Altura) = 21,0 x 29,7 cm.



APÊNDICE H

Imagens escaneadas das folhas de indivíduos de espécies herbáceas de início de sucessão ecológica tropical crescidos por 100 dias em casa de vegetação em solo fértil sem FMA (F-M), solo fértil com FMA (F+M), solo de baixa fertilidade sem FMA (I-M) e solo de baixa fertilidade com FMA (I+M). A = *Pennisetum purpurem*; B = *Sorghum arundinaceum*; C = *Solanum viarum*. Dimensões reais das imagens (Largura x Altura) = 21,0 x 29,7 cm.



ANEXOS

ANEXO A

NORMAS DA REVISTA “Mycorrhiza”

MYCORRHIZA is an international journal devoted to research into mycorrhizas - the widest symbioses in nature, involving plants and a range of soil fungi world-wide. The scope of *MYCORRHIZA* covers all aspects of research into mycorrhizas, including molecular biology of the plants and fungi, fungal systematics, development and structure of mycorrhizas, and effects on plant physiology, productivity, reproduction and disease resistance. The scope also includes interactions between mycorrhizal fungi and other soil organisms and effects of mycorrhizas on plant biodiversity and ecosystem structure.

MYCORRHIZA contains original papers, short notes and review articles, along with commentaries and news items. It forms a platform for new concepts and discussions, and is a basis for a truly international forum of mycorrhizologists from all over the world.

Manuscript Submission

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

Permissions

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

Online Submission

Authors should submit their manuscripts online. Electronic submission substantially reduces the editorial processing and reviewing times and shortens overall publication times. Please follow the hyperlink “Submit online” on the right and upload all of your manuscript files following the instructions given on the screen.

Title Page

The title page should include:

- The name(s) of the author(s)
- A concise and informative title
- The affiliation(s) and address(es) of the author(s)
- The e-mail address, telephone and fax numbers of the corresponding author

Abstract

Please provide an abstract of 150 to 250 words. The abstract should not contain any undefined abbreviations or unspecified references.

Keywords

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

Text

Text Formatting

Manuscripts should be submitted in Word.

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

Headings

Please use no more than three levels of displayed headings.

Abbreviations

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

Footnotes

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

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

Always use footnotes instead of endnotes.

Acknowledgments

Acknowledgments of people, grants, funds, etc. should be placed in a separate section before the reference list. The names of funding organizations should be written in full.

Scientific style

Genus and species names should be in italics.

References

Citation

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

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

Reference list

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

Reference list entries should be alphabetized by the last names of the first author of each work.

- **Journal article**
 Gamelin FX, Baquet G, Berthoin S, Thevenet D, Nourry C, Nottin S, Bosquet L (2009) Effect of high intensity intermittent training on heart rate variability in prepubescent children. *Eur J Appl Physiol* 105:731-738. doi: 10.1007/s00421-008-0955-8
 Ideally, the names of all authors should be provided, but the usage of “et al” in long author lists will also be accepted:
 Smith J, Jones M Jr, Houghton L et al (1999) Future of health insurance. *N Engl J Med* 965:325–329
 - **Article by DOI**
 Slifka MK, Whitton JL (2000) Clinical implications of dysregulated cytokine production. *J Mol Med.* doi:10.1007/s001090000086
 - **Book**
 South J, Blass B (2001) *The future of modern genomics*. Blackwell, London
 - **Book chapter**
 Brown B, Aaron M (2001) The politics of nature. In: Smith J (ed) *The rise of modern genomics*, 3rd edn. Wiley, New York, pp 230-257
 - **Online document**
 Cartwright J (2007) Big stars have weather too. IOP Publishing PhysicsWeb. <http://physicsweb.org/articles/news/11/6/16/1>. Accessed 26 June 2007
 - **Dissertation**
 Trent JW (1975) *Experimental acute renal failure*. Dissertation, University of California
 Always use the standard abbreviation of a journal’s name according to the ISSN List of Title Word Abbreviations, see
www.issn.org/2-22661-LTWA-online.php
- For authors using EndNote, Springer provides an output style that supports the formatting of in-text citations and reference list.

Tables

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

Electronic Supplementary Material

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

Submission

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

Audio, Video, and Animations

- Always use MPEG-1 (.mpg) format.

Text and Presentations

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

Spreadsheets

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

Specialized Formats

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

Collecting Multiple Files

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

Numbering

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

Captions

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

Processing of supplementary files

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

Accessibility

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

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

Conflict of interest

All benefits in any form from a commercial party related directly or indirectly to the subject of this manuscript or any of the authors must be acknowledged. For each source of funds, both the research funder and the grant number should be given. This note should be added in a separate section before the reference list.

If no conflict exists, authors should state: The authors declare that they have no conflict of interest.

After acceptance

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

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

Open Choice

In addition to the normal publication process (whereby an article is submitted to the journal and access to that article is granted to customers who have purchased a subscription), Springer provides an alternative publishing option: Springer Open Choice. A Springer Open Choice article receives all the benefits of a regular subscription-based article, but in addition is made available publicly through Springer's online platform SpringerLink.

- [Springer Open Choice](#)

Copyright transfer

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

Open Choice articles do not require transfer of copyright as the copyright remains with the author. In opting for open access, the author(s) agree to publish the article under the Creative Commons Attribution License.

Offprints

Offprints can be ordered by the corresponding author.

Color illustrations

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

Proof reading

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

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

Online First

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