



UNIVERSIDADE  
ESTADUAL DE LONDRINA

---

LUIS EDUARDO AZEVEDO MARQUES LESCANO

**EFEITO DE DIFERENTES COMUNIDADES DE FUNGOS  
MICORRIZÍCOS ARBUSCULARES NO CRESCIMENTO DE  
PLANTAS NATIVAS PERTENCENTES AOS DIFERENTES  
GRUPOS ECOLÓGICOS DA SUCESSÃO.**

LUIS EDUARDO AZEVEDO MARQUES LESCANO

**EFEITO DE DIFERENTES COMUNIDADES DE FUNGOS  
MICORRIZÍCOS ARBUSCULARES NO CRESCIMENTO DE  
PLANTAS NATIVAS PERTENCENTES AOS DIFERENTES  
GRUPOS ECOLÓGICOS DA SUCESSÃO.**

Dissertação apresentada ao Programa de Mestrado  
em Ciências Biológicas área de concentração em  
Botânica da Universidade Estadual de Londrina  
para a obtenção do Título de Mestre

Orientador: Prof. Dr. Waldemar Zangaro

Londrina  
2010

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

**Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)**

L624e Lescano, Luis Eduardo Azevedo Marques.

Efeito de diferentes comunidades de fungos micorrízicos arbusculares no crescimento de plantas nativas pertencentes aos diferentes grupos ecológicos da sucessão / Luis Eduardo Azevedo Marques Lescano. □ Londrina, 2010.  
71 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, 2010.

Inclui bibliografia.

1. Fungos micorrízicos – Teses. 2. Micorriza – Teses. 3. Raízes (Botânica) – Morfologia – Teses. 4. Sucessão ecológica – Teses. 5. Árvores – 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

LUIS EDUARDO AZEVEDO MARQUES LESCANO

**EFEITO DE DIFERENTES COMUNIDADES DE FUNGOS  
MICORRIZÍCOS ARBUSCULARES NO CRESCIMENTO DE PLANTAS  
NATIVAS PERTENCENTES AOS DIFERENTES GRUPOS  
ECOLÓGICOS DA SUCESSÃO.**

Dissertação apresentada ao Programa de Mestrado  
em Ciências Biológicas área de concentração em  
Botânica da Universidade Estadual de Londrina  
para a obtenção do Título de Mestre

**BANCA EXAMINADORA**

---

Prof. Dr. Waldemar Zangaro Filho  
UEL – Londrina – PR

---

Prof. Dra. Rosilaine Carrenho  
UEM – Maringá – PR

---

Prof. Dr. Galdino Andrade Filho  
UEL – Londrina - PR

Londrina, 01 abril de 2010.

Dedico aos meus pais, familiares e amigos que sempre me apoiaram e incentivaram durante esses dois anos

## AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Waldemar Zangaro pela orientação, confiança, conselhos, paciência e amizade durante esse tempo em que trabalhamos juntos para concluir este trabalho;

À minha família pelo incentivo e por acreditarem em mim, especialmente aos meus irmãos José Manuel e Manuel Antonio e aos meus tios Maria Izabel e Renato;

Ao Prof. Dr. Galdino Andrade pelo estágio em seu laboratório durante o ano de 2007 e pela amizade de apoio durante esses três anos;

Aos Prof. D. Galdino Andrade e Marco Antonio Nogueira pelas sugestões que contribuíram para melhorar a dissertação;

Aos amigos que fazem parte ou que passaram pelo Laboratório de Ecologia Microbiana pela amizade e companheirismo;

Aos amigos que fazem parte ou que fizeram parte do Laboratório de Micorrizas pelo auxílio na montagem e desmonte do experimento e pela amizade;

Aos colegas de mestrado e todos meus amigos pela amizade e companheirismo;

À Universidade Estadual de Londrina pela oportunidade da realização deste trabalho;

À CNPq pela concessão da bolsa de estudo;

A todos aqueles de alguma forma contribuíram para a realização deste estudos e permaneceram anônimos neste agradecimento.

LESCANO, Luis Eduardo Azevedo Marques. **Efeito de diferentes comunidades de fungos micorrizicos arbusculares no crescimento de plantas nativas pertencentes aos diferentes grupos ecológicos da sucessão.** 2010. 71 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2010.

## RESUMO

Micorrizas arbusculares (MA) são associações simbióticas formadas entre órgãos de absorção das plantas e um grupo de fungos classificados no Reino Fungi dentro do filo Glomeromycota. Os fungos micorrizicos arbusculares (FMA) estão presentes na maioria dos ecossistemas e formam associação com grande variedade de espécies de plantas. Os FMA são simbiontes obrigatórios, sendo os fotoassimilados fornecidos pela planta sua única fonte de carbono. Em troca transferem para as plantas nutrientes que absorvem do solo, principalmente fósforo. Determinadas espécies de plantas quando micorrizadas apresentam aumento no desenvolvimento da parte aérea, das raízes e no conteúdo e concentração de nutrientes na parte aérea, principalmente em solo de baixa fertilidade. A transferência de nutrientes entre a planta e o fungo tem sido o critério utilizado para classificar a MA como associação mutualística. No entanto, a resposta das plantas aos FMA é influenciada pelas condições ambientais e pelas espécies de fungos e plantas envolvidas na simbiose. Determinadas espécies de plantas não respondem à colonização pelos FMA, enquanto algumas apresentam depressão no desenvolvimento da parte aérea e da raiz. Variações nas características morfológicas das raízes e na resposta das plantas aos FMA têm sido observadas entre plantas que pertencem aos diferentes grupos ecológicos da sucessão vegetal. Alguns estudos têm sugerido que a resposta das plantas e a porcentagem de colonização de suas raízes pelos FMA aumentam com o avanço nos grupos ecológicos da sucessão. Contrariando essa hipótese outros trabalhos têm demonstrado redução na resposta e na colonização das raízes, à medida que a sucessão vegetal avança. Diferenças nos comprimentos total e específico da raiz, porcentagem e comprimento de pêlos absorventes e no diâmetro da raiz têm sido relacionadas com o grupo ecológico. Redução nos comprimentos total e específico, na porcentagem e no comprimento de pêlos absorventes e aumento no diâmetro da raiz têm sido observados com o progresso da sucessão vegetal, contrariando alguns trabalhos que tem registrado aumento no comprimento total e específico da raiz, no comprimento e porcentagem de pêlos absorvente e redução no diâmetro da raiz com o avanço nos grupos ecológicos da sucessão.

**Palavras-chave:** Micorriza arbuscular. Depressão no crescimento. Morfologia da raiz. Sucessão vegetal.

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** – Média e desvio padrão dos valores de pH e concentrações de carbono (C), matéria orgânica (MO), nitrogênio (N), fósforo (P), hidrogênio mais alumínio (H+Al), cálcio (Ca), magnésio (MG), potássio (K), base total (BT), capacidade de troca catiônica (CTC) e saturação de base (SB) presente nos solos Herbácea, Arbustiva, Floresta Secundária e Floresta madura, no município de Londrina, Paraná..... 38
- Tabela 2** – Média e desvio padrão da massa seca da parte aérea, massa seca da raiz, razão raiz:parte aérea, responsividade e colonização das raízes por FMA de gramíneas, arbóreas pioneiras e tardias, crescidas em diferentes solos na presença (+MA) e ausência (-MA) de fungos micorrízicos arbusculares. Médias seguidas de diferentes letras indicam diferença significativa pelo teste de Tukey a 5% dentro do mesmo solo..... 45
- Tabela 3** – Média e desvio padrão do comprimento total, comprimento específico, diâmetro da raiz, incidência de pêlos absorventes e comprimento de pêlos absorvente de gramíneas, arbóreas pioneiras e tardias, crescidas nos diferentes solos na presença (+MA) e ausência (-MA) de fungo micorrízico arbuscular. Médias seguidas de diferentes letras indicam diferença significativa dentro do mesmo solo pelo teste de Tukey a 5%..... 48
- Tabela 4** – Média e desvio padrão da concentração e conteúdo dos nutrientes na parte aérea das gramíneas, arbóreas pioneiras e arbóreas tardias crescidas na presença (+MA) e na ausência (-MA) de fungos micorrízicos arbusculares. Médias seguidas por letras diferentes indicam diferença significativa pelo teste de Tukey a 5% ..... 51

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** – Altura de *Panicum maximum*, *Brachiaria brizantha* e *Paspalum notatum* crescidas nos solos Herbácea (H), Arbustiva (A), floresta Secundária (S) e floresta Madura (M) na presença (+MA) e ausência (-MA) de fungo micorrízico arbuscular. Losango cheio representa o solo Herbácea (-MA), losango vazio representa o solo Herbácea (+MA), triângulo cheio representa o solo Arbustiva (-MA), triângulo vazio representa o solo Arbustiva (+MA), quadrado cheio representa o solo floresta Secundária (-MA), quadrado vazio representa o solo floresta Secundária (+MA), círculo cheio representa o solo floresta Madura (-MA) e círculo vazio representa o solo floresta Madura (+MA). Barra vertical indica o valor da DMS (distância mínima significativa) .....41
- Figura 2** – Altura de *Cecropia pachysachya*, *Heliocarpus americanus* e *Solanum granuloso-leprosum* crescidas nos solos Herbácea (H), Arbustiva (A), floresta Secundária (S) e floresta Madura (M) na presença (+MA) e ausência (-MA) de fungo micorrízico arbuscular. Losango cheio representa o solo Herbácea (-MA), losango vazio representa o solo Herbácea (+MA), triângulo cheio representa o solo Arbustiva (-MA), triângulo vazio representa o solo Arbustiva (+MA), quadrado cheio representa o solo floresta Secundária (-MA), quadrado vazio representa o solo floresta Secundária (+MA), círculo cheio representa o solo floresta Madura (-MA) e círculo vazio representa o solo floresta Madura (+MA). Barra vertical indica o valor da DMS (distância mínima significativa) .....42
- Figura 3** – Altura de *Cabralea canjerana*, *Hymenaea courbaril* e *Lonchocarpus muehlbergianus* crescidas nos solos Herbácea (H), Arbustiva (A), floresta Secundária (S) e floresta Madura (M) na presença (+MA) e ausência (-MA) de fungo micorrízico arbuscular. Losango cheio representa o solo Herbácea (-MA), losango vazio representa o solo Herbácea (+MA), triângulo cheio representa o solo Arbustiva (-MA), triângulo vazio representa o solo Arbustiva (+MA), quadrado cheio representa o solo floresta Secundária (-MA), quadrado vazio representa o solo floresta Secundária (+MA), círculo cheio representa o solo floresta Madura (-MA) e círculo vazio representa o solo floresta Madura (+MA). Barra vertical indica o valor da DMS (distância mínima significativa) .....43

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	10
<b>2</b>	<b>A IMPORTÂNCIA DOS FMA PARA A ABSORÇÃO DE NUTRIENTES PELAS PLANTAS</b> .....	11
<b>3</b>	<b>CARACTERÍSTICAS DAS ESPÉCIES DE PLANTAS PERTENCENTES AOS DIFERENTES GRUPOS ECOLÓGICOS DA SUCESSÃO</b> .....	13
<b>4</b>	<b>MICORRIZA ARBUSCULAR EM DIFERENTES ESPÉCIES DE PLANTAS</b> .....	14
<b>5</b>	<b>CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DAS RAÍZES FINAS</b> .....	16
<b>6</b>	<b>DEPRESSÃO NO CRESCIMENTO DAS PLANTAS INDUZIDAS PELA FORMAÇÃO DA MICORRIZA ARBUSCULAR</b> .....	18
	Referências .....	22
	<b>ARTIGO – EFEITO DE DIFERENTES COMUNIDADES DE FUNGOS MICORRIZICOS ARBUSCULARES NO CRESCIMENTO DE PLANTAS NATIVAS PERTENCENTES AOS DIFERENTES GRUPOS ECOLÓGICOS DA SUCESSÃO</b> .....	30
	Resumo .....	31
	Abstract.....	31
<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	32
<b>2</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	35
2.1	ESPÉCIES DE PLANTAS .....	35
2.2	SOLOS .....	35
2.3	MONTAGEM DO EXPERIMENTO .....	36
2.4	ANÁLISE DA PARTE AÉREA .....	38

2.5	ANÁLISE DAS RAÍZES .....	39
2.6	ANÁLISE ESTATÍSTICA .....	40
<b>3</b>	<b>RESULTADOS</b> .....	<b>40</b>
<b>4</b>	<b>DISCUSSÃO</b> .....	<b>53</b>
4.1	FMA E A SOBREVIVÊNCIA DAS PLANTAS.....	53
4.2	A RESERVA DAS SEMENTES .....	54
4.3	FMA NA SUCESSÃO .....	55
4.4	FMA E A ABSORÇÃO DE NUTRIENTES .....	57
4.5	CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS AS RAÍZES .....	59
4.6	DEPRESSÃO NO CRESCIMENTO INDUZIDA PELA FORMAÇÃO DA MICORRIZA ARBUSCULAR.....	61
	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	<b>64</b>
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	<b>65</b>

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

As florestais tropicais estão diminuindo por causa do desmatamento decorrente de diversas atividades antrópicas, e este tem contribuído para a degradação e o declínio da fertilidade do solo. Alterações nos ambientes causadas pela perda da cobertura vegetal incluem aumento da erosão, compactação do solo, diminuição da infiltração de água e perda da estrutura física e desequilíbrio na comunidade microbiana do solo (Garcia et al. 1997). Muitos esforços têm sido realizados no sentido de recuperar áreas degradadas e para isso se faz necessário obter informações sobre as espécies florestais nativas, no que diz respeito às suas exigências nutricionais, sensibilidade a diferentes condições de estresses físicos e químicos, estratégias de crescimento, bem como à sua capacidade de fazer interações com microrganismos do solo, como os fungos micorrízicos.

As plantas terrestres, ao longo do seu processo de evolução, desenvolveram estratégias que permitiram absorver nutrientes de maneira eficiente para o desenvolvimento e a sobrevivência em diferentes condições ambientais (Smith et al. 2009). Entre estas estratégias está a formação da simbiose com microrganismos do solo, como os fungos micorrízicos arbusculares (FMA). Essa associação formada entre órgãos de absorção das plantas e fungos simbióticos obrigatórios é chamada de micorriza arbuscular (MA) (Gerdeman, 1975). Dentro do Reino Fungi estes fungos estão classificados em um filo próprio, Glomeromycota, que é composto por quatro ordens e oito famílias (Schübler et al. 2001). De acordo com registros fósseis, a MA surgiu há aproximadamente 460 milhões de anos, e sua origem coincide com o aparecimento das primeiras plantas terrestres, as quais já formavam associação com FMA ancestrais (Simon et al. 1993; Redecker et al. 2000).

Os FMA estão presentes na maioria dos ecossistemas tropicais, formam associação com uma ampla variedade de espécies de plantas, incluindo representantes dos grupos das angiospermas, gimnospermas e esporófitos de pteridófitas, as quais possuem raízes, assim como nos rizóides de gametófitos de algumas hepáticas e pteridófitas (Read et al. 2000). Os FMA são completamente dependentes do carbono orgânico fornecido pela planta hospedeira e são incapazes de completar seu ciclo de vida quando não formam a simbiose (Smith e Read 2008). Estes microrganismos, em troca do carbono transferem para as plantas hospedeiras nutrientes que absorvem do solo através das hifas externas (Smith e Read 2008). A característica diagnóstica dessa simbiose é a presença do arbúsculo no córtex da

raiz. Esta estrutura intra-celular é formada a partir da ramificação de uma hifa intercelular, que rompe a parede celular da célula cortical e ramifica-se dicotomicamente empurrando a membrana plasmática, criando uma grande área de superfície de contato entre a planta e fungo. O arbúsculo é a estrutura onde ocorre a transferência de fósforo do fungo para a planta, e de carboidrato da planta para o fungo (Smith e Smith 1996; Fitter 2006; Smith e Read, 2008).

## **2 A IMPORTÂNCIA DOS FMA PARA A ABSORÇÃO DE NUTRIENTES PELAS PLANTAS**

O aumento na absorção de nutrientes tem sido o principal benefício obtido pela planta através da formação da associação MA, principalmente em condições de baixa disponibilidade de nutrientes no solo (Janos 1983; Gianianazzi-Pearson e Gianinazzi 1983; Read 1991; Goodwin 1992; Sanders et al. 1995). Quando colonizadas as raízes apresentam duas vias de absorção de nutrientes: através da epiderme da raiz e pêlos absorventes e pelas hifas externas dos FMA, as quais são capazes de absorver minerais do solo além da zona de depleção de nutrientes formada ao redor da raiz e desta maneira aumenta o volume de solo que pode ser explorado pela planta (Bolan 1991; Moreira e Siqueira 2002; Smith e Read 2008). O menor diâmetro das hifas também permite sua penetração em pequenos poros do solo, possibilitando a absorção de nutrientes que não são acessíveis para as raízes (Smith e Read, 2008). Desta maneira, as hifas contribuem para aumentar a eficiência de absorção de nutrientes pela planta, particularmente aqueles de baixa mobilidade no solo. A absorção de minerais pelas plantas via MA depende de três processos: absorção de nutrientes no solo pelo micélio externo, translocação através das hifas para estruturas fúngicas dentro da raiz (hifas e arbúsculos) e transferência dos minerais para as células corticais da raiz da planta (Smith e Read 2008). Estudos têm mostrado que raízes quando colonizadas pelos FMA absorvem de maneira mais eficiente nutrientes como P, N, Zn, Cu, Ni, S, Mn, B, Fe, Ca e K (Marschner e Dell, 1994; Liu et al., 2000; Smith e Read, 2008).

Dentre estes nutrientes, o maior efeito da micorriza arbuscular é na absorção de fósforo. Segundo Marschner e Dell (1994) os FMA podem contribuir com até 80% do total de P obtido pelas plantas hospedeiras. Vários estudos têm observado um aumento no

conteúdo de fósforo da parte aérea da planta com a formação da MA (Read 1991; Siqueira et al. 1994; Sanders et al. 1995; Siqueira et al. 1998; Zangaro et al. 2000, 2003) O íon fosfato presente na solução do solo é a principal forma inorgânica do P que está disponível para planta (Bardgett 2005). O fósforo é requerido em quantidade relativamente grande, mas apenas uma pequena fração desse nutriente no solo está disponível para absorção pelas raízes (Koide 1991). A atividade dos transportadores de P presentes nas células epidérmicas das raízes absorventes, geralmente induz a formação de uma zona de depleção de P ao redor das raízes, uma vez que o processo de absorção ocorre mais rápido que o movimento do nutriente no solo através da difusão (Ma et al. 2001). O micélio externo dos FMA que aumenta o volume de solo explorado pela planta absorve P além da zona de depleção e aumenta a taxa de absorção do nutriente pela planta (Jakobsen et al. 2005) e conseqüentemente, aumenta a concentração de P na parte aérea da planta.

Embora a maior parte dos estudos tenha focado na absorção de P, o nitrogênio (N) é um importante elemento para o metabolismo da planta, cuja absorção pela raiz em solos distróficos pode ser melhorada pela colonização dos FMA. Vários estudos têm registrado que a absorção de N pode ser maior nas plantas micorrizadas (Johansen et al. 1992, 1993, 1994), confirmando a capacidade das hifas transferirem nitrogênio para a planta hospedeira. Em experimento realizado por Mader et al. (2000), *Glomus mosseae* foi responsável pela absorção de 42% do conteúdo total de nitrogênio em plantas de tomate crescidas em solo com baixa concentração de nitrogênio. O aumento na absorção de N pelas espécies de plantas que formam associação com bactérias fixadoras de nitrogênio ou actinomicetos, pode ser atribuído ao aumento na taxa de fixação de N<sub>2</sub> induzida pelo aumento na absorção de fósforo devido à formação da micorriza arbuscular (Smith e Read 2008).

Os micronutrientes são essenciais, mas em pequenas quantidades, como é o caso do Zn, Cu, Fe e Mn. Estes nutrientes quando são acumulados nos tecidos da planta em altas concentrações podem tornar-se tóxicos. Quando presentes em baixas concentrações no solo a formação da simbiose MA muitas vezes resulta no aumento da absorção desses nutrientes pela planta (Kothari et al. 1991). Por outro lado, em altas concentrações no solo, o conteúdo desses nutrientes na parte aérea tem sido observado ser menor nas plantas micorrizadas (Leyval et al. 1991). Esta redução na concentração de micronutrientes metálicos tem sido atribuída ao efeito de diluição no tecido da planta, devido ao aumento no crescimento proporcionado pelos FMA (Moreira e Siqueira 2002). Outros mecanismos podem explicar os efeitos dos FMA na redução do acúmulo destes nutrientes na parte aérea e inclui

ligação nas hifas (Joner et al., 2000), mudanças na biodisponibilidade dos elementos no solo (Citterio et al. 2003, Nogueira et al. 2007) e seqüestros pelas hifas fúngicas e, conseqüentemente, a não transferência para a parte aérea (Christie et al. 2004).

### **3 CARACTERÍSTICAS DAS ESPÉCIES DE PLANTAS PERTENCENTES AOS DIFERENTES GRUPOS ECOLÓGICOS DA SUCESSÃO E SUA RELAÇÃO COM A FORMAÇÃO DA MA**

Os grupos funcionais de plantas que caracterizam os diferentes estádios da sucessão vegetal apresentam diferenças em vários aspectos (Zangaro et al. 2003). As espécies de plantas das fases iniciais da sucessão, quando comparadas com as espécies das fases tardias apresentam metabolismo mais intenso, elevado requerimento nutricional (Lusk et al. 2008), alta taxa de crescimento, elevada taxa fotossintética, alta demanda por luz (Zangaro et al. 2003) e raízes com rápido crescimento e maior capacidade de absorção (Comas e Essensat 2004). As espécies das fases iniciais da sucessão também são intolerantes à sombra e dominam ambientes abertos, onde a luz não limita a taxa fotossintética da planta (de Souza e Válio 2001; Gehring 2003; Zangaro et al. 2003). Essas características das espécies pioneiras e a adaptação a ambientes com alta incidência de luz permite a produção de grandes quantidades de fotossintatos pela planta, os quais podem estar disponíveis para o simbionte, como estratégia para a manutenção da MA (Zangaro et al. 2003). Portanto as condições ambientais e as características morfológicas e fisiológicas das espécies das fases iniciais da sucessão favorecem a formação da MA.

As espécies das fases iniciais da sucessão são altamente micotróficas e quando crescendo em condições de baixa fertilidade do solo são altamente dependentes dos FMA para seu estabelecimento, crescimento e sobrevivência, especialmente nas fases iniciais do desenvolvimento (Zangaro et al. 2003, 2008). Elevadas taxas de absorção de nutrientes são necessárias para manter o rápido crescimento dessas espécies, no entanto tais espécies possuem sementes pequenas com reduzida reserva nutricional (Zangaro et al. 2003). A rápida e intensa colonização das raízes das plântulas das espécies das fases iniciais por FMA fornecem 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. 2009). O

elevado grau de micotrofia pode ser a principal característica responsável pela dominância dessas espécies em locais abertos e de baixa fertilidade, podendo o FMA ser o principal fator biótico responsável pelo estabelecimento e progresso da sucessão em solos de baixa fertilidade (Zangaro et al. 2000).

As espécies das fases tardias da sucessão, ao contrário das espécies das fases iniciais, apresentam metabolismo lento, baixa demanda por nutrientes, baixa taxa de crescimento, reduzida taxa fotossintética e baixa demanda por luz (Zangaro et al. 2003). Tais características resultam em baixa produção de carboidratos por essas espécies, refletindo na reduzida taxa de colonização de suas raízes por FMA (Zangaro et al. 2000). Nas condições da floresta madura a baixa disponibilidade de luz pode limitar a taxa fotossintética, e consequentemente, menos fotoassimilados estarão disponíveis para o fungo. A disponibilidade de carboidratos pode regular a colonização das raízes pelos FMA (Graham et al. 1997), portanto a baixa demanda metabólica e a baixa disponibilidade de luz são importantes fatores que determinam a reduzida taxa de colonização e a esporulação dos FMA em espécies arbóreas das florestas maduras (Zangaro et al. 2008). As espécies das fases tardias da sucessão vegetal apresentam sementes grandes com abundante reserva nutricional, responsável pela nutrição e sobrevivência das plântulas dessas espécies nas fases iniciais de desenvolvimento (Zangaro et al. 2000).

#### **4 MICORRIZA ARBUSCULAR EM DIFERENTES ESPÉCIES DE PLANTAS**

Os fungos micorrízicos arbusculares são predominantes em solos tropicais, formam associação com uma ampla variedade de plantas, sendo que muitas espécies que crescem em seu ambiente natural dependem do FMA para absorção de água e nutrientes (Read e Perez Moreno 2003; Hinsinger et al. 2005; Lynch e Ho 2005; Smith e Read 2008). As diferentes respostas que as espécies de plantas apresentam quando colonizadas pelos FMA sugerem que estes simbiossiontes podem ser de grande importância na determinação da estrutura e diversidade das comunidades de plantas (Vandresen et al. 2007) e na dinâmica da sucessão vegetal em florestas tropicais. Vários estudos têm mostrado que a dependência das plantas em relação aos FMA pode variar de acordo com o grupo sucessional ao qual a espécie pertence (Janos 1980ab; Allen e Allen 1990; Siqueira et al. 1998; Zangaro et al. 2000, 2005, 2008). De

acordo com resultados obtidos em estudo realizado com 28 espécies nativas da floresta tropical na Costa Rica, Janos (1980a) propôs a hipótese que o grau de micotrofia e a resposta de crescimento das plantas aumentam ao longo da sucessão vegetal. Segundo o autor, nos ecossistemas tropicais as espécies menos dependentes da MA geralmente ocorrem com maior frequência nas áreas de início de sucessão e aquelas mais dependentes são mais abundantes nos estádios finais. Contrariando essa hipótese proposta por Janos (1980a), alguns trabalhos têm demonstrado que espécies arbóreas das fases iniciais da sucessão são mais colonizadas e responsivas à formação da simbiose MA do que as espécies das fases mais tardias da sucessão (Siqueira et al. 1998; Zangaro et al. 2000, 2005, 2007, 2008).

Janos (1980a, 1980b, 1983, 1995) sugeriu que a abundante reserva nutricional presente nas grandes sementes das espécies tardias da sucessão garante a sobrevivência da plântula no campo até que ocorra a colonização das raízes pelos FMA, enquanto que as espécies pioneiras e secundárias iniciais, apesar de possuírem sementes pequenas são mais eficientes na absorção de nutrientes, sendo capazes de se estabelecerem sozinhas, sem precisar esperar pela colonização micorrízica. No entanto, Zangaro et al. (2003), em estudo realizado com 80 espécies arbóreas pertencentes a diferentes grupos ecológicos da sucessão relataram que a interrupção no crescimento após a queda do cotilédone, a baixa concentração e acúmulo de nutrientes nas folhas e a reduzida sobrevivência das plântulas das espécies arbóreas pioneiras, indicaram limitada capacidade de absorção das raízes, em condições de baixa disponibilidade de nutrientes e ausência de FMA. Diferente dos resultados encontrados por Janos (1980a) para as espécies nativas da Costa Rica, Zangaro et al. (2000) analisando a resposta à inoculação com FMA de 43 espécies de plantas pertencentes a diferentes fases da sucessão, observaram que as espécies das fases iniciais, quando comparadas com as tardias, apresentaram maior colonização das raízes, alta resposta de crescimento e aumento no conteúdo e na concentração de P, Ca e K nas folhas na presença do FMA. Esses resultados demonstram que as espécies arbóreas pertencentes às fases iniciais da sucessão são altamente micotróficas e ao contrário das espécies tardias que dependem da reserva da semente e não da MA para o estabelecimento em solos de baixa fertilidade, são altamente dependentes dos FMA para seu estabelecimento, sobrevivência e crescimento.

Outros experimentos com espécies de plantas pertencentes a diferentes fases da sucessão vegetal (Siqueira et al. 1998; Siqueira e Saggin-Junior 2001; Zangaro et al. 2003, 2005, 2007) têm correspondido a resultados encontrados em experimentos realizados no

campo com áreas em diferentes estádios da sucessão vegetal (Zangaro et al. 2000, 2003, 2008, 2009; Shah et al. 2009). Estudos de casa vegetação têm relatado maior colonização e resposta micorrízica em espécies das fases iniciais da sucessão (Zangaro et al. 2000, 2003, 2005, 2007). A baixa colonização pelos FMA nas raízes de espécies tardias encontrada em experimentos na casa de vegetação também foi observada por Zangaro et al. (2000, 2003, 2005, 2008) a partir de raízes coletadas em florestas maduras. A redução na porcentagem de colonização das raízes e no número de esporos no solo (Zangaro et al. 2008) com o avanço na sucessão vegetal reflete o maior investimento na simbiose MA pelas espécies das fases iniciais da sucessão (espécies de rápido crescimento) (Allen et al. 1998; Picone et al. 2000; Zangaro e Andrade 2002; Zangaro et al. 2008).

## **5 CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DAS RAÍZES FINAS**

As respostas das espécies de plantas à formação da MA e a colonização de suas raízes pelos FMA têm sido relacionados também com as características morfológicas das raízes de suas plantas hospedeiras (Zangaro et al. 2005, 2007). Baylis (1975) classificou os sistemas de raízes finas em dois tipos: magnolóide e graminóide. Os sistemas do tipo magnolóide são pouco ramificados, com poucos pêlos absorventes e as raízes mais finas possuem 560  $\mu\text{m}$  de diâmetro em média. O tipo graminóide é muito ramificado, com densa cobertura de pêlos absorventes, frequentemente apresentando de 1000 a 2000  $\mu\text{m}$  de comprimento, cujas raízes mais finas apresentam em média, menos de 100  $\mu\text{m}$  de diâmetro. Baylis (1975) propôs a hipótese que plantas que apresentavam raízes magnolóides eram mais dependentes da formação da associação micorrízica, que espécies de plantas que apresentavam raízes graminóides, as quais respondiam à colonização somente em solos extremamente deficientes em fósforo. A hipótese de Baylis foi reavaliada por St. John (1980). Este autor, ao avaliar o grau de colonização em espécies arbóreas tropicais adultas da floresta amazônica, encontrou que espécies que possuíam raízes magnolóides apresentavam a maior parte das raízes colonizadas por FMA, enquanto que a maioria das espécies que possuíam raízes com baixa colonização, apresentava sistema radicular do tipo graminóide, concluindo, desta maneira que a hipótese de Baylis era válida para as espécies por ele investigadas. Resultados semelhantes ao de Baylis (1975) têm sido encontrados em vários experimentos

com gramíneas de clima temperado (Hetrick et al. 1990; Reinhardt e Miller 1990) e entre dicotiledôneas herbáceas e arbustivas de clima temperado (Hetrick et al. 1992).

Contrariando essa hipótese, outros trabalhos têm encontrado que espécies de plantas que apresentam raízes finas, com alta incidência de longos pêlos absorventes são mais responsivas à formação da micorriza arbuscular e apresentam maiores porcentagens de colonização por FMA (Saif 1987; Zangaro et al. 2005; Zangaro et al. 2007; Zangaro et al. 2008). Segundo Saif (1987), gramíneas tropicais que apresentam raízes com longos pêlos radiculares são mais beneficiadas pela formação da micorriza arbuscular do que espécies de leguminosas com raízes com pêlos curtos. Resultado semelhante foi encontrado por Zangaro et al. (2005, 2007) em espécies arbóreas tropicais nativas do sul do Brasil. Segundo os autores, espécies que apresentam raízes grossas, com poucos pêlos absorventes, são menos responsivas aos FMA que espécies com raízes finas e grande quantidade de pêlos radiculares.

As características morfológicas das raízes, assim como a resposta à inoculação por FMA e à colonização das raízes, variam entre as espécies de plantas que pertencem às diferentes fases da sucessão, influenciando na absorção dos nutrientes disponíveis no solo (Baylis 1975). Zangaro et al. (2005) estudaram a relação entre as características morfológicas das raízes e a colonização das raízes por FMA em 78 espécies em condições de casa de vegetação e 47 espécies de plântulas coletadas no campo, pertencentes a diferentes fases da sucessão. Tanto no campo, quanto na casa de vegetação, a incidência e o comprimento dos pêlos radiculares diminuíram com o avanço da sucessão, enquanto que o diâmetro das raízes aumentou. As espécies pioneiras e secundárias iniciais, as quais possuíam raízes finas com alta incidência de longos pêlos absorventes, apresentaram maior colonização das raízes e resposta no crescimento do que as espécies tardias, com raízes grossas dotadas de poucos e curtos pêlos absorventes.

As espécies de rápido crescimento quando comparada com aquelas de crescimento lento apresentam metabolismo mais intenso, maior requerimento nutricional (Lusk et al. 2008) e diferenças nas características morfológicas de suas raízes (Zangaro et al. 2005, 2007). As raízes finas das espécies de rápido crescimento apresentam maior comprimento específico, menor diâmetro, baixa densidade de tecido (Comas et al. 2002), maior incidência de pêlos absorventes, e sendo estes mais longos (Zangaro et al. 2005; Matsumoto et al. 2005) e maior colonização pelos fungos micorrízicos arbusculares. Tais características permitem maior eficiência na exploração do solo e na absorção de nutrientes pelas raízes dessas espécies (Comas e Eissenstat 2004). Como a principal função das raízes

finas é a absorção de água e nutrientes do solo (Eissenstat et al. 2000; Power et al. 2005), em solos com baixa fertilidade as plantas tendem a alocar maior quantidade de compostos orgânicos para as raízes finas e normalmente induzem alterações na sua morfologia (Tilman 1994; Comas e Eissenstat 2004; Hodge 2004), com o propósito de aumentar a absorção de nutrientes. Essa plasticidade nas raízes finas é maior nas espécies de crescimento rápido do que nas espécies de crescimento lento (Comas et al. 2002; Zangaro et al. 2007).

Zangaro et al. (2007) compararam as características morfológicas das raízes de seis espécies de crescimento rápido e seis espécies de crescimento lento, crescendo em solos de baixa e alta fertilidade, contendo ou não propágulos de FMA. As características morfológicas das raízes das espécies de crescimento rápido foram influenciadas pela fertilidade do solo e pela presença de FMA, resultado não observado nas espécies de crescimento lento, cujas características morfológicas das raízes não foram afetadas. Nas raízes das espécies de crescimento rápido, o aumento na fertilidade do solo e a inoculação com FMA levaram à redução do comprimento específico e da incidência e comprimento de pêlos absorventes e ao aumento do diâmetro e da densidade de tecidos das raízes finas. Essas mudanças nas características demonstram que as raízes dessas espécies apresentam plasticidade durante os estádios iniciais de seu desenvolvimento. Plantas que cresceram em solo pobre em nutrientes e sem FMA apresentavam formação da massa seca da raiz e da parte aérea extremamente baixa quando comparadas com as crescidas em outros tratamentos. As plantas crescidas em solo pobre e inoculado foram beneficiadas pelo FMA, os quais garantiram o desenvolvimento e a sobrevivência das mesmas. De acordo com os resultados observados a plasticidade da raiz e a presença do FMA foram fundamentais para a que as raízes das espécies das fases iniciais da sucessão absorvessem os nutrientes, possibilitando que estas mantivessem a alta taxa metabólica.

## **6 DEPRESSÃO NO CRESCIMENTO DAS PLANTAS INDUZIDAS POR MICORRIZAS ARBUSCULARES**

As micorrizas arbusculares têm sido normalmente classificadas como associações mutualísticas, ou seja, planta e fungo são beneficiados pela formação da simbiose (Johnson et al. 1997). No entanto, a resposta das plantas à formação da micorriza arbuscular

pode variar. Estudos de casa de vegetação e de campo têm mostrado que a maioria das espécies de plantas responde de maneira positiva à colonização de suas raízes pelos FMA, com aumento no crescimento e na absorção de fósforo. No entanto, determinadas espécies de plantas, quando colonizadas, não apresentam respostas ou até mesmo mostram respostas de crescimento negativas (depressão). A relação custo-benefício da simbiose tem sido utilizada para explicar as variações na resposta de crescimento da planta (Smith et al. 2009). A quantidade de carbono orgânico, derivado da fotossíntese, alocado para a formação e a manutenção da associação MA e os benefícios obtidos a partir do aumento na absorção de nutrientes, principalmente fósforo, são denominados respectivamente, de custo e benefício da simbiose (Koide e Elliot 1989).

Parte do carbono orgânico produzido através do processo da fotossíntese é alocado para formação e a manutenção da micorriza arbuscular. Alguns estudos têm estimado que 5% a 37% do carbono orgânico produzido pela planta são alocados para o fungo (Lynch e Ho 2005; Nielsen et al. 1998; Peng et al. 1993). A depressão no crescimento pode ocorrer quando o custo de carbono para a planta manter o FMA excede o benefício do aumento na produção de carbono que a planta obtém pelo aumento na absorção de fósforo fornecido pelo FMA, resultante do aumento na taxa fotossintética. Em tais situações tem sido assumido que o FMA pode estar agindo como parasita, obtendo carbono e fornecendo pouco ou nenhum fósforo do solo. Desta maneira, tem sido observada grande variação na resposta das espécies de plantas, que vai desde fortemente positiva até resposta negativa, sendo observada considerável “diversidade funcional” na simbiose MA (Johnson et al. 1997).

Graham e Abbott (2000) observaram depressão no crescimento de trigo crescendo em solo com alta e baixa disponibilidade de P. Os autores trabalharam com dois grupos de FMA, os quais de acordo com a porcentagem de colonização das raízes foram classificados como agressivos (colonizavam bastante) e não agressivos (colonizavam pouco). Segundo Graham e Abbott (2000) a depressão no crescimento do trigo pelos FMA agressivos pode ser explicada pela rápida (14 dias após a germinação) e alta colonização das raízes e alta demanda de carbono para a formação e manutenção da simbiose. Resultado semelhante foi encontrado por (Peng et al. 1993), onde ocorreu depressão no crescimento de *Citrus volkameriana* colonizada pelo fungo *G. intraradices*.

Em determinados estádios da simbiose uma depressão temporária pode ocorrer no desenvolvimento da plântula. Por exemplo, nas primeiras semanas após a germinação, a formação da micorriza arbuscular pode deprimir o crescimento da plântula.

Neste estágio do ciclo de vida, os custos com a simbiose são maiores que os benefícios, porque nessa fase do desenvolvimento, as plântulas obtêm os recursos necessários para o seu crescimento principalmente a partir da reserva da semente, pois ainda apresentam pequena área foliar, e o carbono pode ser um recurso limitante. Com parte do carbono desviado para o fungo, diminui a quantidade de carbono alocado para a formação de estruturas fotossintéticas e de defesa, e assim plantas não micorrizadas apresentam maior crescimento nessa fase. Quando a reserva nutricional da semente acaba e a planta depende da eficiência de suas raízes para absorver os nutrientes do solo, os nutrientes passam a ser os recursos limitantes do crescimento e não o carbono. Nesta etapa, a micorriza arbuscular aumenta o crescimento da plântula em relação ao controle, devido à melhor absorção de nutrientes pela raiz colonizada (Janos 2007).

A colonização e o benefício da associação podem ser reduzidos em condições de baixa luminosidade. Nestas condições a planta aloca maior proporção de carboidratos para as folhas, e conseqüentemente menos carboidratos são alocados para o crescimento da raiz, podendo desta maneira reduzir a colonização e os benefícios da simbiose (Gamage et al. 2004). Em condições de limitada disponibilidade de luz, a capacidade fotossintética da planta diminui e conseqüentemente a produção de fotossintatos é reduzida. Assim o carbono torna-se limitante para o crescimento da planta, mais que os nutrientes do solo. Em tal situação, os custos com o FMA excedem os benefícios obtidos pelo aumento na absorção de fósforo. A depressão no crescimento também pode ser devido à densidade de plantas (número de planta por unidade de solo) (Bååth e Hayman 1984; Koide 1991; Allsopp e Stock 1992). O aumento na densidade de plantas resulta na competição por P entre as hifas, reduzindo o benefício da simbiose e devido ao alto custo da associação ocorre a depressão no crescimento da planta.

Plantas que crescem em substratos com elevada concentração de nutrientes geralmente apresentam diminuição na alocação de carbono para as raízes e como conseqüência menos carboidrato está disponível para o FMA e a colonização das raízes pode ser reduzida ou inibida (Gamage et al. 2004; Hodge 2004; Vandresen et al. 2007; Zangaro et al. 2008). Além do efeito negativo no grau de colonização da raiz nas plantas crescidas em substratos com elevada disponibilidade de P, pode ocorrer também depressão no crescimento das plantas inoculadas com FMA. Este efeito pode ser conseqüência do forte dreno de carboidratos imposto pelos FMA numa situação em que a planta não é beneficiada pela sua presença, em termos de absorção de nutrientes (Graham et al. 1997; Nogueira e Cardoso

2006, Li et al. 2008). Depressão no crescimento observada em alguns estudos também tem sido relacionada com a utilização de recipientes de pequeno volume, o que restringe o solo disponível para o crescimento da planta (Bååth e Hayman 1984; Huang et al. 1996 Zangaro et al. 2009). A maior absorção de nutrientes pelas plantas quando colonizadas é atribuído ao aumento no volume de solo explorado pela planta através das hifas externas do fungo. Na condição de limitação do volume de solo, o principal benefício obtido pela planta através da MA não pode ser alcançado, uma vez que as raízes e as hifas têm acesso às mesmas quantidades de nutrientes, o que produz competição pelos nutrientes entre as hifas e raízes. O grande custo de carbono associado com a simbiose pode então causar a depressão do crescimento das plantas (Peng et al. 1993), porque nessas condições a relação custo-benefício da MA não é favorável para a planta.

Depressão no crescimento resultante da colonização micorrízica atribuída a grande quantidade de carbono alocado para o FMA, sem algum benefício devido ao aumento na absorção de nutrientes (Graham e Abbot 2000) é sustentável quando a colonização das raízes pelos fungos é alta. Contudo nem sempre grande depressão no crescimento tem sido associada com alta porcentagem de colonização, ocorrendo quando a colonização das raízes é baixa (Grace et al. 2009; Li et al. 2008; Smith et al. 2009). É possível que a depressão no crescimento quando a biomassa de fungo na raiz é baixa, seja resultado da deficiência de fósforo, como consequência na redução da atividade da via de absorção direta da raiz, induzida pela formação da micorriza arbuscular e da inadequada contribuição dos FMA devido a baixa colonização das raízes e o pouco desenvolvimento das hifas externas (Li et al. 2008; Smith et al. 2009).

## Referências

- Allen, E. B.; Allen, M. F. 1990. The mediation of competition by mycorrhizae in successional and patchy environments. p. 367-389 in Grace, J. B. & Tilman, D. (eds). Perspectives on plant competition. Academic Press, New York, USA
- Allen, E.B.; Rincón, E.; Allen, M.F.; Perez-Jimenez, A.; Huante, P. 1998. Disturbance and seasonal dynamics of mycorrhizae in a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 30:261–274.
- Allsopp, N.; Stock, W.D. 1992. Density dependent interactions between VA mycorrhizal fungi and even-aged seedlings of two perennial Fabaceae species. *Oecologia* 91:281–287.
- Bååth, E.; Hayman, D.S. 1984. Effect of soil volume and plant density on mycorrhizal infection and growth response. *Plant and Soil* 77:373-376.
- Bardgett, R.D. 2005. The biology of soil: a community and ecosystem approach. Oxford University Press Inc., New York, p. 245.
- Baylis, G.T.S. 1975. The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. In: Sanders FE, Mosse B, Tinker PB (eds) Endomycorrhizas. Academic, London, p.373–389.
- Bolan, N.S. 1991. A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant Soil* 134:189-207.
- Citterio, S.; Santagostino, A.; Fumagalli, P.; Prato, N.; Ranalli, P.; Sgorbati, S. 2003. Heavy metal tolerance and accumulation of Cd, Cr and Ni by *Cannabis sativa* L. *Plant and Soil* 256: 243–252.
- Comas, L.H.; Bouma, T.J.; Eissenstat, D.M. 2002. Linking root traits to potential growth rate in six temperate tree species. *Plant and Soil* 132:34-43.
- Comas, L.H.; Eissenstat, D.M. 2004. Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. *Function Ecology* 18:388–397.
- Christie, P.; Li, X.L.; Chen, B.D. 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.

- Eissenstat, D.M.; Wells, C.E.; Yanai, R.D.; Whitbeck, J.L. 2000. Building roots in a changing environment: implications for root longevity. *New Phytologist* 147:33-42.
- Fitter, A.H. 2006. What is the link between carbon and phosphorus fluxes in arbuscular mycorrhizas? A null hypothesis for symbiotic function. *New Phytologist* 172:3-6.
- Garcia, C.; Rolán, A.; Hernández, T. 1997. Changes in microbial activity after abandonment of cultivation in a semiarid Mediterranean environment. *Journal Environment Quality* 26:285-291.
- Gamage, H.K.; Singhakumara, B.M.P.; Ashton, M.S. 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.
- Gehring, C.A. 2003. Growth responses to arbuscular mycorrhizas by rain forest seedlings vary with light intensity and tree species. *Plant Ecology* 167:127-139.
- Gerdeman, I.W. 1975. Vesicular arbuscular mycorrhizal. In *The development and function of roots*. J.G. Torrey, D.T. Clarkson, (eds.) London, Academic 575-591.
- Gianinazzi-Pearson, V.; Gianinazzi, S. 1983. The physiology of vesicular-arbuscular mycorrhizal roots. *Plant Soil* 71:197-209.
- Goodwin, J. 1992. The role of mycorrhizal fungi in competitive interactions among natives bunchgrasses and alien weeds: a review and synthesis. *Northwest Science* 127:703-709.
- Grace, E.J.; Cotsaftis, O.; Tester, M.; Smith, F.A.; Smith, S.E. 2008. Arbuscular mycorrhizal inhibition of growth in barley cannot be attributed to extent of colonization, fungal P uptake or effects on plant phosphate transporter expression. *New Phytologist* 181:938-949.
- Graham, J.H.; Duncan, L.W.; Eissenstat, D.M. 1997. Carbohydrate allocation patterns in citrus genotypes as affected by phosphorus nutrition, mycorrhizal colonization and mycorrhizal dependence. *New Phytologist* 135:335-343.
- Graham, J.H.; Abbott, L.K. 2000. Wheat responses to aggressive and nonaggressive arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 220: 207-218.
- Hetrick, B.A.D.; Wilson, G.W.T.; Todd, T.C. 1990. Differential response of C3 and C4 grasses to mycorrhizal symbioses, P fertilization and soil microorganisms. *Canadian Journal of Botany* 68:461-467.

- Hetrick, B.A.D.; Wilson, G.W.T.; Todd, T.C. 1992. Relationships of mycorrhizal symbiosis, root strategy, and phenology among tallgrass prairie forbs. *Canadian Journal of Botany* 70:1521–1528.
- Hinsinger, P.; Gobran, G.R.; Gregory, P.J.; Wenzel, W.W. 2005. Rhizosphere geometry and heterogeneity arising from root-mediated physical and chemical processes. *New Phytologist* 168:293-303.
- Hodge, A. 2004. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist* 162:9–24.
- Huang, C.; Webb, M.J.; Graham R.D. 1996. Pot size affects expression of Mn efficiency in barley. *Plant and soil* 178:205-208.
- Jakobsen, I.; Chen, B.; Munkvold, L.; Lundsgaard, T.; Zhu, Y. 2005. Contrasting phosphate acquisition of mycorrhizal fungi with that of root hairs using the root hairless barley mutant. *Plant, Cell and Environment* 28:928-938.
- Janos, DP 1980a. Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain forest plant growth. *Ecology* 61:151-162.
- Janos, D. P. 1980b. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* 12:56-64.
- Janos, D.P. 1983. tropical mycorrhizas, nutrient cycles and plant growth. In: *Tropical rains forest: ecology and management*. S.L. Sutton; T.C. Whitmore; A.C. Chadwick (eds). Blackwell Scientific Publications, Oxford, U.K. p. 327-345.
- Janos, D. P. 1995. Mycorrhizas, succession, and the rehabilitation of deforested lands in the humid tropics. 129-162 in Frankland, J. C., Magan, N. & Gadd, G. M. (eds). *Fungi and environmental change*. British Mycological Society Symposium 20. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Janos, D.P. 2007. Plant responsiveness to mycorrhizal differs from dependence upon mycorrhizal. *Mycorrhizal* 17:75-91.
- Johansen, A.; Jakobsen, I.; Jensen, E.S. 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, E.S. 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.
- Johansen, A.; Jakobsen, I.; Jensen, E.S. 1994. Hyphal N transport by a vesicular arbuscular mycorrhizal fungus associated with cucumber grown at three nitrogen levels. *Plant and Soil* 160: 1-9.
- Johnson, N.C.; Graham, J.H.; Smith, F.A. 1997. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist* 135:575–586.
- Joner, E.J.; Briones, R.; Leyval, C. 2000. Metal-binding capacity of arbuscular mycorrhizal mycelium. *Plant and Soil* 226:227–234.
- Koide, R.; Elliot, G. 1989. Cost, benefit and efficiency of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Functional Ecology* 3:252–255.
- Koide, R.T. 1991. Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection. *New Phytologist* 117:365-386.
- Kothari, S.K.; Marschner, H.; Romheld, V. 1991. Effect of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms on manganese reduction in the rhizosphere and manganese concentrations in maize (*Zea mays* L.). *New Phytologist* 17 :649-655.
- Leyval, C.; Berthelin, J. 1991. Weathering of a mica by roots and rhizospheric microorganisms of pine. *Soil Science Society of America, Journal* 55:1009–1016.
- Li, H.Y.; Smith, F.A.; Dickson, S.; Holloway, R.E.; Smith, S.E. 2008 Plant growth depressions in arbuscular mycorrhizal symbioses: not just caused by carbon drain? *New Phytologist* 178:852–862.
- Liu, A.; Hamel, C.; Hamilton, R.I.; Ma, B.L.; Smith, D.L. 2000. Acquisition of Cu, Zn, Mn and Fe by mycorrhizal maize (*Zea mays* L.) grown in soil at different P and micronutrient levels. *Mycorrhizal* 9:331-336.
- Lusk, C.H.; Reich, P.B.; Montgomery, R.A.; Ackerly, D.D.; Cavender-Bares, J. 2008. Why are evergreen leaves so contrary about shade? *Trends Ecology Evolution* 23:299–303.
- Lynch, J.P.; Ho, M.D. 2005. Rhizoeconomics: Carbon costs of phosphorus acquisition. *Plant and Soil* 269:45-56.

- Ma, Z.; Bielenberg, D.G.; Brown, K.M.; Lynch J.P. 2001. Regulation of root hair density by phosphorus availability in *Arabidopsis thaliana*. *Plant, Cell and Environment* 24: 459–467.
- Mäder, P.; Vierheilig, H.; Streitwolf-Engel, R.T.; Boller, T.; Frey, B.; Christie, P.; Wiemken, A. 2000. Transport of <sup>15</sup>N from a soil compartment separated by a polytetrafluoroethylene membrane to plant roots via the hyphal 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.
- Matsumoto, L.S.; Martines, A.M.; Avanzi, M.A.; Albino, U.B.; Brasil C.B.; Saridakis, D.P.; Andrade, G. 2005. Interactions among functional groups in the cycling of, carbon, nitrogen and phosphorus in the rhizosphere of three successional species of tropical woody trees. *Applied Soil Ecology* 28:57–65.
- Moreira, F.M.S.; Siqueira, J.O. 2002. *Microbiologia e Bioquímica do solo*. Universidade de Lavras 523p.
- Nielsen KL; Bouma TJ; Lynch JP; Eissenstat, DM .1998. Effects of phosphorus availability and vesicular-arbuscular mycorrhizas on the carbon budget of common bean (*Phaseolus vulgaris*). *New Phytologist* 139:647-656.
- Nogueira, M.A.; Cardoso, E.J.B.N. 2006. Plant growth and phosphorus uptake in mycorrhizal rangpur lime seedlings under different levels of phosphorus. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 41:93-99.
- Nogueira, M.A.; Nehls, U.; Hampp, R.; Poralla, K.; e Cardoso, E.J.B.N 2007. Mycorrhiza and soil bacteria influence extractable iron and manganese in soil and uptake by soybean. *Plant Soil*, 298:273-284.
- Peng, S.; Eissenstat, D. M.; Graham, J. H.; Williams, K. 1993. Growth depression in mycorrhizal citrus at high phosphorus supply: analysis of carbon costs. *Plant Physiology* 101:1063-1071.
- Picone, C. 2000. Diversity and abundance of arbuscular-mycorrhizal fungus spores in tropical forest and pasture. *Biotropica* 32:734–750.
- Powers, J.S.; Treseder, K.K.; Lerdau, M.T. 2005. Fine roots, arbuscular mycorrhizal hyphae and soil nutrients in four neotropical rain forests: patterns across large geographic distance. *New Phytologist* 165:913-921.

- Read, D.J. 1991. Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia* 47:376-390.
- Read, D.J.; Duckett J.G.; 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.
- Read, D.J.; Perez-Moreno, J. 2003. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems a journey towards relevance? *New Phytologist* 157:475-492.
- Redecker, D.; Kodner, R.; Graham, L.E. 2000. Glomalean fungi from the Ordovician. *Science* 289:1920–1921.
- Reinhardt, D.T.; Miller, R.M. 1990. Size class of root diameter and mycorrhizal fungal colonization in two temperate grassland communities. *New Phytologist* 116:129-136.
- Sanders, L.R.; Koide, R.T.; Shumway, D.L. 1995. Community level interactions between plant and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. In *Mycorrhiza: structure, function, molecular biology and biotechnology*. A. Arma and B. Hock (eds). Springer-Verlag. Berlin/Heidelberg p. 607-625.
- Saif, S. R. 1987. Growth responses of tropical forage plant species to vesicular-arbuscular mycorrhizae. *Plant and Soil* 97:25–35.
- Schüßler, A.; Schwarzott, D.; Walker, C. 2001. A new fungal phylum, the *Glomeromycota*: phylogeny and evolution. *Mycological Research* 105:1413–1421.
- Shah, MA; Reshi, ZA; Khasa, D. 2009. Arbuscular mycorrhizal status of some Kashmir Himalayan alien invasive plants. *Mycorrhizal* 20:67-72.
- Simon, L.; Bousquet, J.; Lévesque, R.C.; Lalonde, M. 1993. Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature* 363:67–69.
- Siqueira, J.O.; Colozzi-Filho, A.; Saggin-Junior, O.J. 1994. Efeito da inoculação de plântulas de cafeeiros com quantidades crescentes de esporos do fungo endomicorrízico *Gigaspora margarita*. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 29:875-883.
- Siqueira, J.O.; Carneiro, M.A.C.; Curi, N.; Rosado, S.C.S.; Davide, A.C. 1998. Mycorrhizal colonization and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in Southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management* 107:241-252.

- Siqueira, J.O.; Saggin-Junior, O.J. 2001. Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian native woody species. *Mycorrhizal* 11:245-255.
- Smith, F.A.; Smith, S.E. 1996. Mutualism and parasitism: diversity in functional and structure in the “arbuscular (va) mycorrhizal symbiosis. *Advances in Botanical Research* 22:1-43.
- Smith, S.E.; Read D.J. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*, 3rd edn. Elsevier and Academic, New York, London, Burlington, San Diego.
- Smith, F.A.; Grace, E.J.; Smith, S.E. 2009. More than a carbon economy: nutrient trade and ecological sustainability in facultative arbuscular mycorrhizal symbioses. *New Phytologist* 182:347-358.
- Souza, R.P.; Válio, I.F.M. 2001. Seed size, Seed germination, and seedling survival of brazilian tropical tree species differing in successional status. *Biotropica* 33: 447-457.
- St. John, T.V. 1980. Root size, root hairs and infection: a re-examination of Baylis’s hypothesis with tropical trees. *New Phytologist* 84 :483-487.
- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75: 2–16.
- Vandresen, J.; Nishidate FR; Torezan J.M.D; Zangaro W. 2007. Inoculação de fungos micorrízicos arbusculares e adubação na formação e pós-transplante de mudas de cinco espécies arbóreas nativas do sul do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 21:753-765.
- Zangaro, W.; Bononi, V.L.R.; Truffen, S.B. 2000. Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody specie in South Brazil. *Journal Tropical of Ecology* 16:603-622.
- Zangaro, W.; Andrade, G. 2002 Micorrizas arbusculares em espécies arbóreas nativas da bacia do rio Tibagi. In: Medri ME, Bianchini E, Pimenta JA, Shibata O (eds) *A bacia do rio Tibagi*. Edição dos editores, Londrina 171-210
- Zangaro, W.; Nisizaki, S.M.A.; Domingos, J.C.B.; Nakano, E.M. 2003. Mycorrhizal response and sucessional status in 80 woody species from south Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 19:315-324.
- Zangaro, W.; Nishidate, F.R.; Camargo, F.R.S.; Romagnoli, G.G.; Vandressen, J. 2005. Relationships among arbuscular mycorrhizal, root morphology and seedling growth of tropical native woody species in the southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 21:529-540.

- Zangaro, W.; Nishidate, F.R.; Vandresen, J.; Andrade, G.; Nogueira, M.A. 2007. Root mycorrhizal colonization and plant responsiveness are related to plasticity, soil fertility and successional status of native woody species in southern Brazil. *Journal of Tropical ecology* 23:53-62.
- Zangaro, W.; Assis, R.L.; Rostirola, L.V.; Souza, P.B.; Gonçalves, M.C.; Andrade, G.; Nogueira, M.A. 2008. Changes in arbuscular mycorrhizal associations and fine root traits in sites under plant successional phases in southern Brazil. *Mycorrhizal* 19: 37-45.
- Zangaro, W.; Torezan, J.M.D.; Andrade, G.; Nogueira, M.A. 2009. Influence of organic substrates dilution, arbuscular mycorrhizal fungi and different container volume on seedlings growth of *Heliocarpus americanus* L. (jagadeiro). *Restoration Ecology* (submitted).

**EFEITO DE DIFERENTES COMUNIDADES DE FUNGOS MICORRIZICOS  
ARBUSCULARES NO CRESCIMENTO DE PLANTAS NATIVAS PERTENCENTES  
AOS DIFERENTES GRUPOS ECOLÓGICOS DA SUCESSÃO**

**Mestrando: Luis Eduardo Azevedo Marques Lescano Orientador: Prof. Dr. Waldemar  
Zangaro**

**EFEITO DE DIFERENTES COMUNIDADES DE FUNGOS MICORRIZICOS  
ARBUSCULARES NO CRESCIMENTO DE PLANTAS NATIVAS PERTENCENTES  
AOS DIFERENTES GRUPOS ECOLÓGICOS DA SUCESSÃO**

**Mestrando: Luis Eduardo Azevedo Marques Lescano<sup>1</sup> Orientador: Prof. Dr. Waldemar  
Zangaro<sup>1</sup>**

**Resumo**

O objetivo desse estudo foi avaliar a resposta de nove espécies de plantas pertencentes a diferentes grupos ecológicos da sucessão quando inoculadas com comunidades de fungos micorrízicos arbusculares (FMA) provenientes de diferentes fases da sucessão. O experimento foi realizado em casa de vegetação com três espécies de gramíneas, três arbóreas pioneiras e três arbóreas tardias representando os diferentes grupos ecológicos da sucessão. As plantas cresceram em solos coletados em quatro áreas representando diferentes fases da sucessão vegetal, os quais foram esterilizados ou não. A colonização das raízes, a resposta das plantas (responsividade), a relação raiz:parte aérea, as características morfológicas das raízes e a concentração e o conteúdo nutrientes na parte aérea foram analisados após o período de crescimento que variou de 90 a 180 dias, de acordo com a espécie. A colonização das raízes e a responsividade foram mais elevadas entre as espécies de gramíneas e arbóreas pioneiras do que nas espécies arbóreas tardias. A formação da MA provocou forte depressão no crescimento da parte aérea das gramíneas. As raízes das espécies de gramíneas e arbóreas pioneiras quando comparadas com as arbóreas tardias, apresentaram maior comprimento total e específico, maior incidência e comprimento de pêlos absorventes, menor diâmetro e elevada colonização por FMA, quando comparadas com as espécies tardias. A formação da MA alterou a concentração e o conteúdo de nutrientes na parte aérea das gramíneas, arbóreas pioneiras e *L. muehlbergianus*, enquanto que nas arbóreas tardias, a influência dos FMA na concentração e conteúdo de nutrientes foi pequena.

**Palavras-chave:** Micorriza arbuscular. Depressão no crescimento. Sucessão vegetal.

**Abstract**

The aim of this work was to evaluate the response of nine plant species belonging to different ecological successional groups to communities of arbuscular mycorrhizal fungal (AMF) from different plant successional stages. The experiment was carried out in greenhouse with three gramineous species, three pioneer woody species, and three late successional woody species, which represent different ecological successional groups. Plants were grown in either sterilized or natural soil obtained from four sites representing different phases of the plant

---

<sup>1</sup>Departamento de Biologia Animal e Vegetal – CCB, Universidade Estadual de Londrina, Caixa Postal 6001, Londrina, PR- 86051-970.

succession. Root colonization, plant response (responsiveness), root:shoot ratio, root morphological traits, concentration and contents of nutrients in shoots were analyzed after a growth period of 90 to 180 days, depending on the plant species. The gramineous and pioneer species had greater mycorrhizal root colonization and responsiveness, more root total and specific length, greater incidence and length root hair, and smaller root diameter than the late successional species. The mycorrhizal status resulted in strong growth depression in the gramineous species. Moreover, mycorrhiza altered the concentration and content of nutrients in the shoots of gramineous, pioneer woody trees, and *L. muehlbergianus*. On the other hand, the mycorrhizal status influenced on both concentration and contents of nutrients in the late successional woody species was much less pronounced than observed for gramineous and pioneer woody species.

**Keywords:** Arbuscular mycorrhiza. Growth depression. Plant succession.

## 1 INTRODUÇÃO

A maioria das espécies de plantas em ecossistemas naturais tem suas raízes colonizadas por uma ampla variedade de fungos. Alguns são patogênicos, outros oportunistas, enquanto os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) têm sido classificados como mutualistas. A transferência de carbono da planta para o fungo e de nutrientes do solo para as raízes através das hifas dos FMA têm sido o critério utilizado para caracterizar a micorriza arbuscular (MA) como associação mutualística (Smith e Read 2008). Os FMA são simbiotes obrigatórios e têm os fotossintatos transferidos pela planta como única fonte de carbono, sendo incapazes de completarem seu ciclo de vida quando não estão colonizando as raízes. O principal benefício obtido pelas plantas através da formação micorrízica tem sido atribuído ao aumento da absorção de nutrientes, que geralmente resulta no aumento da taxa fotossintética e no maior desenvolvimento da parte aérea e da raiz (Smith e Read 2008; Kaschuk et al. 2009). No entanto, nem toda planta responde da mesma maneira aos FMA. Determinadas espécies de plantas quando colonizadas não apresentam respostas ou mostram depressão no crescimento (Klironomos 2003; Li et al. 2008).

A análise da relação custo-benefício da simbiose tem sido utilizada para explicar as diferentes respostas de crescimento da planta. Devido ao intenso metabolismo fúngico, necessário para manter a transferência de nutrientes para a planta, o crescimento, a respiração e as reservas de lipídeo dos FMA, estudos tem revelado que a planta pode transferir de 5% a 37% do carbono fixado através da fotossíntese para a manutenção do fungo na raiz (Peng et al. 1993; Nielsen et al. 1998; Lynch e Ho 2005; Smith e Read 2008). O

carbono alocado pela planta para a manutenção da associação nas raízes tem sido definido como custo da simbiose, enquanto que os nutrientes obtidos via MA, referido como benefício (Koide e Elliot 1989). Embora a MA tenha sido classificada como mutualística, Johnson et al. (1997), baseado nas diferentes respostas das plantas, propôs que as associações micorrízicas devem ser consideradas como simbioses que funcionalmente variam do mutualismo ao parasitismo, sendo classificada como relação de parasitismo para a planta quando o custo da associação, em termos de quantidade de carbono alocado para o FMA, excede os benefícios do aumento na absorção de nutrientes (Koide e Elliot 1989; Johnson et al. 1997) podendo conduzir à depressão no crescimento da planta.

A depressão no crescimento da parte aérea tem sido observada em combinações envolvendo diferentes espécies de plantas e fungos MA (Klironomos 2003), condições experimentais (Crush 1973; Koide 1985; Peng et al. 1993; Huang et al. 1996; Graham e Abbott 2000; Li et al. 2006; Li et al. 2008) e no início do desenvolvimento da planta (Janos 2007). A ausência de resposta e respostas de crescimento negativas em experimentos de casa de vegetação são motivadas essencialmente por: baixa luminosidade (Gehring 2003), alta disponibilidade de nutrientes (principalmente P) (Koide 1985; Graham et al. 1997; Nogueira e Cardoso 2006; Li et al. 2008), pequeno volume de substrato e alta densidade de planta (Bååth e Hayman 1984; Allsopp e Stock 1992; Vandresen et al. 2007). Nestas condições os custos associados com a manutenção da simbiose excedem o benefício, provocando a depressão no crescimento da parte aérea da planta micorrizada (Li et al. 2008), podendo esta ser transitória ou permanente. Depressões persistentes em baixa disponibilidade de P podem ocorrer se a espécie ou o isolado do FMA não for compatível com o hospedeiro (Graham e Abbott 2000).

O forte dreno de C imposto pelo fungo pode induzir também uma depressão temporária no crescimento da parte aérea de plântulas micorrizadas nas primeiras semanas de desenvolvimento, quando ainda dependem da reserva da semente para a obtenção de nutrientes minerais crescendo em solos com baixa disponibilidade de nutrientes (Bethlenfalvay et al. 1982; Koide 1985; Graham e Abbott 2000; Nogueira e Cardoso 2006). Nessa fase do desenvolvimento, os benefícios obtidos pela MA são menores que os custos da simbiose, porque a alta demanda de carbono para a manutenção da MA diminui a alocação de carbono para estruturas fotossintéticas, tornando o carbono um recurso limitante do crescimento da plântula (Janos 2007). Após o esgotamento da reserva da semente, em solos de baixa fertilidade os nutrientes passam a limitar o crescimento mais que o carbono e as

plantas micorrizadas são favorecidas pelo aumento na absorção de nutrientes via MA (Janos 2007).

Variações da resposta da planta à presença do FMA também estão relacionadas com o grupo ecológico da sucessão vegetal que a planta pertence. De acordo com resultados obtidos por Janos (1980a) para 28 espécies nativas de floresta tropical na Costa Rica e segundo Allen e Allen (1990) o grau de micotrofia e a resposta de crescimento das plantas diminuem ao longo da sucessão vegetal. Assim, nos ecossistemas tropicais as espécies menos dependentes da MA geralmente ocorrem com maior frequência nas áreas de início de sucessão e as mais dependentes são mais abundantes nos estádios finais, etapa que apresenta maior potencial de inóculo de MA no solo. Contrariando essa hipótese, resultados obtidos por Siqueira et al. (1998) e Zangaro et al. (2000) sugerem que a maioria das espécies que dominam as fases iniciais da sucessão apresentam grande crescimento e dependência micorrízica, enquanto as que compõem as fases tardias da sucessão são menos dependentes; e sustentam menor potencial de inóculo no solo (Zangaro et al. 2003).

Inóculos de FMA provenientes de diferentes fases da sucessão podem variar na eficiência com a qual promovem o crescimento da planta. Allen et al. (2003), em um experimento realizado a campo avaliaram a eficiência em promover o crescimento de plantas pioneiras e tardias de dois inóculos de FMA obtidos em uma área de início de sucessão e uma floresta madura. A hipótese sugerida no trabalho era que o inóculo proveniente da floresta madura, o qual apresenta maior diversidade de espécies comparada com inóculo da área inicial, fosse mais eficiente. No entanto, após dois anos de crescimento foi observada melhor eficiência dos FMA provenientes das áreas do início da sucessão, independente do grupo ecológico da sucessão que a espécie de planta pertencia. Diferentemente Allen et al. (2005) observaram que inóculos de floresta madura foram mais eficientes que inóculo coletados em área de início de sucessão.

Apesar da ocorrência dos FMA nos diversos ecossistemas tropicais e da maioria das plantas terem suas raízes colonizadas por esses fungos, ocorrem diferenças na porcentagem de colonização das raízes e nas respostas de crescimento das espécies ao longo da sucessão vegetal, devido ao alto custo da associação, em termos de carbono. Também deve-se considerar que a importância da associação MA para o estabelecimento e o crescimento das plantas pode variar com a espécie e as condições ambientais. O objetivo deste estudo foi comparar a resposta de espécies de plantas pertencentes a diferentes grupos ecológicos da sucessão (gramíneas, arbóreas pioneiras e arbóreas tardias) quando colonizadas

por comunidades de FMA provenientes de diferentes fases da sucessão. A hipótese do trabalho é que as espécies de plantas que dominam as fases iniciais tendem a apresentar maior resposta micorrízica e investimento nos FMA do que as espécies tardias, independentemente da origem do inóculo. Para a averiguação dessa hipótese foram comparadas a produção de biomassa da raiz e da parte aérea, a porcentagem de colonização das raízes, a concentração e o conteúdo total de nutrientes na parte aérea e as características morfológicas das raízes.

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 ESPÉCIES DE PLANTAS

Foram utilizadas nove espécies de plantas selecionadas de acordo com as fases da sucessão vegetal em que ocorrem. As gramíneas: *Brachiaria brizantha* (Hochst. ex A. Rich.) Stapf, *Paspalum notatum* Fluggé e *Panicum maximum* Jacq. representam as espécies que pertencem às fases iniciais da sucessão herbácea. Representando as espécies das fases iniciais da sucessão arbórea, as quais iniciam a estruturação da floresta, foram escolhidas as arbóreas pioneiras: *Cecropia pachystachya* Trécul, *Heliocarpus americanus* L. e *Solanum granuloso-leprosum* Dunal.. *Cabralea canjerana* Saldanha, *Hymenaea courbaril* L. e *Lonchocarpus muehlbergianus* Hassl. ocorrem nas fases mais tardias da sucessão e representam as espécies que ocorrem na floresta madura.

### 2.2 SOLOS

Para avaliar as respostas das plantas às comunidades de fungos MA, os solos nos quais as plantas cresceram no experimento foram coletados em quatro áreas pertencentes a diferentes fases da sucessão vegetal, localizadas próximas à cidade de Londrina, Paraná. De acordo com os locais de origem, os solos foram classificados como: Herbácea, Arbustiva, floresta Secundária e floresta Madura. O solo classificado como Herbácea foi coletado na cidade de Londrina, Paraná, Brasil (23°27'S, 51°15'W). O local da coleta é dominado pelas gramíneas *Cynodon* sp. e *Paspalum notatum* Fluggé e não havia ocorrência de espécies de porte arbustivo e arbóreo (Zangaro et al. 2008). Está área representa o estágio mais inicial da sucessão vegetal com solos degradados de baixa fertilidade. O local de coleta do solo Arbustiva está localizado próximo a cidade de Londrina, Paraná, Brasil

(23°21"S, 51°13"W). A vegetação presente no local estabeleceu-se naturalmente e representa um estágio sucessional mais avançado que a área de coleta do solo Herbácea. As espécies de plantas mais representativas na área arbustiva foram: a gramínea *Paspalum notatum* e outras espécies de gramíneas, e as arbóreas pioneiras *Cleome affinis* DC., *Solanum granuloso-leprosum* Dunal.

Coletas também foram realizadas em uma floresta secundária (23°26"S e 51°13"W) de aproximadamente 18 anos. A vegetação presente regenerou-se naturalmente, após 50 anos de uso inadequado que provocou a degradação do solo. As espécies arbóreas pioneiras e secundárias iniciais mais comuns na área são: *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan, *Croton floribundus* Spreng., *Parapiptadenia rígida* (Benth.) e *Tabernaemontana australis* (Müll. Arg.) Miers. Algumas espécies secundárias tardias jovens, tais como *Cedrela fissilis* Vell., estão presentes juntamente com plântulas de espécies clímax como *Trichilia elegans* A. Juss. e *Guarea kunthiana* A. Juss., enquanto o estrato herbáceo é dominado por espécies típicas de ambiente sombreado (Zangaro et al. 2008). O solo coletado nesse local foi denominado de floresta Secundária.

Para analisar a respostas das plantas às comunidades de fungo MA dos estádios mais tardios da sucessão vegetal, coletas foram realizadas em uma floresta madura primária localizada no Parque Estadual Mata dos Godoy (23°26"S, 51°14"W). A vegetação é classificada como semidecídua, apresenta estrutura e dossel complexos, com árvores alcançando até 40m de altura (Zangaro et al. 2008). As espécies arbóreas clímax mais comuns na área são *Actinostemom concolor* (Spreng.) Müll. Arg., *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg., *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl., *Cedrela fissilis* Vell., *Euterpe edulis* Mart., *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms, *Sorocea banplandii* (Baill.) Burg. Lanj. & Boer e as pertencentes aos gêneros *Trichilia* e *Guarea* (Zangaro et al. 2008). O solo coletado nesse local foi denominado floresta Madura.

### 2.3 MONTAGEM DO EXPERIMENTO

O experimento foi conduzido em duas casas de vegetação sob temperatura não controlada. A casa de vegetação onde as arbóreas pioneiras e tardias cresceram era coberta com tela sombrite que permitia a incidência de 50% da luz solar, enquanto a casa de vegetação onde as gramíneas permaneceram havia tela sombrite, com 75% de incidência de luz. As plantas cresceram em sacos de cultivo contendo 1500 cm<sup>3</sup> de solo com inóculo

original do campo ou fumigado com brometo de metila. As coletas de solo foram realizadas em quatro locais diferentes, sendo 10 pontos escolhidos aleatoriamente dentro de cada área, respeitando a profundidade de até 10 cm. Após a coleta, as amostras de solo de cada área foram peneiradas, em seguida homogeneizadas e os diferentes solos foram colocados em sacos de polietileno com capacidade para 1,5 kg. Os sacos de cultivos que foram fumigados com brometo receberam 100 mL de um filtrado do próprio solo original totalmente isento de propágulos dos fungos micorrizicos arbusculares, com o propósito de recompor a microflora presente no campo (grupo controle). As sementes das espécies de plantas foram lavadas com hipoclorito de sódio 1% e água destilada, e colocadas para germinar em areia esterilizada. Após a emergência das plântulas, uma única plântula foi transplantada para cada saco de cultivo, sendo utilizados sete repetições (plantas) por tratamento. O tempo de permanência das plantas nos sacos de cultivos variou de acordo com taxa de crescimento e a sobrevivência de cada espécie. As gramíneas permaneceram 90 dias, as arbóreas pioneiras 150 dias e as arbóreas tardias 180 dias. As plantas foram retiradas dos sacos de cultivo e as suas raízes foram lavadas cuidadosamente em água corrente para remover o solo que permanecia aderido. As arbóreas pioneiras nos solos de maior fertilidade foram desmontadas após 150 dias de crescimento, enquanto que no solo Herbácea a baixa disponibilidade de nutrientes limitou fortemente o desenvolvimento das plântulas e o tratamento teve que ser desmontado aos 90 dias.

Amostras de solo de cada local de coleta foram enviadas ao Instituto Agrônômico do Paraná para determinação das propriedades químicas. O carbono (C) foi extraído com  $2M Na_2Cr_2O_7 + 5M H_2SO_4$  e determinado por colorimetria; cálcio (Ca) e magnésio (Mg) foram extraídos com  $1M KCl$  e determinados por titulação; fósforo (P) foi extraído com Melich 1 e determinado por colorimetria, e potássio (K), extraído com Melich 1 e determinado por fotometria de chama. Nitrogênio (N) total foi determinado após digestão sulfúrica com elevação gradativa da temperatura em bloco digestor até  $350^{\circ}C$ . Após a destilação foi realizada titulação com  $H_2SO_4$  0,02 N na presença de solução indicadora. O pH do solo foi determinado em suspensão de solo com  $CaCl_2$  0,01 M na proporção 1:2,5 solo-solução. Os valores médios de pH e das concentrações dos nutrientes presentes em cada tipo de solo estão apresentados na Tabela 1.

**Tabela 1** – Média e desvio padrão dos valores de pH e concentrações de carbono (C), matéria orgânica (MO), nitrogênio (N), fósforo (P), hidrogênio mais alumínio (H+Al), cálcio (Ca), magnésio (MG), potássio (K), base total (BT), capacidade de troca catiônica (CTC) e saturação de base (SB) presente nos solos Herbácea, Arbustiva, Floresta Secundária e Floresta madura, no município de Londrina, Paraná.

	Herbácea	Arbustiva	Floresta Secundária	Floresta Madura
pH (CaCl <sub>2</sub> )	5,30±0,10	6,13±0,45	5,60±0,17	5,28±0,19
C (g dm <sup>3</sup> )	8,16±0,92	51,4±5,83	50,5±6,63	50,4±6,80
MO (g dm <sup>3</sup> )	42,3±1,64	103±14,8	104±9,51	110±12,6
N (mg g <sup>-1</sup> )	0,75±0,12	3,34±0,39	4,38±0,47	5,01±0,62
P (mg dm <sup>3</sup> )	1,56±0,20	10,9±2,36	4,50±0,28	4,43±0,38
H+Al (cmol <sub>c</sub> dm <sup>3</sup> )	3,66±0,17	3,41±0,95	4,97±0,68	4,56±0,71
Ca (cmol <sub>c</sub> dm <sup>3</sup> )	1,79±0,14	13,4±1,46	12,0±1,61	7,60±0,77
Mg (cmol <sub>c</sub> dm <sup>3</sup> )	1,94±0,09	4,19±0,29	4,18±0,12	2,87±0,31
K (cmol <sub>c</sub> dm <sup>3</sup> )	0,29±0,05	0,89±0,31	0,67±0,14	0,44±0,09
BT (cmol <sub>c</sub> dm <sup>3</sup> )	4,02±0,24	18,5±1,65	17,2±0,98	10,9±0,63
CTC (cmol <sub>c</sub> dm <sup>3</sup> )	7,70±0,24	21,8±0,71	21,7±0,71	15,2±1,51
SB (%)	55,2±1,54	83,1±4,39	78,0±3,28	64±4,72

#### 2.4 ANÁLISE DA PARTE AÉREA

Durante o crescimento das plântulas, mensalmente foram obtidos os parâmetros relacionados com altura e sobrevivência. As medidas de altura foram tomadas a partir do nível do solo até a gema apical, com auxílio de uma régua. Para obtenção da massa seca, a parte aérea das plantas permaneceram em estufa a 65oC até atingir peso constante. Com os valores da massa seca da parte aérea foi calculado o grau de resposta (responsividade) das espécies na presença das micorrizas arbusculares da seguinte maneira: diferença entre os valores de massa seca da parte aérea das plantas micorrizadas e a massa seca da parte aérea das plantas não micorrizadas, e em seguida esse valor é dividido pela massa seca da parte aérea da planta micorrizada. Finalmente, multiplica-se esse resultado por 100. O valor da

responsividade foi expressa como sendo a porcentagem da biomassa seca das plantas inoculadas (Plenchette et al. 1983). Com a biomassa seca, foi determinada a razão raiz:parte aérea, que expressa as diferenças na alocação de carbono para a parte aérea e as raízes, e a contribuição de cada sistema para a formação da planta.

As concentrações de micro e macro nutrientes no tecido das folhas foram determinadas no Laboratório de Análises Químicas de Solo e Tecido Vegetal do Instituto Agrônômico do Paraná, Londrina, Paraná. Com os dados da concentração destes minerais na parte aérea e a biomassa seca foi calculado o conteúdo (acúmulo) de minerais na parte aérea das plantas, multiplicando os valores da massa seca da parte aérea pela concentração do nutriente.

## 2.5 ANÁLISE DAS RAÍZES

A biomassa fresca e seca das raízes finas foram determinadas nos diferentes tratamentos. Para obtenção da biomassa seca, as raízes foram colocadas separadamente em sacos de papel e secas em estufa à 65°C, até atingir o peso constante.

Para análise das características morfológicas, 1 g de raízes de cada espécie de planta foi coletada dos diferentes tratamento e fixadas em FAA (5 ml de formol, 5 ml de ácido acético e 90 ml de álcool 70%). O comprimento total (m) foi determinado pelo método de interseção de linhas, descrito por Tennant (1975). O comprimento específico da raiz ( $m\ g^{-1}$ ) foi calculado através da divisão do comprimento total da raiz, em metros, pela biomassa seca da raiz, em gramas. O diâmetro da raiz foi determinado em segmentos que continham a coifa, sendo que as medidas foram tomadas a 0,5 mm da coifa, utilizando-se microscópio óptico e lente micrométrica com aumento de 200x (Manjunath e Habte 1992). O comprimento dos pêlos absorventes foi determinado de maneira aleatória nos pêlos inteiros nos diversos segmentos das raízes. Para as medidas utilizou-se microscópio óptico e lente micrométrica com aumento de 100x. A incidência de pêlos absorventes foi determinada em placas de Petri riscadas, a partir da presença e ausência em 100 segmentos de raízes escolhidos de maneira aleatória, com o auxílio de microscópio estereoscópico (Zangaro et al. 2005, 2007).

Para estimar a colonização micorrízica, as raízes utilizadas para determinação das características morfológicas foram clarificadas em KOH 10%, acidificadas com HCl 1%, lavadas em água corrente e coradas com azul de tripano 0,05% em solução de lactoglicerol (Phillips e Hayman 1970). Segmentos de raízes finas com 1 cm de comprimento,

previamente coradas, foram usados para determinar o total de colonização micorrízica, utilizando o método de quadrantes, descrito por Giovannetti e Moose (1980).

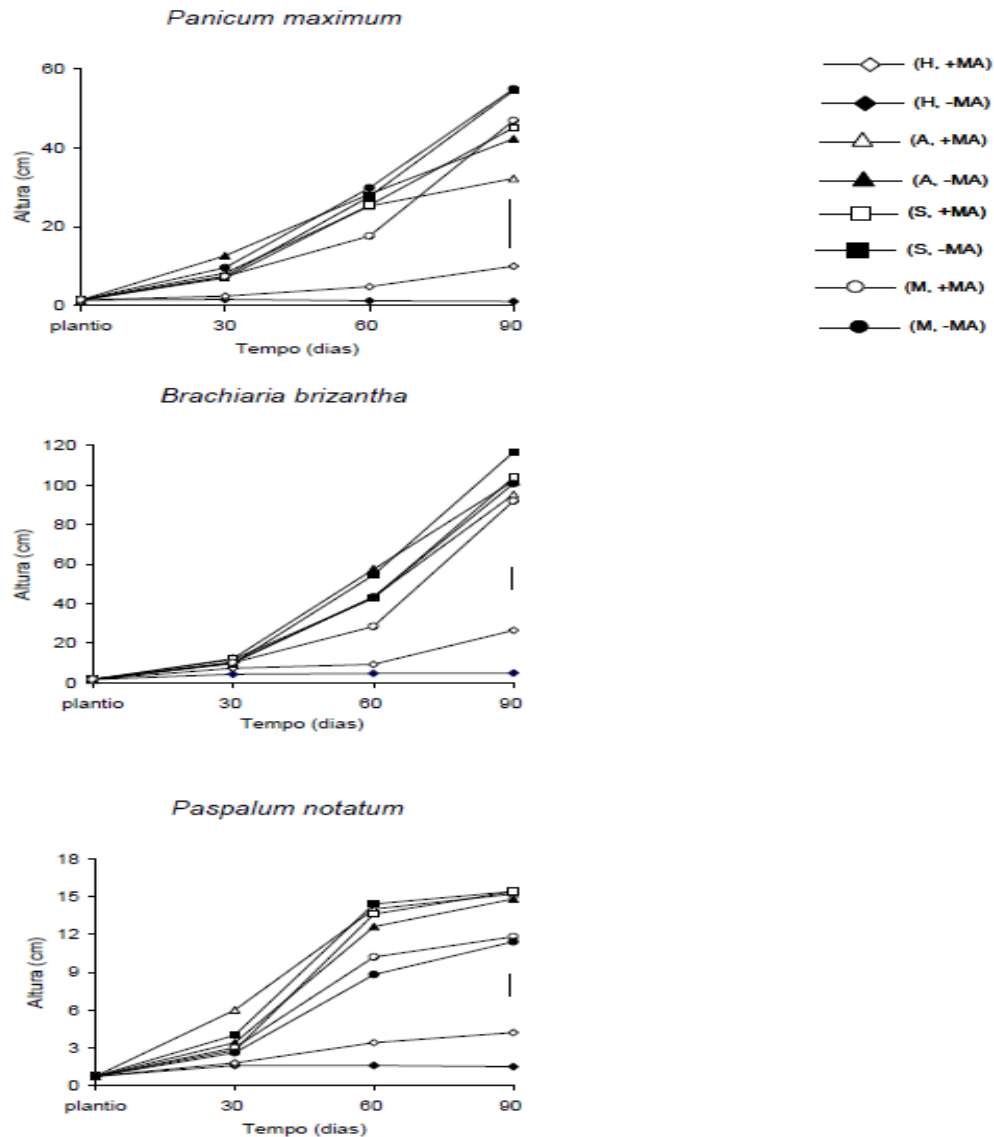
## 2.6 ANÁLISE ESTATÍSTICA

O programa Statistic 6.0 foi utilizado para realizar as análises estatísticas dos resultados obtidos no experimento. Os dados foram testados para a distribuição normal através do teste Kolmogorov-Smirnov. Os dados de incidência de pêlos absorventes e colonização das raízes, os quais são apresentados na forma de porcentagem foram transformados para arco-seno da raiz quadrada. Em seguida todos os dados foram submetidos à análise de variância com aplicação do teste ANOVA. Constatado efeito significativo as médias obtidas nos tratamentos foram comparadas pelo teste Tukey ao nível de significância de 5%.

## 3 RESULTADOS

O solo da área Herbácea apresentou o menor nível de fertilidade em relação aos demais solos (Tabela 1). Com exceção do P da área Arbustiva, que foi pelo menos o dobro do observado nas florestas secundárias e maduras, os demais nutrientes não apresentaram diferença entre os solos Arbustiva, floresta Secundária e floresta Madura.

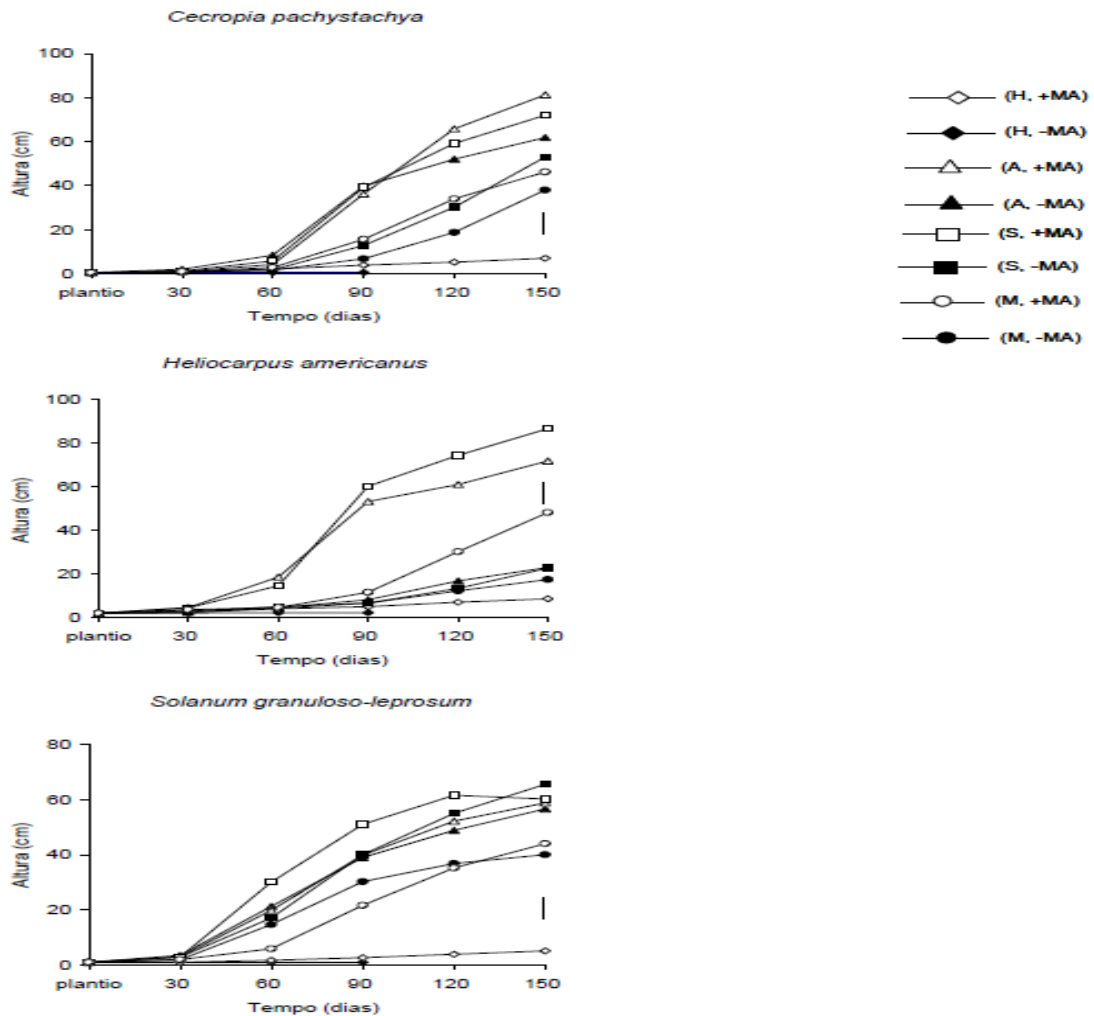
Com exceção de *P. notatum* no solo Arbustiva, as gramíneas nos solos Arbustiva, floresta Secundária e floresta Madura na presença dos FMA apresentaram menores valores de altura, respondendo de maneira negativa à presença do simbiote (Figura 1). No solo Herbácea, a altura das gramíneas foi significativamente menor do que nos demais solos. Neste solo, a altura das gramíneas foi maior na presença do que na ausência dos FMA, apresentando resposta de crescimento positiva (Figura 1).



**Figura 1** – Altura de *Panicum maximum*, *Brachiaria brizantha* e *Paspalum notatum* crescidas nos solos Herbácea (H), Arbustiva (A), floresta Secundária (S) e floresta Madura (M) na presença (+MA) e ausência (-MA) de fungo micorrízico arbuscular. Losango cheio representa o solo Herbácea (-MA), losango vazio representa o solo Herbácea (+MA), triângulo cheio representa o solo Arbustiva (-MA), triângulo vazio representa o solo Arbustiva (+MA), quadrado cheio representa o solo floresta Secundária (-MA), quadrado vazio representa o solo floresta Secundária (+MA), círculo cheio representa o solo floresta Madura (-MA) e círculo vazio representa o solo floresta Madura (+MA). Barra vertical indica o valor da DMS (distância mínima significativa).

As plantas das arbóreas pioneiras apresentaram tendência de aumento na altura quando cresceram na presença do FMA comparadas com plantas que cresceram na ausência do fungo (Figura 2). A altura de *S. granuloso-leprosum* na presença de FMA oriundos da floresta madura, após 60 dias de crescimento, foi menor do que na ausência dos FMA, após 120 dias essa diferença desapareceu e com 150 dias as plantas crescendo na

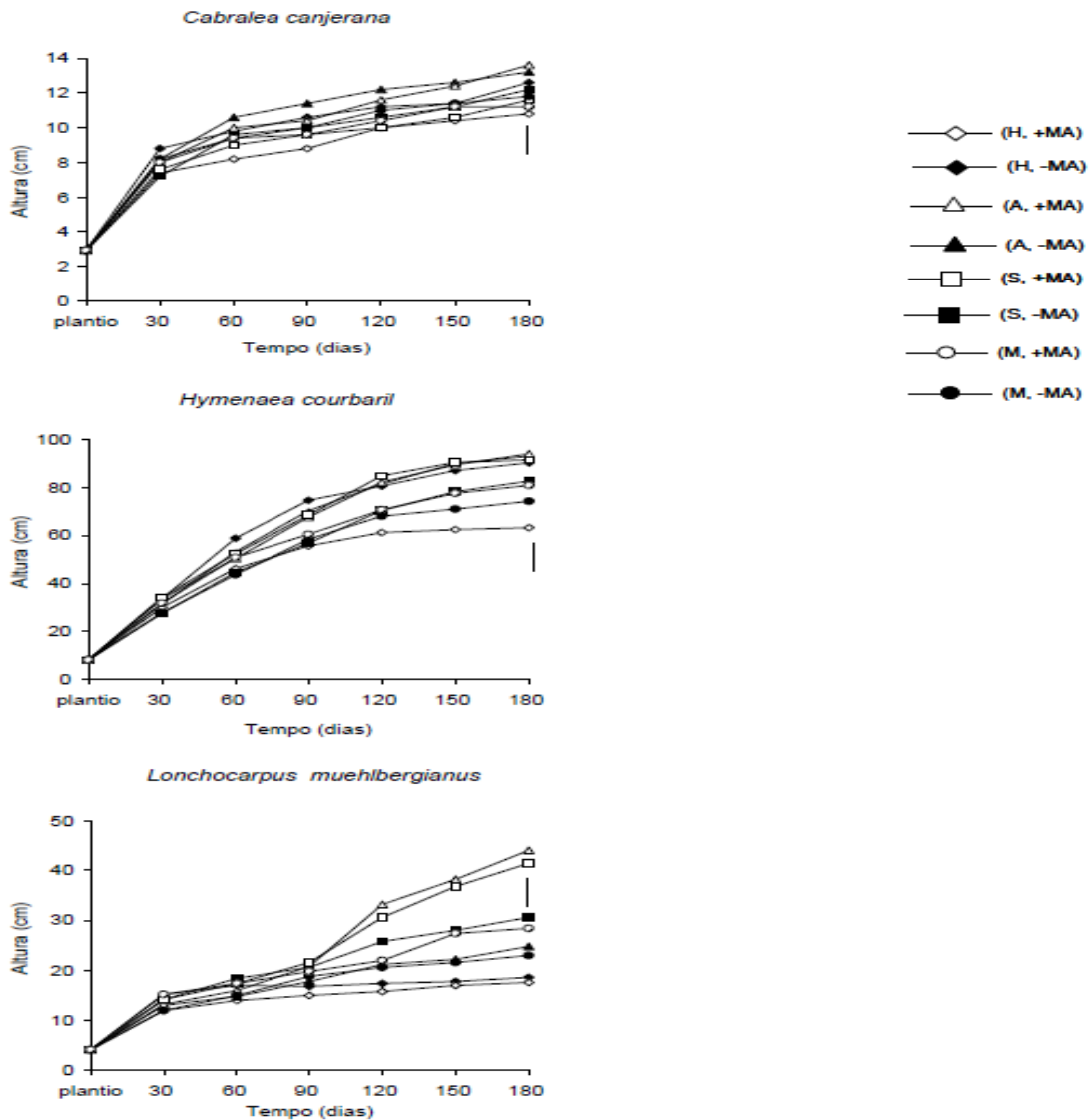
presença de FMA apresentavam maior valor de altura, assim uma pequena depressão temporária no crescimento foi observada nas plantas micorrizadas. No solo das Herbáceas a altura de *H. americanus*, *C. pachystachya* e *S. granuloso-leprosum* foi menor do que nos demais solos na presença e na ausência do FMA (Figura 2).



**Figura 2** – Altura de *Cecropia pachysachya*, *Heliocarpus americanus* e *Solanum granuloso-leprosum* crescidas nos solos Herbácea (H), Arbustiva (A), floresta Secundária (S) e floresta Madura (M) na presença (+MA) e ausência (-MA) de fungo micorrízico arbuscular. Losango cheio representa o solo Herbácea (-MA), losango vazio representa o solo Herbácea (+MA), triangulo cheio representa o solo Arbustiva (-MA), triangulo vazio representa o solo Arbustiva (+MA), quadrado cheio representa o solo floresta Secundária (-MA), quadrado vazio representa o solo floresta Secundária (+MA), circulo cheio representa o solo floresta Madura (-MA) e circulo vazio representa o solo floresta Madura (+MA). Barra vertical indica o valor da DMS (distância mínima significativa).

Entre as espécies tardias, para *C. canjerana* e *H. courbaril* não houve tendência de aumento na altura das plantas crescendo na presença do FMA quando comparadas com as plantas que cresceram sem FMA nos quatros tipos de solo. A arbórea

tardia *L. muehlbergianus* apresentou a tendência de aumento na altura da parte aérea nos solos Arbustivas, floresta Secundária e floresta Madura (Figura 3), enquanto que no solo Herbácea não houve diferença na altura entre as plantas crescendo na presença e ausência do FMA (Figura 3).



**Figura 3** – Altura de *Cabralea canjerana*, *Hymenaea courbaril* e *Lonchocarpus muehlbergianus* crescidas nos solos Herbácea (H), Arbustiva (A), floresta Secundária (S) e floresta Madura (M) na presença (+MA) e ausência (-MA) de fungo micorrízico arbuscular. Losango cheio representa o solo Herbácea (-MA), losango vazio representa o solo Herbácea (+MA), triângulo cheio representa o solo Arbustiva (-MA), triângulo vazio representa o solo Arbustiva (+MA), quadrado cheio representa o solo floresta Secundária (-MA), quadrado vazio representa o solo floresta Secundária (+MA), círculo cheio representa o solo floresta Madura (-MA) e círculo vazio representa o solo floresta Madura (+MA). Barra vertical indica o valor da DMS (distância mínima significativa).

A massa seca da parte aérea e da raiz (tabela 2) foram significativamente menores nas gramíneas que cresceram no solo de baixa fertilidade (Herbácea) na ausência do FMA do que na presença dos simbiontes, demonstrando alta responsividade. As gramíneas não apresentaram crescimento no solo Herbácea na ausência dos FMA e seguiam uma tendência de morte se tivessem permanecido por mais tempo na casa de vegetação. Nos solos Arbustiva e floresta Secundária as três espécies de gramíneas apresentaram menor valor de massa seca da parte aérea na presença dos FMA, apresentando responsividade negativa, enquanto no solo floresta Madura *P. maximum* e *B. brizantha* micorrizadas apresentaram menor produção de massa seca da parte aérea. Os valores de massa seca da raiz de *P. maximum* na presença dos FMA foi menor nos solos Arbustiva e floresta Secundária. Nos solos florestas Secundária e Madura os valores de massa seca da raiz de *B. brizantha* foram menores nas plantas micorrizadas. A colonização das raízes foi elevada em todos os solos.

As arbóreas pioneiras que cresceram no solo Herbácea na presença dos FMA apresentaram massa seca da parte aérea e da raiz significativamente maior do que na ausência dos FMA, apresentando elevada responsividade. Assim como as gramíneas, as espécies arbóreas pioneiras também não cresceram no solo Herbácea e seguiram tendência de morte neste solo. As arbóreas pioneiras que cresceram na presença dos FMA nos solos Arbustiva, floresta Secundária e floresta Madura apresentaram a produção de massa seca da parte aérea significativamente maior, na maioria dos tratamentos, do que aquelas espécies crescidas na ausência dos FMA, apresentando responsividade positiva. *H. americanus* apresentou elevada responsividade nos quatro tipos de solos, *C. pachystachya* apresentou resposta moderada (Arbustiva e floresta Secundária) a baixa (floresta Madura), enquanto a resposta de *S. granulatum-leprosum* variou de baixa (Arbustiva) a bem baixa (florestas Secundária e Madura). A colonização das raízes das espécies arbóreas pioneiras foi elevada em todos os tipos de solo.

Entre as arbóreas tardias, *C. canjerana* e *H. courbaril* apresentaram baixa resposta à presença dos FMA em qualquer tipo de solo utilizado, refletindo baixa responsividade dessas espécies (tabela 2). A colonização das raízes por FMA foram baixas em *C. canjerana* e extremamente baixa em *H. courbaril*. *L. muehlbergianus* apresentou resposta positiva à presença do fungo MA na formação de biomassa seca da parte aérea e da raiz em todos os tipos de solo, sendo que a responsividade e a colonização por FMA foram mais elevadas nos solos Arbustiva, floresta Secundária e floresta Madura do que no solo Herbácea.

**Tabela 2** – Média e desvio padrão da massa seca da parte aérea, massa seca da raiz, razão raiz:parte aérea, responsividade e colonização das raízes por FMA de gramíneas, arbóreas pioneiras e tardias, crescidas em diferentes solos na presença (+MA) e ausência (-MA) de fungos micorrízicos arbusculares. Médias seguidas de diferentes letras indicam diferença significativa pelo teste de Tukey a 5% dentro do mesmo solo.

Tipo de solo	MA	Massa seca da parte aérea (g)	Massa seca da raiz (g)	Razão raiz: parte aérea (g g <sup>-1</sup> )	Responsividade (%)	Colonização por FMA (%)
<i>Panicum maximum</i>						
Herbáceas	-MA	0,007±0,004a	0,007±0,003b	1,41±0,5a	98,3±1a	96±2a
	+MA	0,413 ±0,09b	0,34±0,11a	0,8±0,1b		
Arbustivas	-MA	23,5±3a	24,7±11a	1±0,4a	-56,8±10b	98,4±2*
	+MA	9,9±1b	8,5±1b	0,81±0,1a		
Floresta secundária	-MA	21,8±3a	11,8±3a	0,58±0,1a	-58,6±7b	95,6±2a
	+MA	8,9±1b	5±0,8b	0,57±0,1a		
Floresta madura	-MA	20,4±4a	7,3±1a	0,36±0,06b	-64,3±9b	97,6±2a
	+MA	7,±1b	4,4±0,5b	0,65±0,1a		
<i>Brachiaria brizantha</i>						
Herbáceas	-MA	0,14±0,05b	0,13±0,07b	0,91±0,4a	82,2±4a	94,8±4a
	+MA	0,79±0,09a	0,5±0,09a	0,58±0,1a		
Arbustivas	-MA	27,8±4a	10,5±5a	0,36±0,1a	-46,3±18b	98±2a
	+MA	14±3b	7,3±2a	0,52±0,1a		
Floresta secundária	-MA	21,9±2a	7,9±1a	0,36±0,05b	-41,8±5b	95,6±4a
	+MA	12,6±0,73b	5,9±0,4b	0,47±0,06a		
Floresta madura	-MA	18,5±5a	4,8±1a	0,26±0,04b	-46,4±15b	92,8±9a
	+MA	8,7±1b	4±1a	0,47±0,1a		
<i>Paspalum notatum</i>						
Herbáceas	-MA	0,01±0,004b	0,03±0,009b	1,7±0,7a	89,2±2a	94,4±4b
	+MA	0,16±0,07a	0,13±0,09a	0,71±0,2b		
Arbustivas	-MA	9,9±3a	3,7±1a	0,8±0,07a	-45,9±12c	98±2a
	+MA	5±0,7b	3±0,8a	0,63±0,2a		
Floresta secundária	-MA	6,8±1a	2,8±0,8a	0,403±0,06a	-7,5±17b	97,6±1ab
	+MA	6±0,6a	2,3±0,5a	0,37±0,05a		
Floresta madura	-MA	4,6±1a	1,5±0,7a	0,37±0,06a	-0,22±17b	90,8±3b
	+MA	4,5±0,3a	1,9±0,5a	0,44±0,08a		
<i>Heliocarpus americanus</i>						
Herbáceas	-MA	0,003±0,002b	0,004±0,002b	1,5±0a	95,2±3a	91,2±5a
	+MA	0,07±0,04a	0,03±0,02a	0,39±0,2b		
Arbustivas	-MA	0,61±0,6b	0,22±0,2b	0,31±0,08a	90,3±11a	94,8±2a
	+MA	7,4±2a	2,6±1a	0,34±0,06a		
Floresta secundária	-MA	0,63±0,4b	0,09±0,03b	0,21±0,1a	91,3±6a	94,8±3a
	+MA	7,4±0,7a	1,9±0,3a	0,26±0,03a		
Floresta madura	-MA	0,33±0,1b	0,08±0,04b	0,26±0,03a	85,5±8a	89,2±2a
	+MA	2,5±0,7a	0,89±0,4a	0,34±0,10a		

Tabela 2 – cont.

		<i>Cecropia pachystachya</i>				
Herbáceas	-MA	0,01±0,06b	0,03±0,01b	2,4±0,4a		
	+MA	0,21±0,03a	0,19±0,04a	0,91±0,1b	94,9±4a	95,6±3a
Arbustivas	-MA	4,4±0,7b	2,2±0,3a	0,36±0,1a		
	+MA	10,7±1a	3,9±1a	0,51±0,09a	58,6±23b	98,4±1a
Floresta secundária	-MA	3,3±1b	1,2±0,5b	0,365±0,09b		
	+MA	5,7±1a	2,4±0,4a	0,41±0,04a	41,9±23b	99,2±1a
Floresta madura	-MA	2,3±1a	0,89±0,6a	0,36±0,07a		
	+MA	3,1±0,7a	1,3±0,1a	0,44±0,09a	24,1±10b	93,6±1a
		<i>Solanum granuloso-leprosum</i>				
Herbáceas	-MA	0,026±0,02b	0,03±0,02b	1,2±0,23a		
	+MA	0,12±0,04a	0,09±0,02a	0,68±0,08b	77,9±16a	92,8±5a
Arbustivas	-MA	3,6±0,2b	1,5±0,1b	0,72±0,1a		
	+MA	4,9±1a	3,5±1,09a	0,42±0,03b	24,2±17b	96±2a
Floresta secundária	-MA	3,8±0,4a	0,87±0,6b	0,49±0,09a		
	+MA	4±0,4a	1,9±0,4a	0,24±0,1b	4,1±16b	97,6±2a
Floresta madura	-MA	2,84±0,5a	1,3±0,2a	0,63±0,1a		
	+MA	2,63±0,2a	1,8±0,5a	0,48±0,07a	9,8±21b	92,8±3a
		<i>Cabralea canjerana</i>				
Herbáceas	-MA	0,51±0,1a	0,38±0,1a	0,83±0,09a		
	+MA	0,39±0,1a	0,35±0,07a	0,98±0,2a	-14,4±34a	15,6±9a
Arbustivas	-MA	0,46±0,09a	0,42±0,1a	0,91±0,1a		
	+MA	0,56±0,2a	0,39±0,1a	0,69±0,1b	9,9±42a	14±3a
Floresta secundária	-MA	0,36±0,06a	0,33±0,06a	0,91±0,1a		
	+MA	0,33±0,1a	0,29±0,06a	1±0,4a	-7,5±28a	18,8±3a
Floresta madura	-MA	0,42±0,1a	0,36±0,1a	0,91±0,06a		
	+MA	0,4±0,1a	0,36±0,2a	0,9±0,2a	-6,5±23a	10,4±3
		<i>Hymenaea courbaril</i>				
Herbáceas	-MA	8,2±0,8a	3,5±0,6a	0,42±0,07a		
	+MA	6,3±0,9b	2±0,7b	0,32±0,1a	-22,8±11a	8,4±3a
Arbustivas	-MA	11,3±2a	2,4±0,2a	0,23±0,05a		
	+MA	9,8±1a	2,1±0,4a	0,22±0,05a	-10,9±28a	5,6±3ab
Floresta secundária	-MA	9±3a	1,5±0,5a	0,17±0,2a		
	+MA	9,8±1a	1,8±0,2a	0,19±0,06a	7,8±3a	3,6±3ab
Floresta madura	-MA	8,2±1a	1,9±0,09a	0,23±0,05a		
	+MA	9,4±0,9a	2,8±0,4b	0,31±0,07a	11,2±2a	2±2b
		<i>Lonchocarpus muehlbergianus</i>				
Herbáceas	-MA	1,1±0,4a	2,1±0,7a	1,9±0,5a		
	+MA	1,3±0,4a	3,2±0,8a	2,5±0,5a	14,3±27b	24,4±19a
Arbustivas	-MA	2,5±0,6b	2,9±0,8b	1,2±0,3a		
	+MA	8,2±2a	6,5±2a	0,79±0,08b	67,6±10a	15,4±6a
Floresta secundária	-MA	2,9±0,6b	3,2±1a	1±0,4a		
	+MA	7,5±1a	4,3±2a	0,51±0,2b	60,5±11a	12±3a
Floresta madura	-MA	2,3±0,7b	3±1b	1,3±0,4a		
	+MA	4,8±1a	5,4±2a	1±0,4a	46,7±33ab	11,6±2a

A razão raiz:parte aérea de *Panicum maximum*, *Paspalum notatum* e das arbóreas pioneiras foi significativamente mais elevada nas plantas crescidas em solo Herbácea, na ausência dos FMA, enquanto que para as arbóreas tardias não apresentaram

diferenças entre as plantas crescendo na presença e na ausência do fungo neste solo (Tabela 2). Nos tratamentos solo Arbustiva, floresta Secundária e floresta Madura a relação raiz:parte aérea geralmente foi mais elevada nas espécies de gramíneas na presença dos fungos MA. Este comportamento também ocorreu nas arbóreas pioneiras *H. americanus* e *C. pachystachya*. Para *S. granuloso-leprosum* a presença dos FMA contribuiu para a diminuição da relação raiz:parte aérea em todos os solos.

Nas características morfológicas das raízes, as gramíneas, as arbóreas pioneiras e as arbóreas tardias apresentam grandes variações de acordo com o tipo de solo e a presença e ausência dos FMA (tabela 3). As espécies arbóreas tardias, quando comparadas com as gramíneas e as arbóreas pioneiras apresentaram raízes menos compridas, menor comprimento específico, diâmetro de raiz fina mais elevado, menor porcentagem de cobertura de pêlos absorvente e pêlos mais curtos. O comprimento total da raiz nas gramíneas e arbóreas pioneiras foi aumentado significativamente em solo Herbácea, na presença dos FMA, enquanto que nas espécies tardias, o comprimento da raiz não foi alterado em *C. canjerana* e *L. muehlbergianus*; e em *H. courbaril* a micorrização diminuiu o comprimento da raiz. No solo Arbustiva, as três espécies de gramíneas apresentaram significativa diminuição do comprimento da raiz, na presença dos FMA. No solo floresta Secundária a micorrização reduziu o comprimento da raiz de *P. maximum* e *P. notatum* e no solo floresta Madura *P. maximum* apresentou menor comprimento na presença dos FMA. Em contraste, entre as arbóreas pioneiras a presença dos FMA promoveu o aumento significativo do comprimento da raiz de *H. americanus* em todos os solos e *C. pachystachya* nos solos floresta Secundária e floresta Madura. Em *S. granuloso-leprosum* MA deprimiu o crescimento da raiz nestes tipos de solos. De modo geral, nas espécies tardias o comprimento não foi alterado na presença do FMA, com exceção de *L. muehlbergianus* que apresentou significativa redução no comprimento total da raiz na presença dos FMA.

O comprimento específico das raízes das gramíneas na presença dos FMA (Tabela 3) apresentou tendência de diminuição para *P. maximum* nos quatro tipos de solos, *B. brizantha* nos solos Herbácea, Arbustiva e floresta Madura e *P. notatum* nos solos Herbácea, floresta Secundária e floresta Madura. Entre arbóreas pioneiras, este comportamento foi observado para *H. americanus* nos solos Arbustiva, floresta Secundária e floresta Madura, *C. pachystachya* nos solos floresta Secundária e floresta Madura e para *S. granuloso-leprosum* apenas no solo floresta Madura. No solo Herbácea a micorrização aumentou o comprimento específico da raiz das três espécies arbóreas pioneiras. Nas arbóreas tardias a presença dos

FMA aumentou o comprimento específico de *C. canjerana* e *L. muehlbergianus* no solo Herbácea.

**Tabela 3** – Média e desvio padrão do comprimento total, comprimento específico, diâmetro da raiz, incidência de pêlos absorventes e comprimento de pêlos absorvente de gramíneas, arbóreas pioneiras e tardias, crescidas nos diferentes solos na presença (+MA) e ausência (-MA) de fungo micorrízico arbuscular. Médias seguidas de diferentes letras indicam diferença significativa dentro do mesmo solo pelo teste de Tukey a 5%.

Tipos de solo	MA	Comprimento total da raiz (m)	Comprimento específico da raiz (m g <sup>-1</sup> )	Diâmetro da raiz (µm)	Incidência de pêlos absorventes (%)	Comprimento de pêlos absorventes (µm)
<i>Panicum maximum</i>						
Herbáceas	-MA	11,9±5b	361,5±394a	131±49b	91,3±2a	948±220a
	+MA	73,5±34a	217±210a	180±55a	88±3a	497,7±188b
Arbustivas	-MA	3095,4±1629a	140,9±79a	137,7±50a	90,7±3a	891,7±176a
	+MA	927,1±210b	111,7±23a	158,3±38a	84,7±6a	501±110b
Floresta secundária	-MA	2641,9±1208a	236,4±106a	136,3±29a	86±2a	526,7±142a
	+MA	959,1±187b	192±45a	78,6±43a	72±2b	434,3±156a
Floresta madura	-MA	2228,8±105a	309,3±125a	122,7±51a	82±2a	572,7±123a
	+MA	514,6±361b	127,3±98b	146±37a	74,7±3b	523,3±116a
<i>Brachiaria brizantha</i>						
Herbáceas	-MA	2,39±1b	197,6±61a	142,7±53a	88±3a	1276,7±416a
	+MA	44,6±26a	96,8±53b	171,7±59a	78,7±8a	1233±1258
Arbustivas	-MA	1101,2±286a	129,8±66a	154,3±60a	72±8b	1186±374a
	+MA	458±197b	72,7±43a	163,3±92a	82±1a	1020,3±398a
Floresta secundária	-MA	698±288a	90,8±39a	119±27b	86±4a	1042,3±397a
	+MA	842,3±300a	143±48a	178,7±52a	77,3±4a	421±108b
Floresta madura	-MA	702,9±284a	213,7±81a	154±45a	73,3±14a	325±89a
	+MA	1009,9±422a	171,2±67a	158±54a	80,7±6a	309,4±111a
<i>Paspalum notatum</i>						
Herbáceas	-MA	6,03±2a	235,4±100a	142,7±53a	90,7±1a	469,3±67a
	+MA	15,9±13a	123,2±46a	171,7±59a	85,3±3b	305,7±78b
Arbustivas	-MA	655,8±316a	190,6±105a	154,4±61a	68,7±9a	497,7±88a
	+MA	372,5±179a	215,8±179a	163,3±92a	83,3±7b	700±161a
Floresta secundária	-MA	906,1±468a	358,8±225a	119±27b	78±10a	556,7±113a
	+MA	385±148b	168,2±54a	178,7±53a	43,3±8b	394±96b
Floresta madura	-MA	379,7±28,5a	271,7±143a	154±45a	56±12a	556±117a
	+MA	405,3±66a	226,4±86a	158±54a	44±15a	380±77b
<i>Heliocarpus americanus</i>						
Herbáceas	-MA	0,04±0.01b	11,6±5b	195±38b	82,7±8a	262,3±47a
	+MA	3,44±2a	121,6±84a	235,7±22a	54,7±6b	185,3±68b
Arbustivas	-MA	61,1±6,7b	234,4±91a	215,3±41b	52,7±8b	237,4±55a
	+MA	283±119a	127,4±71a	275,3±93a	81,3±2a	255,7±46a
Floresta secundária	-MA	57±5,1b	866,7±70a	205±31b	57,3±16b	195,3±33a
	+MA	265,4±53a	145,8±50b	278±60a	76±10a	144±33a
Floresta madura	-MA	21,7±10b	264±75a	248,7±67a	53,3±6a	211±43
	+MA	129,5±48a	162,5±60a	276,7±69a	57,3±14a	197,7±45

Tabela 3 – cont.

Tipos de solo	MA	Comprimento total da raiz (m)	Comprimento específico da raiz (m g <sup>-1</sup> )	Diâmetro da raiz (µm)	Incidência de pêlos absorventes (%)	Comprimento de pêlos bsorventes (µm)
<i>Cecropia pachystachya</i>						
Herbáceas	-MA	0,09±0,01b	4,89±1b	223±38b	94,3±8a	528,7±69a
	+MA	17,2±4a	95,3±22a	269±38a	90,7±4a	401,7±96b
Arbustivas	-MA	259,6±32a	72±24a	290,3±80a	96±3,46a	423±68a
	+MA	176,5±24a	79,8±12a	278,1±75a	94±6*	226,7±59b
Floresta secundária	-MA	119,2±28b	122±76a	290,7±59a	98±2a	577,7±126a
	+MA	238,7±96a	102±40a	290±59a	76,7±7b	477,3±96a
Floresta madura	-MA	122,8±33a	189,2±112a	247±49a	99,3±1a	552,3±84a
	+MA	164,8±63a	125,1±46a	252,7±78a	90±0b	423±55b
<i>Solanum ganulosum-leprosum</i>						
Herbáceas	-MA	0,11±0,01b	4,38±2b	219±43a	80±3a	422,3±77a
	+MA	12,9±5a	148,1±34a	237,7±56a	71,3±4,6a	309±97b
Arbustivas	-MA	345,4±117a	104,9±46a	276±75a	62,7±4a	325,3±100a
	+MA	173,7±21b	116,5±19a	251±39a	68,7±11a	209,7±86a
Floresta secundária	-MA	348,2±139a	179,4±57a	266,3±71a	80,7±7a	393,3±93a
	+MA	132,8±19b	422,9±689a	260,3±40a	60,7±9b	320,3±80b
Floresta madura	-MA	233,7±59a	174,7±30a	276±63a	61,3±10a	478,3±188a
	+MA	175,2±70a	153,9±55a	248,7±46b	46,7±3b	355±133a
<i>Cabralea canjerana</i>						
Herbáceas	-MA	3,73±2a	9,42±2b	872±143a	24,7±7a	197±61a
	+MA	4,98±1a	14,3±2a	860,7±109a	22±5a	155±60a
Arbustivas	-MA	5,43±2a	12,7±3a	902±123a	14,7±1a	142,7±66a
	+MA	4,26±1a	10,7±2a	771,3±137b	20±8a	188,3±72a
Floresta secundária	-MA	4,24±0,8a	12,9±2	932,3±130a	40±2a	146,7±38a
	+MA	4,02±1,3a	13,9±4a	871,7±95a	20±2b	127,7±25a
Floresta madura	-MA	5,23±2,a	14,4±1a	920±194a	22±8a	163,7±23a
	+MA	4,93±3a	13,5±3a	829,3±155a	17,3±4a	141,3±37a
<i>Hymenaea courbaril</i>						
Herbáceas	-MA	57,5±17a	16,5±2a	399,3±69b	4,67±4a	104±29a
	+MA	33,1±9b	17,3±6a	451,3±77a	2±2a	69,7±20b
Arbustivas	-MA	31,3±4a	12,9±2a	415,7±62a	4,67±3a	90±21a
	+MA	30,3±8a	14,4±4a	481,3±61a	2±2a	85±27a
Floresta secundária	-MA	27,5±18a	17,6±3a	421,3±86a	4±3a	108±26a
	+MA	30,8±9a	17,3±3a	456,7±62a	8±7a	66,7±18b
Floresta madura	-MA	32,6±8a	17,6±4a	424±45a	4,67±4a	85,3±22a
	+MA	39±6a	12,9±3a	500,2±93a	4,67±1a	83,7±22a
<i>Lonchocapus muehlbergianus</i>						
Herbáceas	-MA	56,2±15a	28,1±5a	367,3±54a	5,33±4a	72,3±25a
	+MA	52±9a	16,8±3b	447±79a	5,33±6a	58,3±20a
Arbustivas	-MA	60±8a	21,2±6a	404,7±58a	2±2a	49,3±17a
	+MA	24,4±27b	4,7±6a	422,7±75a	2±2a	50,3±15a
Floresta secundária	-MA	81,1±23a	26,1±4a	407,3±58a	2,67±3a	57±19a
	+MA	122,4±48a	38,1±32,32a	394,7±58a	2,67±1a	58,3±17a
Floresta madura	-MA	75,9±15a	33±19a	407,3±62a	6,67±3a	48,7±9a
	+MA	101,9±49a	22,2±9a	424,3±57a	2±2b	56,7±17a

Entre as gramíneas aumento significativo no diâmetro das raízes finas na presença dos FMA foi observado para *P. maximum* no solo Herbácea, e para *B. brizantha* e *P. notatum* no solo floresta Secundária. Nas arbóreas pioneiras a micorrização aumentou o diâmetro das raízes finas de *H. americanus* nos solos Herbácea, Arbustiva e floresta

Secundária, *C. pachystachya* no solo Herbácea e redução no diâmetro da raiz de *S. granulatum-leprosum*. Nas arbóreas tardias, as diferenças significativas no diâmetro da raiz só foram observadas em *C. canjerana* crescendo na presença de FMA oriundos da área Arbustiva, que reduziu o diâmetro, e em *H. courbaril* crescendo no solo Herbácea, onde foi observado aumento do diâmetro da raiz na presença dos FMA.

A incidência de pêlos absorventes foi geralmente reduzida nas gramíneas e arbóreas pioneiras, na presença dos FMA; sendo que exceções foram observadas em *B. brizantha* cultivada com inoculo do solo Arbustiva e *H. americanus* cultivado com inoculo proveniente da área Arbustiva e floresta Secundária. A incidência de pêlos absorventes nas espécies arbóreas tardias, de modo geral, não foi afetada pela presença dos FMA. Inoculo proveniente da floresta Secundária reduziu significativamente a incidência de pêlos em *C. canjerana* e o inoculo da floresta Madura, reduziu significativamente a incidência em *L. muehlbergianus*.

O comprimento dos pêlos absorventes tendeu a ser menor nas gramíneas, arbóreas pioneiras e arbóreas tardias na presença do FMA em todos os solos. Diferenças significativas foram constatadas em toda as espécies destes grupos ecológicos, mas em algumas espécies os efeitos foram mais acentuados, como *P. notatum* e *C. pachystachya*. Nestas, três das quatro fontes de inoculo reduziram o comprimento dos pêlos. *B. brizantha* e *H. americanus*, por outro lado, só tiveram redução no comprimento quando crescendo na presença dos FMA oriundos da área Herbácea e floresta Secundária. As arbóreas tardias de modo geral não foram influenciadas pelos FMA. Apenas *H. courbaril* apresentou reduções no comprimento dos pêlos na presença dos FMA, e estas só foram significativas nos solos Herbácea e floresta Secundária.

Todas as espécies de gramíneas e arbóreas pioneiras micorrizadas apresentaram redução na concentração de Mn na parte aérea, enquanto que nas arbóreas tardias apenas em *C. canjerana* houve redução na concentração de Mn na presença dos FMA (Tabela 4). Foram observadas respostas contrárias nas concentrações de Mg e Zn entre as gramíneas e arbóreas pioneiras micorrizadas. As gramíneas apresentaram tendência de redução na concentração destes nutrientes na parte aérea das plantas micorrizadas, sendo significativas em *P. maximum* e *B. brizantha* para ambos nutrientes. Nas arbóreas pioneiras micorrizadas foi observada a tendência de aumento na concentração de Mg e Zn, sendo significativo em *H. americanus* e *C. pachystachya* para Mg. Alguns nutrientes foram influenciados pelos FMA em apenas um grupo sucessional. A concentração de Ca foi

reduzida significativamente nas gramíneas e a concentração de K e N aumentou nas arbóreas pioneiras micorrizadas. Na presença dos FMA houve tendência de aumento na concentração de P nas gramíneas e arbóreas pioneiras, sendo esse aumento significativo em *P. maximum*, *H. americanus* e *C. pachystachya*. Nas arbóreas tardias os FMA não proporcionaram aumento significativo na concentração de P.

**Tabela 4** – Média e desvio padrão da concentração e conteúdo dos nutrientes na parte aérea das gramíneas, arbóreas pioneiras e arbóreas tardias crescidas na presença (+MA) e na ausência (-MA) de fungos micorrizcos arbusculares. Médias seguidas por letras diferentes indicam diferença significativa pelo teste de Tukey a 5%.

Minerais	Concentração de nutrientes		TCN	Conteúdo de nutrientes		TCN
	-MA	+MA		-MA	+MA	
<i>Panicum maximum</i>						
N (g. kg <sup>-1</sup> )	3,9±0,6a	3,4±1a	0,86	0,07±0,04a	0,02±0,01b	0,32
P (g. kg <sup>-1</sup> )	0,4±0,1b	0,63±0,1a	1,43	0,01±0,01a	0,004±0,002a	0,56
K (g. kg <sup>-1</sup> )	16,7±5,5a	18±3a	1,07	0,27±0,2a	0,11±0,1a	0,4
Ca (g. kg <sup>-1</sup> )	4,6±0,3a	3,29±1a	0,72	0,08±0,1a	0,02±0,0a	0,27
Mg (g. kg <sup>-1</sup> )	3±0,9a	1,91±0,3b	0,63	0,05±0,04a	0,01±0,01a	0,23
Zn (mg. Kg <sup>-1</sup> )	16,1±1,4a	11,37±1b	0,7	0,26±0,2a	0,07±0,05a	0,28
B (mg. Kg <sup>-1</sup> )	16,5±7,8a	16,77±14a	1,02	0,23±0,2a	0,07±0,1a	0,32
Mn (mg. Kg <sup>-1</sup> )	130,3±9,2a	63,19±45b	0,48	2,07±1,4a	0,32±0,3b	0,15
<i>Brachiaria brizantha</i>						
N (g. kg <sup>-1</sup> )	5,7±0,7fa	5,2±1a	0,91	0,10±0,1a	0,05±0,03a	0,47
P (g. kg <sup>-1</sup> )	0,85±0,1a	0,9±0,04a	1,13	0,02±0,01a	0,01±0,01a	0,58
K (g. kg <sup>-1</sup> )	16,2±10,6a	18,7±7a	1,15	0,19±0,1a	0,14±0,1a	0,74
Ca (g. kg <sup>-1</sup> )	5,2±0,7a	3,7±0,7b	0,7	0,1±0,1a	0,03±0,1a	0,35
Mg (g. kg <sup>-1</sup> )	8,7±2a	5±2b	0,58	0,18±0,1a	0,05±0,03a	0,29
Zn (mg. kg <sup>-1</sup> )	33,4±9,1a	19,1±1b	0,57	0,48±0,4a	0,17±0,1a	0,36
B (mg. Kg <sup>-1</sup> )	29,3±26a	21,6±11a	0,73	0,28±0,2a	0,15±0,1a	0,53
Mn (mg. kg <sup>-1</sup> )	313,8±115a	108,5±67b	0,35	5,26±4,6a	0,74±0,5a	0,14
<i>Paspalum notatum</i>						
N (g. kg <sup>-1</sup> )	6,5±1,4a	5,5±1a	0,84	0,03±0,03a	0,02±0,01a	0,63
P (g. kg <sup>-1</sup> )	0,58±0,2a	0,8±0,2a	1,4	0,003±0,002a	0,003±0,002a	0,99
K (g. kg <sup>-1</sup> )	14,5±5a	17,5±4a	1,21	0,07±0,05a	0,07±0,04a	0,98
Ca (g. kg <sup>-1</sup> )	3,8±0,4 a	2,6±0,5 b	0,68	0,02±0,02a	0,01±0,007a	0,53
Mg (g. kg <sup>-1</sup> )	5,1±1,5a	3,8±0,7a	0,74	0,03±0,02a	0,02±0,01a	0,54
Zn (mg. kg <sup>-1</sup> )	15,7±0,9a	11,9±1b	0,75	0,08±0,1a	0,05±0,03a	0,59
B (mg. Kg <sup>-1</sup> )	9,7±0,9a	11±2a	1,15	0,04±0,04a	0,04±0,03a	0,88
Mn (mg. kg <sup>-1</sup> )	247,8±63,3a	168,8±20b	0,68	1,25±1,2a	0,63±0,4a	0,51
<i>Heliocarpus americanus</i>						
N (g. kg <sup>-1</sup> )	20,1±5a	11,3±1b	0,55	0,01±0,006a	0,05±0,04a	5,46
P (g. kg <sup>-1</sup> )	0,55±0,2b	1,6±0,5a	2,94	0,0003±0,0002a	0,01±0,01a	32,06
K (g. kg <sup>-1</sup> )	19,2±3b	28,7±3a	1,49	0,009±0,007b	0,14±0,1a	16,16
Ca (g. kg <sup>-1</sup> )	17±1a	15,4±0,4a	0,9	0,01±0,01a	0,07±0,06a	9,72
Mg (g. kg <sup>-1</sup> )	3,4±0,4b	6,1±2a	1,7	0,001±0,001a	0,03±0,03a	23,12
Zn (mg. kg <sup>-1</sup> )	36,6±10a	40,4±11a	1,11	0,02±0,01a	0,2±0,1a	12,12
B (mg. Kg <sup>-1</sup> )	69,8±15a	80,6±9a	1,15	0,03±0,02a	0,37±0,3a	14,5
Mn (mg. kg <sup>-1</sup> )	442,2±1223a	283,1±34b	0,64	0,19±0,2a	1,17±0,9a	6,29
<i>Cecropia pachystachya</i>						
N (g. kg <sup>-1</sup> )	11,4±1,1a	8,9±1b	0,79	0,03±0,02a	0,04±0,04a	1,54
P (g. kg <sup>-1</sup> )	0,35±0,1a	1,1±0,4b	3,12	0,001±0,001b	0,01±0,01a	6,3
K (g. kg <sup>-1</sup> )	14,7±1b	19,5±2a	1,32	0,04±0,03a	0,1±0,1a	2,66
Ca (g. kg <sup>-1</sup> )	12,7±1,7a	11,6±2a	0,91	0,03±0,03a	0,1±0,1a	1,83
Mg (g. kg <sup>-1</sup> )	4,1±0,6b	6±1,1a	1,48	0,01±0,01a	0,03±0,03a	3,15
Zn (mg. kg <sup>-1</sup> )	11,5±1,9a	14,4±3a	1,26	0,03±0,02a	0,06±0,05a	2,46
B (mg. Kg <sup>-1</sup> )	37,5±6,1a	38,9±20a	1,04	0,1±0,08a	0,23±0,2a	2,3
Mn (mg. kg <sup>-1</sup> )	146,1±23,4a	73,6±24b	0,5	0,39±0,3a	0,38±0,3a	0,97

Tabela 4 – Cont.

Minerais	Concentração de nutrientes			Conteúdo de nutrientes		
	-MA	+MA	TCN	-MA	+MA	TCN
<i>Solanum granulosunleprosum</i>						
N (g. kg <sup>-1</sup> )	14,1±3a	11,2±2a	0,79	0,04±0,03a	0,03±0,02a	0,85
P (g. kg <sup>-1</sup> )	0,9±0,6a	1,7±0,7a	1,89	0,003±0,002a	0,006±0,005a	2,05
K (g. kg <sup>-1</sup> )	12,7±3b	19,7±2a	1,55	0,03±0,02a	0,05±0,03a	1,94
Ca (g. kg <sup>-1</sup> )	40,6±7a	33,2±11a	0,82	0,11±0,08a	0,11±0,08a	0,97
Mg (g. kg <sup>-1</sup> )	6±1a	5,9±1a	0,98	0,02±0,01a	0,02±0,01a	1,11
Zn (mg. kg <sup>-1</sup> )	12,8±1a	15,1±1a	1,17	0,03±0,02a	0,05±0,03a	1,44
B (mg. kg <sup>-1</sup> )	80,7±18a	68,2±8a	0,84	0,23±0,17a	0,19±0,13a	0,85
Mn (mg. kg <sup>-1</sup> )	415,3±117a	199±28b	0,48	1,27±1,15a	0,6±0,42a	0,47
<i>Cabranea canjerana</i>						
N (g. kg <sup>-1</sup> )	12,1±3a	12,8±2a	1,06	0,005±0,002a	0,005±0,001a	1,04
P (g. kg <sup>-1</sup> )	0,5±0,1a	0,5±0,1a	1,11	0,008±0,001a	0,007±0,002a	1,13
K (g. kg <sup>-1</sup> )	25,7±3a	27±3a	1,05	0,01±0,0001a	0,01±0,002a	1,05
Ca (g. kg <sup>-1</sup> )	8,9±1a	11±1a	1,22	0,004±0,0004a	0,005±0,001a	1,22
Mg (g. kg <sup>-1</sup> )	3,2±0,4a	3,4±0,4a	1,04	0,001±0,0003a	0,001±0,0004a	1,05
Zn (mg. kg <sup>-1</sup> )	13,4±2a	13,9±1a	1,03	0,006±0,001a	0,006±0,002a	1,04
B (mg. kg <sup>-1</sup> )	41,9±3a	46,7±5a	1,12	0,02±0,002a	0,02±0,002a	1,09
Mn (mg. kg <sup>-1</sup> )	171,9±49a	96,3±27b	0,56	0,07±0,05a	0,04±0,01a	0,54
<i>Hymenea coubaril</i>						
N (g. kg <sup>-1</sup> )	8,4±3a	9,4±2a	1,12	0,08±0,02a	0,07±0,04a	1,14
P (g. kg <sup>-1</sup> )	0,62±0,2a	0,7±0,2a	1,12	0,006±0,002a	0,006±0,003a	1,09
K (g. kg <sup>-1</sup> )	9,2±0,5a	10±1a	1,08	0,09±0,02a	0,09±0,02a	1,05
Ca (g. kg <sup>-1</sup> )	5,4±0,4a	5,5±0,5a	1,02	0,05±0,007a	0,05±0,01a	0,98
Mg (g. kg <sup>-1</sup> )	2±0,2a	2±0,1a	1,06	0,02±0,003a	0,02±0,003a	1,02
Zn (mg. kg <sup>-1</sup> )	8,4±1b	12,7±3a	1,51	0,08±0,02a	0,12±0,06a	1,50
B (mg. kg <sup>-1</sup> )	43,9±13a	42,9±18a	0,98	0,4±0,1a	0,38±0,19a	0,96
Mn (mg. kg <sup>-1</sup> )	368,9±172a	296,7±199a	0,80	3,39±1,55a	2,37±1a	0,69
<i>Lonchocarpus muehlbergianus</i>						
N (g. kg <sup>-1</sup> )	20±2a	20,5±2a	1,02	0,04±0,02a	0,12±0,07a	3
P (g. kg <sup>-1</sup> )	0,68±0,2a	0,8±0,2a	1,12	0,002±0,001a	0,004±0,003a	2
K (g. kg <sup>-1</sup> )	17,2±1a	17±2a	0,99	0,04±0,01a	0,09±0,05a	2,25
Ca (g. kg <sup>-1</sup> )	21±1a	18,1±2a	0,86	0,05±0,02a	0,09±0,05a	1,8
Mg (g. kg <sup>-1</sup> )	2,8±0,5a	3,5±0,5a	1,24	0,006±0,003a	0,02±0,01a	3,33
Zn (mg. kg <sup>-1</sup> )	13,7±3a	17,8±5a	1,3	0,03±0,02a	0,11±0,07a	3,66
B (mg. kg <sup>-1</sup> )	59,7±9a	66,1±14a	1,11	0,13±0,04a	0,33±0,16a	2,53
Mn (mg. kg <sup>-1</sup> )	180,7±60a	116,6±92a	0,65	0,42±0,23a	0,45±0,15a	1,07

Os valores dos nutrientes são média (n=4) das plantas de todos os tratamentos (Herbácea, Arbustiva, Floresta Secundária e Floresta Madura).

O conteúdo na parte aérea de todos os nutrientes apresentou tendência de redução nas gramíneas na presença do FMA. Em *P. maximum* a redução foi significativa no conteúdo de Mn. Ao contrário das gramíneas, houve tendência de aumento nos conteúdos de todos os nutrientes nas arbóreas pioneiras na presença dos FMA, sendo o aumento significativo no conteúdo de K em *H. americanus* e de P em *C. pachystachya*. Entre as espécies arbóreas tardias, apenas *L. muehlbergianus* apresentou tendência de aumento no conteúdo dos nutrientes na presença dos FMA.

## 4 DISCUSSÃO

### 4.1 FMA E A SOBREVIVÊNCIA DAS PLANTAS

As gramíneas e as arbóreas pioneiras crescidas nos solos de baixa fertilidade (Herbácea) e na presença de FMA apresentaram maior desenvolvimento da parte aérea e da raiz quando comparadas com aquelas sem FMA. A simbiose foi determinante para a sobrevivência dessas espécies nesses níveis de fertilidade. Entre as tardias, a resposta de crescimento na presença dos FMA foi pequena ou ausente quando comparada com as gramíneas e arbóreas pioneiras. A porcentagem de colonização micorrízica das raízes diminuiu com o avanço nos grupos ecológico da sucessão vegetal. Entre as espécies arbóreas tardias a densidade de estruturas fúngicas (arbúsculo, hifas e vesículas) presentes nas raízes foi baixa quando comparada com as gramíneas e as arbóreas pioneiras. Resultados semelhantes foram encontrados por Zangaro et al. (2000, 2003, 2005, 2007) para espécies arbóreas nativas do sul do Brasil. Os resultados obtidos neste estudo reforçam ainda mais a importância dos FMA para a sobrevivência das espécies pioneiras em solos de baixa fertilidade e, portanto contraria a hipótese proposta por Janos (1980a,b, 1983, 1995), de que as espécies pertencentes às fases tardias da sucessão tendem a ser micotróficas obrigatórias e as espécies das fases iniciais da sucessão são micotróficas facultativas ou não micotróficas..

As altas porcentagens de colonização das raízes refletem o grande investimento na simbiose MA pelas espécies do início da sucessão (Zangaro et al. 2008). Apesar do alto custo para a planta hospedeira associado com a formação e manutenção do FMA as espécies que dominam as fases iniciais da sucessão são intolerantes a sombra e são adaptadas aos ambientes abertos, onde a luz não é um fator limitante do processo de fotossíntese (de Souza e Válio 2001; Gehring 2003; Zangaro et al. 2003). Tais espécies também apresentam alta taxa de crescimento relativo (Zangaro et al. 2000), que tem sido correlacionada positivamente com área foliar específica e a taxa fotossintética (Wright e Westoby 1999). Essas características das espécies pioneiras e a adaptação a ambiente com alta disponibilidade de luz permitem a planta produção de grandes quantidades de fotoassimilados, os quais podem ser alocados para o simbionte como estratégia para a manutenção da MA (Zangaro et al. 2003), compensando o grande custo em termos de fotoassimilados associado com a formação e manutenção das estruturas do fungo nas raízes. A porcentagem de colonização das raízes pelos FMA e a resposta das espécies arbóreas

tardias, quando comparadas com as gramíneas e as arbóreas pioneiras, foram muito baixas. No solo das herbáceas, o desenvolvimento das arbóreas tardias não foi limitado pela baixa disponibilidade de nutrientes, especialmente na ausência dos FMA e, portanto, ao contrário do que foi encontrado para as gramíneas e arbóreas pioneiras, os FMA não foram determinantes para a sobrevivência dessas espécies.

#### 4.2 RESERVA DAS SEMENTES

Janos (1980a,b; 1983, 1995) sugeriu que espécies que dominam as fases tardias da sucessão tendem a ser micotróficas obrigatórias, e a grande reserva nutricional de suas sementes permite a sobrevivência das plântulas até que suas raízes sejam colonizadas pelos FMA, e a simbiose é mantida devido a sua importância para o crescimento quando aberturas ocorrem no dossel da floresta. No entanto os resultados observados em alguns estudos (Siqueira et al. 1998; Siqueira e Saggin-Junior 2001; Zangaro et al. 2000, 2003, 2005, 2007) não correspondem a hipótese proposta por Janos (1980a,b).

A sobrevivência e o crescimento das plântulas das espécies arbóreas tardias nos solos de baixa fertilidade têm sido atribuídos à abundante reserva nutricional das grandes sementes e não à formação da simbiose MA (Allsop e Stock 1992; Zangaro et al. 2000, 2003), uma vez que as porcentagens de colonizações das raízes e as respostas foram baixas ou ausentes e o conteúdo de nutrientes na parte aérea das plântulas não aumentou na presença do fungo. É possível que a abundante reserva das sementes contribua para a formação de raízes finas que possuem área de absorção suficiente para a aquisição de nutrientes em quantidades suficientes para o crescimento das espécies arbóreas tardias, sem que seja necessário a formação da MA. Para as espécies de gramíneas e arbóreas pioneiras provavelmente a limitada reserva nutricional das pequenas sementes seja suficiente para a formação de raízes com pequena área de absorção. Nestas condições, as raízes não conseguem suprir a demanda necessária para garantir o crescimento inicial das plântulas na ausência dos FMA, especialmente em solos de baixa fertilidade. Zangaro et al. (2003) sugeriram que a interrupção no crescimento das plântulas das arbóreas pioneiras após a queda dos cotilédones, a baixa concentração e o acúmulo de nutrientes nas folhas e a reduzida sobrevivência indicam a limitada capacidade de absorção das raízes em condições de baixa disponibilidade de nutrientes e ausência de FMA.

Siqueira et al. (1998) e Zangaro et al. (2000, 2005) sugeriram que a reduzida colonização das raízes e a baixa resposta aos FMA das plântulas das espécies tardias estão provavelmente relacionadas com a elevada reserva da semente e a baixa demanda metabólica dessas espécies. Devido a baixa taxa metabólica das espécies tardias (Comas et al. 2002), provavelmente poucos fotossintatos estarão disponíveis para os FMA, e como consequência, haverá pouca colonização das raízes.

#### 4.3 FMA NA SUCESSÃO

Os resultados observados neste e em outros experimentos realizados em casa de vegetação com espécies de plantas pertencentes a diferentes fases da sucessão vegetal (Siqueira et al. 1998; Siqueira e Saggin-Junior 2001; Zangaro et al. 2000, 2003, 2005) têm sido correspondentes aos encontrados em experimentos de campo (Zangaro et al. 2000, 2003, 2008, Shah et al. 2009). A baixa colonização por FMA nas raízes das plântulas entre as espécies tardias encontrada em experimentos de casa de vegetação também foi observada por Zangaro et al. (2000, 2003, 2005 e 2008) em raízes coletadas em florestas maduras, que são dominadas por espécies arbóreas tardias. A elevada colonização por FMA encontrada em raízes de plântulas das arbóreas pioneiras em casa de vegetação também foi observada nas áreas em início de sucessão arbórea, local de ocorrência destas espécies de plantas. Isto sugere que, independentemente do estágio ontogênico, a colonização das raízes e a resposta das diferentes espécies de plantas aos FMA parecem estar relacionadas com o grupo ecológico e com as características morfológicas das diferentes espécies destes grupos.

Como visto, a baixa disponibilidade de nutrientes no solo limitou fortemente o desenvolvimento das espécies de plantas das fases iniciais da sucessão, sendo que a formação da MA foi essencial para a sobrevivência destas, enquanto o crescimento inicial das espécies arbóreas tardias não foi restringido pela disponibilidade de nutrientes, e a presença do fungo não foi determinante para a sobrevivência destas espécies. Os diferentes grupos ecológicos de plantas que ocorrem ao longo do processo da sucessão diferem em suas características morfológicas e fisiológicas, que estão relacionadas com a adaptação das espécies às diferenças nas condições ambientais dos diferentes estádios da sucessão vegetal.

A disponibilidade de carboidrato pode regular a colonização das raízes pelos FMA, visto que as maiores porcentagem de colonização MA têm sido registradas com o aumento na disponibilidade de luz (Becker et al. 1983, Gunatilleke et al. 1996). Em condições

de alta incidência de luz e baixa disponibilidade de nutrientes, as espécies pioneiras alocam grandes quantidades de carbono para a formação e manutenção da MA como estratégia para sobrevivência e estabelecimento em solos degradados e de baixa fertilidade, que são frequentes nas áreas do início da sucessão. Portanto, as condições ambientais e as características morfológicas e fisiológicas das espécies das fases iniciais da sucessão favorecem a formação da MA. Por outro lado, a menor porcentagem de colonização das raízes das espécies das fases tardias da sucessão e o número de esporos encontrados nas florestas maduras (Cuenca et al. 1998; Picone 2000; Zangaro et al. 2000, 2008) refletem o menor investimento destas plantas (espécies de lento crescimento) nos FMA (Zangaro et al. 2008).

Em condições da floresta madura a baixa disponibilidade de luz pode limitar a taxa fotossintética das plântulas e das espécies adultas, reduzindo o dreno de fotoassimilados para os FMA e conseqüentemente, a colonização das raízes. Embora a redução da colonização por FMA tenha sido associada ao aumento na fertilidade do solo (Treseder 2004), no presente estudo a colonização micorrízica não diminuiu nos solos mais férteis, comportamento também encontrado por Gamage et al. (2004) e Zangaro et al. (2007). Os baixos níveis de FMA encontrados nas florestas maduras podem ser devidos ao custo de carbono associado com a manutenção dos FMA e não à maior fertilidade do solo quando comparadas com áreas do início da sucessão. Portanto, a baixa demanda metabólica e a baixa disponibilidade de luz são importantes fatores que determinam a reduzida taxa de colonização e esporulação das espécies arbóreas das florestas maduras (Zangaro et al. 2008).

Pouyu-Rojas et al. (2006) sugerem certa seletividade entre plantas hospedeiras e FMA, podendo haver relações preferenciais ou discriminatórias em certas combinações. Este é um aspecto importante no contexto dos efeitos dos FMA na estruturação das comunidades e no funcionamento dos ecossistemas (Pouyu-Rojas 2006). No entanto, a maioria dos estudos avalia a resposta de crescimento das plantas a um único isolado ou espécie de FMA, enquanto no presente trabalho foram analisadas as respostas das plantas frente à comunidade de FMA nativos das diferentes fases da sucessão. Diferenças na quantidade e na composição de espécies de FMA presentes no solo de uma determinada área podem influenciar na resposta das plantas e no número de formação de associação de MA, chamado de potencial de inóculo (Zangaro et al. 2000; Bever 2002; Allen et al. 2003). Um estudo realizado por Zangaro et al., (2008) registrou que o potencial de inóculo, medido pela porcentagem de colonização das raízes e pelo número de esporos, foi elevado em um campo de herbáceas, intermediário na floresta secundária e baixo na floresta madura. Neste estudo, a

comunidade de FMA oriunda da floresta madura proporcionou menor depressão no crescimento das espécies de gramíneas e menor resposta (responsividade) na produção de biomassa das raízes e parte aérea das espécies arbóreas. Este resultado está de acordo Zangaro et al. (2008), que verificaram que o potencial de inóculo dos FMA do solo da floresta madura foi menor do que das demais áreas. Estes resultados sugerem que as espécies de plantas das fases iniciais da sucessão são plantas altamente micotróficas e multiplicam os FMA em grandes quantidades.

#### 4.4 FMA E A ABSORÇÃO DE NUTRIENTES

O efeito mais consistente da colonização por FMA tem sido o aumento na absorção de P pela planta (Koide 1991). As concentrações de P e K na parte aérea das plantas que cresceram na presença dos FMA aumentaram, sendo esse aumento significativo apenas nas arbóreas pioneiras. Estes resultados também foram encontrados por Zangaro et al. (2000) que observaram aumento na concentração de P na parte aérea de plantas pioneiras e secundárias iniciais inoculadas com FMA crescendo em solo de baixa fertilidade. No referido estudo a micorrização não afetou a absorção de nutrientes das espécies secundárias tardias e clímax. Estes resultados indicam que os FMA melhoram a absorção de minerais nas espécies que iniciam a sucessão vegetal e podem ser menos importantes para as espécies das fases tardias.

O movimento do K na solução do solo ocorre por fluxo de massa, portanto as maiores taxas de colonização das raízes das gramíneas e arbóreas pioneiras sugerem que o maior volume de solo explorado pelas raízes colonizadas com hifas externas dos FMA e o aumento na transpiração da planta induzida pela formação da MA (Augé, 2001) podem ser responsáveis pela maior concentração desse nutriente na parte aérea da planta. A redução na concentração de N na parte aérea das arbóreas pioneiras pode ser causada pelo efeito de diluição, devido ao aumento na produção de biomassa das plantas que cresceram com FMA.

A influência da MA na absorção de determinados nutrientes depende dos níveis de concentração destes na solução do solo. Alguns estudos têm registrado que em condições de alta disponibilidade de manganês (Mn) e zinco (Zn) no solo, os níveis de concentração desse nutriente na parte aérea da planta são reduzidos quando estas estão colonizadas por FMA (Kothari et al. 1991; Cardoso et al. 2003; Nogueira et al. 2007; Soares e Siqueira 2008). Quando encontrados em baixos níveis de concentração, os FMA podem

contribuir para o aumento na taxa de absorção destes nutrientes. Embora a concentração de Mn presente no solo de cada área não tenha sido determinada, o mecanismo que melhor pode estar relacionado com a menor concentração de Mn observada na parte aérea das nove plantas estudadas é a capacidade dos FMA alterar a composição da comunidade de microrganismos oxidantes e redutores do Mn presentes na rizosfera, o que reflete na sua disponibilidade às plantas (Nogueira et al. 2007). No solo, o Mn pode ser encontrado em três níveis de oxidação:  $Mn^{+2}$  (forma reduzida),  $Mn^{+4}$  (forma oxidada) e  $Mn^{+3}$ , sendo  $Mn^{+2}$  a forma absorvida pelas plantas. A atividade microbiana na rizosfera pode aumentar ou diminuir a disponibilidade de  $Mn^{+2}$  dependendo do predomínio de comunidade oxidantes ou redutoras do Mn (Kothari et al. 1991).

Enquanto nas arbóreas pioneiras a formação da MA tendeu a aumentar a concentração de Ca, Mg, Zn e B na parte aérea das plantas, nas gramíneas, os FMA reduziram significativamente as concentrações, e nas tardias o efeito da simbiose praticamente não modificou as concentrações. Diferenças nas características do solo, espécies ou isolado de FMA, espécie de planta hospedeira e elemento químico analisado, assim como a interação entre estes e os demais fatores ambientais, podem ser responsáveis por diferentes resultados na influência dos FMA na absorção de nutrientes pela planta. Soares e Siqueira (2008) registraram que em baixas concentrações de P no solo a formação da MA reduziu o conteúdo de Zn na parte aérea de *Brachiaria decumbens* em solos com alta disponibilidade do micronutriente. A redução nos teores de determinados nutrientes é consequência, na maioria dos casos, de efeitos de diluição provocada pelo maior crescimento da parte aérea da planta colonizada pelo FMA (Moreira e Siqueira 2002). No entanto, a redução da concentração de Zn, Ca e Mg na parte aérea das gramíneas não pode ser explicada pelo efeito de diluição, uma vez que os FMA induziram a depressão no crescimento da parte aérea. Uma possível explicação para a reduzida concentração de zinco na parte aérea das plantas micorrizadas é a retenção desse elemento no micélio fúngico (Kaldorf et al. 1999, Zhu et al. 2001, Chen et al. 2003).

O conteúdo de nutrientes, com exceção de Mn, tendeu a aumentar na parte aérea das arbóreas pioneiras. Alterações nutricionais têm sido os efeitos mais consistentes da MA, que normalmente resulta no aumento do crescimento e da fotossíntese da planta micorrizada, como consequência do aumento na absorção de nutrientes (Moreira e Siqueira 2002, Kaschuk et al. 2009). Entre as espécies tardias, com exceção de *L. muehlbergianus*, o efeito da MA na absorção de nutrientes não foi significativo como nas arbóreas pioneiras. O

aumento no conteúdo de nutrientes na parte aérea das espécies tardias, quando ocorreu, foi muito menor do que observado para *H. americanus*, *C. pachystachya* e *S. granuloso-leprosum*. Esse resultado reflete baixo grau de micotrofia dessas espécies tardias, as quais não dependem da absorção de nutrientes via MA para o crescimento, mesmo em condições de baixa disponibilidade de nutrientes. Entre as gramíneas, o conteúdo de nutrientes nas plantas que cresceram com FMA foi menor do que na ausência destes. Uma vez que o conteúdo dos nutrientes é calculado em função da massa seca da parte aérea e da concentração dos nutrientes na parte aérea, com a depressão no crescimento das gramíneas colonizadas por FMA, menores valores do conteúdo de nutrientes nas gramíneas que cresceram no solo com FMA são esperados.

#### 4.5 CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DAS RAÍZES

As espécies de plantas pertencentes aos diferentes grupos ecológicos da sucessão diferiram na morfologia de suas raízes finas. Os resultados encontrados neste experimento também foram observados em estudos realizados em casa de vegetação por Zangaro et al. (2005, 2007) e no campo por Zangaro et al. (2008). Características morfológicas similares das raízes das plântulas das espécies pertencentes aos diferentes grupos ecológicos da sucessão têm sido observadas quando estas crescem em casa de vegetação e em campo. Por exemplo, as raízes das espécies das fases iniciais da sucessão quando comparadas com as espécies tardias apresentaram maior comprimento total e específico, maior comprimento e incidência de pêlos absorventes e menor diâmetro em ambas as condições experimentais (Zangaro et al. 2000, 2003, 2005, 2007, 2008).

A principal função das raízes finas é a absorção de água e nutrientes do solo (Eissentat et al., 2000; Power et al., 2005). Portanto, variações em sua morfologia influenciam a absorção de nutrientes do solo pela planta (Baylis 1975, Wright e Westoby, 1999; Raghotama e Karthikeyan 2005). O comprimento ou a área de superfície das raízes exercem maior influência na absorção de nutrientes do que a biomassa. A absorção de P pela planta depende da área de superfície de suas estruturas de absorção no solo (Marschner 1998). A área superficial da raiz aumenta à medida que o comprimento e a incidência de pêlos absorventes (Gilroy e Jones 2000; Gahoonia et al. 2001) e a colonização micorrízica também aumentam (Marschner 1998). Os pêlos absorventes representam baixo custo metabólico para serem produzidos e mantidos pela planta (Lynch e Ho 2005) e a produção das hifas é menos

custosa do que a construção das raízes (Smith e Read 2008). O aumento no comprimento da raiz está relacionado com a redução no diâmetro (Eissenstat 1992). O diâmetro influencia na taxa de influxo de P da superfície da raiz e à medida que o diâmetro da raiz diminui, o influxo de P aumenta (Eissenstat 1992; Itoh e Barber 1983). O comprimento específico como um indicador da arquitetura da raiz, reflete o potencial de absorção de recursos do solo (Wright e Westoby 1999; Hodge 2004). Neste estudo houve forte redução no comprimento total e específico, no comprimento e incidência dos pêlos absorventes (redução na área superficial da raiz) e aumento no diâmetro da raiz (diminuição na capacidade de absorção de P) com o avanço nos grupos ecológico da sucessão. Essas características sugerem que as gramíneas e as arbóreas pioneiras são mais eficientes na utilização do carbono para a produção de raízes finas e na exploração do solo do que as arbóreas tardias.

Altas taxas de absorção de nutrientes são necessárias para manter o rápido crescimento e a alta taxa fotossintética das espécies tropicais pertencentes às fases iniciais da sucessão (Bazzaz 1991; Zangaro et al. 2003; Kaschuk et al. 2009). Como observado nesse experimento, a baixa disponibilidade de nutrientes no solo é um fator que limita o desenvolvimento das gramíneas e arbóreas pioneiras quando os FMA não estão presentes. A morfologia de suas raízes finas e a alta colonização das raízes por FMA permite à planta aumentar o volume de solo explorado (Smith e Read, 2008). As espécies das fases iniciais da sucessão necessitam absorver nutrientes rapidamente, devido à alta taxa de crescimento e demanda metabólica (Bazzaz, 1991; Zangaro et al. 2003). Adaptações das raízes que maximizem a absorção de nutrientes, tais como aumento na área de superfície (elevado comprimento e incidência de pêlos absorventes) da raiz e elevada colonização por FMA são relatadas para espécies de rápido crescimento, as quais dominam os estádios iniciais da sucessão (Zangaro et al. 2005, 2007).

Reduções na área superficial da raiz e na capacidade de absorção de P estão provavelmente relacionadas com a demanda metabólica e a adaptação às diferentes condições ambientais, onde as espécies ocorrem ao longo da sucessão (Zangaro et al. 2005). Espécies de plantas de lento crescimento apresentam baixo requerimento de P, devido à sua baixa demanda metabólica (Koide et al. 1991). As plântulas das espécies de planta das fases tardias da sucessão exibem baixa demanda por nutrientes minerais, crescimento lento e baixa colonização das raízes por FMA, e crescem em condições de adequada disponibilidade de nutriente (Zangaro et al. 2000). Durante o estabelecimento das plântulas das espécies das fases tardias da sucessão, a baixa incidência de luz e as condições de fertilidade do solo

provavelmente selecionaram características que permitiram essas espécies de lento crescimento a combinar reduzida área superficial da raiz e baixa taxa de colonização por FMA. A maior densidade do tecido das raízes finas dessas espécies sugere que as células do córtex apresentam paredes grossas, as quais são mais resistentes a penetração pelas hifas dos FMA (Comas et al. 2002).

Na ausência dos FMA, as gramíneas e as arbóreas pioneiras apresentaram aumento no comprimento específico, incidência e comprimento de pêlos absorventes e redução no diâmetro da raiz. Essas mudanças nas características das raízes podem ser interpretadas como melhoramento no potencial de absorção para compensar a ausência dos FMA. No entanto, essas mudanças não foram suficientes para aumentar a absorção de nutrientes e promover o crescimento da parte aérea da planta em condições de baixa fertilidade do solo. A presença do FMA não influenciou as características morfológicas das raízes e a alocação de biomassa entre a raiz e a parte aérea nas espécies arbóreas tardias, sugerindo baixa plasticidade das raízes.

Plântulas das espécies de gramíneas e arbóreas pioneiras crescendo no solo de menor fertilidade (Herbácea) apresentaram mudanças na alocação de biomassa e na morfologia das raízes. Essas mudanças demonstram que as raízes das gramíneas e arbóreas pioneiras apresentam plasticidade durante o estágio inicial de desenvolvimento. É provável que as características morfológicas das raízes destas plantas foram selecionadas ao longo do processo evolutivo, sendo as mudanças fundamentais para a adaptação às condições de baixa disponibilidade de nutrientes. Zangaro et al. (2005, 2007) também observaram que espécies arbóreas pioneiras apresentaram reduzido crescimento em solos de baixa fertilidade e na ausência dos FMA. Esse resultado novamente demonstra a importância dos FMA para a sobrevivência das plantas das fases iniciais da sucessão.

#### 4.6 DEPRESSÃO NO CRESCIMENTO INDUZIDA PELA FORMAÇÃO DA MICORRIZA ARBUSCULAR

No solo da floresta madura, após 60 dias de crescimento, a altura média das plântulas de *S. granuloso-leprosum* na ausência de FMA era maior de que as plântulas com FMA. Após 120 dias, a diferença na altura desapareceu e após 150 dias de crescimento, as plântulas com FMA apresentaram maior altura. A relação custo-benefício da manutenção da colonização por FMA mudou ao longo do desenvolvimento da planta. A depressão transitória na parte aérea das plântulas de *S. granuloso-leprosum* provavelmente foi consequência do

forte dreno de C imposto pelo FMA que limitou a alocação desse recurso para o desenvolvimento da parte aérea. No início do desenvolvimento, quando a plântula obtém nutrientes da reserva nutricional da semente e a produção de fotossintatos é baixa, o custo da simbiose em termos de carbono é maior que o benefício obtido pela absorção de nutrientes, conduzindo à depressão no crescimento da planta hospedeira. Após consumir toda a reserva nutricional da semente, as plantas micorrizadas são beneficiadas pelo aumento na absorção de nutrientes via MA que resulta no maior crescimento da planta associada com o fungo (Janos 2007). A formação da MA também induz aumento na taxa fotossintética em consequência do forte dreno de carbono e do efeito nutricional (Kaschuk et al. 2009), que contribui para reverter a depressão causada pelo alta demanda de carbono exigida pelo FMA.

Após 90 dias de crescimento, o maior valor de massa seca da parte aérea das três espécies de gramíneas que cresceram sem FMA mostra que a depressão no crescimento em solos de maior fertilidade não era transitória, como registrado em outros estudos (Bethlenfalvay et al. 1982; Koide 1985; Graham e Abbott 2000). Analisando as condições experimentais (disponibilidade de luz, fertilidade do solo, densidade de plantas e volume do recipiente), o fator que pode estar envolvido com a depressão permanente nas gramíneas é o volume do substrato utilizado no experimento. Provavelmente o volume do recipiente (1500 cm<sup>3</sup>) pode ter sido pequeno para conter a grande quantidade de raízes produzida pelas três espécies de gramíneas (Bååth e Hayman. 1984; Huang et al. 1996). A alta porcentagem de colonização de suas raízes e o grande custo de carbono associado com a simbiose (Peng et al. 1993) pode explicar a depressão do crescimento causada pelo reduzido volume do recipiente. Na condição de limitação do volume de substrato, o aumento na absorção de nutrientes pela planta através do maior volume de solo explorado pelas hifas externas dos FMA, não pode ser alcançado, constituindo os FMA um custo a mais para a planta (dreno de carbono), sem que esta obtenha o benefício, e conseqüentemente conduza a depressão do crescimento (Zangaro et al. 2009).

No entanto, para confirmar se a depressão no crescimento das gramíneas foi realmente consequência do pequeno volume de substrato é necessária a realização de novos experimentos utilizando recipientes com maiores volumes de substrato disponível para o crescimento da planta. O volume do recipiente pode não ter sido o único fator responsável pelo menor desenvolvimento da parte aérea das plantas micorrizadas, visto que a depressão foi detectada desde as primeiras semanas de crescimento. As plantas não se recuperaram do possível dreno de C imposto pelos FMA até o final do experimento, indicando depressão

permanente. Então, a depressão da parte aérea das gramíneas nos solos mais férteis pode ser decorrente do grande investimento de carbono pelas plantas para a manutenção dos FMA. Este grande investimento nos FMA pode ser devido à sua importância em condições onde a baixa disponibilidade de nutrientes limita a sobrevivência dessas espécies de plantas, como nos solos de baixa fertilidade utilizados neste estudo. Portanto, a depressão observada nesse experimento pode estar ocorrendo nas plantas crescendo sob condições naturais.

A depressão na formação de biomassa da parte aérea observada nos solos mais férteis (redução de até 60% na massa seca da parte aérea da planta com FMA), sugere que os FMA deixam de ser essenciais para a sobrevivência da planta e devido à grande quantidade de C alocado para o FMA a relação custo-benefício da simbiose MA torna-se desfavorável para a planta, uma vez que esse carbono poderia ser alocado para a aquisição de outros recursos mais diretamente limitantes do crescimento (Kiers et al 2006). Segundo Johnson et al. (1997), a simbiose MA que causa depressão é classificada como relação de parasitismo. No entanto, no solo das herbáceas, onde a baixa fertilidade limitou fortemente o desenvolvimento das plantas, a formação da MA foi determinante para a sobrevivência dessas espécies.

Analisando do ponto de vista ecológico e considerando a sobrevivência como indicadores da adaptação da espécie a determinadas condições ambientais (Johnson et al. 1997) sugere-se que os FMA podem ser considerados o fator biótico responsável pela sobrevivência e dominância dessas espécies de gramíneas em solos degradados de baixa fertilidade. Assim, as gramíneas dominam a maior parte das áreas abertas e de baixa fertilidade do planeta que predominam nas áreas de início de sucessão. Isto pode explicar o forte investimento de carbono para a manutenção da simbiose, mesmo quem em outras condições ambientais (baixa luminosidade e alta disponibilidade de nutrientes, por exemplo), o forte dreno de carbono imposto pelo FMA possa limitar a alocação desse recurso para outras estruturas que possam favorecer a sobrevivência da planta nessas condições.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

As gramíneas e as arbóreas pioneiras apresentaram raízes altamente colonizadas pelo FMA e foram muito responsivas à formação da MA, no solo de menor fertilidade, enquanto as espécies tardias foram pouco colonizadas e pouco responsivas, até mesmo no solo menos fértil. Portanto, os resultados obtidos nesse estudo não sustentam a hipótese de que as espécies de planta das fases iniciais são menos dependentes da MA do que as espécies tardias da sucessão proposta por Janos (1980a, 1983) e estão de acordo com os resultados obtidos por Siqueira et al. (1998) e Zangaro et al. (2000), os quais sugeriram que o grau de micotrofia das espécies de plantas tende a diminuir com o avanço do processo da sucessão vegetal.

A depressão observada no desenvolvimento da parte aérea das gramíneas micorrizadas sugere que a associação MA é uma simbiose que funcionalmente pode variar do mutualismo ao parasitismo, dependendo das condições de crescimento da planta. Apesar do forte dreno de carbono pelo fungo que resultou na depressão do crescimento das gramíneas em solos mais férteis, a importância do FMA para a sobrevivência dessas espécies em solos de baixa fertilidade justifica o alto investimento em termos de carbono para a manutenção da simbiose.

A redução nos comprimento total e específico, na densidade e comprimento de pelos absorventes e o maior diâmetro observados nas raízes das espécies arbóreas tardias demonstram a baixa eficiência dessas espécies na utilização do carbono para a construção do sistema de raízes absorventes mais eficientes na absorção de água e nutrientes do solo. Como proposto por Zangaro et al. (2005), tais características morfológicas diminuem a interface de contato entre a superfície da raiz e o solo, e portanto diminuem a probabilidade de encontro da raiz com propágulos do FMA e contribuem para a reduzida colonização observada nas raízes dessas espécies.

## REFERÊNCIAS

- Allen, E. B.; Allen, M. F. 1990. The mediation of competition by mycorrhizae in successional and patchy environments. Pp. 367-389 in Grace, J. B. & Tilman, D. (eds). Perspectives on plant competition. Academic Press, New York, USA.
- Allen, E.B.; Allen, M.F.; Egerton-Warburton, L.; Corkidi L.; Gómez-Pompa, A. 2003. Impacts of Early- and Late-Seral Mycorrhizae during Restoration in Seasonal Tropical Forest, Mexico. *Ecological Application* 13:1701-1717.
- Allen, E.B.; Allen, M.F.; Gómez-Pompa, A. 2005. Effects of mycorrhizae and nontarget organisms on restoration of a seasonal tropical forest in Quintana Roo, Mexico: factors limiting tree establishment. *Restoration Ecology* 13: 325-333.
- Allsopp N, Stock WD. 1992. Density dependent interactions between VA mycorrhizal fungi and even-aged seedlings of two perennial Fabaceae species. *Oecologia* 91: 281–287.
- Augé, R.M. 2001. Water relations, drought and vesicular arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11:3–42.
- Bååth, E.; Hayman, D.S. 1984. Effect of soil volume and plant density on mycorrhizal infection and growth response. *Plant and Soil* 77:373-376.
- Baylis, G.T.S. 1975. The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. In: Sanders FE, Mosse B, Tinker PB (eds) *Endomycorrhizas*. Academic, London, p.373–389.
- Bazzaz, F. A. 1991. Habitat selection in plants. *American Nature* 137:116–130.
- Becker, P. 1983. Ectomycorrhizae on *Shorea* (Dipterocarpaceae) seedlings in a lowland Malaysian rainforest. *The Malaysian Forester* 6:146–170.
- Bethlenfalvay, G.J., Brown, M.S.; Pacovsky, R.S. 1982. Parasitic and mutualistic associations between a mycorrhizal fungus and soybean: development of the host plant. *Phytopathology* 72:889–893.
- Bever, J.D. 2002. Host-specificity of AM fungal population growth rates can generate feedback on plant growth. *Plant Soil* 224:281-290.

- Cardoso, E.J.B.N.; Navarro, R.B.; Nogueira, M.A. 2003. Absorção e translocação de manganês por plantas de soja micorrizadas, sob doses crescentes de deste nutriente. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 27: 415-423.
- Chen, B.D.; Li, X.L.; Tao, H.Q.; Christie, P.; Wong, M.H. 2003. The role of arbuscular mycorrhiza in zinc uptake by red clover growing in a calcareous soil spiked with various quantities of zinc. *Chemosphere* 50:839–846.
- Comas L.H.; Bouma T.J.; Eissenstat, D.M. 2002. Linking root traits to potential growth rate in six temperate tree species. *132:34-43*.
- Crush, J.R. 1973. The effect of *Rhizophagus tenuis* mycorrhizas on ryegrass, cocksfoot and sweet vernal. *New Phytologist* 72:965–973.
- Cuenca, G.; de Andrade, Z.; Escalante, G. 1998. Diversity of glomalean spores from natural, disturbed and revegetated communities growing on nutrient-poor tropical soils. *Soil Biology and Biochemistry* 30:711-719.
- Eissenstat, DM.1992. Costs and benefits of constructing roots of small diameter. *Journal of Plant Nutrition* 15:763-782
- Eissenstat, D.M.; Wells, C.E.; Yanai, R.D.; Whitbeck, J.L. 2000. Building roots in a changing environment: implications for root longevity. *New Phytologist* 147:33-42.
- Gahoonia TS, Nielsen NE, Joshi PA, Jahoor A 2001 A root hairless barley mutant for elucidating genetics of root hairs and phosphorus uptake. *Plant Soil* 235:211–219.
- Gamage H.K.; Singhakumara B.M.P.; Ashton M.S. 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.
- Gehring, C.A. 2003. Growth responses to arbuscular mycorrhizas by rain forest seedlings vary with light intensity and tree species. *Plant Ecology* 167:127–139.
- Gilroy, S.; Jones, D.L. 2000. Through form to function: root hair development and nutrient uptake. *Trends in Plant Science* 5:56-60.
- Giovannetti, M.; Mosse, B. 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infections in roots. *New Phytologist* 84:489-500.

- Graham, J.H.; Duncan, L.W.; Eissenstat, D.M. 1997. Carbohydrate allocation patterns in citrus genotypes as affected by phosphorus nutrition, mycorrhizal colonization and mycorrhizal dependence. *New Phytologist* 135:335-343.
- Graham, J.H.; Abbott, L.K. 2000. Wheat responses to aggressive and nonaggressive arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 220: 207–218.
- Gunatilleke, I.A.U.N.; Ashton, P.M.S., Gunatilleke, C. V. S.; Ashton, P. S. 1996. An overview of seed and seedling ecology of *Shorea* (section *Doona*) Dipterocarpaceae. Pp. 81–102 in Turner, I. M., Diong, C.H., Lim, S. S. L. & Ng, P. K. L. (eds). *Biodiversity and the dynamics of ecosystems*. DIWPA Series Volume 1, Kyoto.
- Hodge, A. 2004. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist* 162:9–24.
- Huang, C.; Webb, M.J.; Graham, R.D. 1996. Pot size affects expression of Mn efficiency in barley. *Plant and soil* 178:205-208.
- Itoh, S.; Barber, S.A. 1983. Phosphorus uptake by six plant species as related to root hairs. *Agronomy Journal* 75:457–461.
- Janos, D.P. 1980a. Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain forest plant growth. *Ecology* 61: 151-162.
- Janos, D. P. 1980b. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* 12: 56-64.
- Janos, D. P. 1983. Tropical mycorrhizas, nutrient cycles and plant growth. p. 327-345 in Sutton, S.L., Whitmore, T. C. & Chadwick, A. C. (eds). *Tropical rain forest: ecology and management*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Janos, D. P. 1995. Mycorrhizas, succession, and the rehabilitation of deforested lands in the humid tropics. Pp. 129-162 in Frankland, J. C., Magan, N. & Gadd, G. M. (eds). *Fungi and environmental change*. British Mycological Society Symposium 20. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Janos, D.P. 2007. Plant responsiveness to mycorrhizal differs from dependence upon mycorrhizal. *Mycorrhizal* 17:75-91.
- Johnson, N.C.; Graham, J.H.; Smith, F.A. 1997. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist* 135:575–586.

- Kaldorf, M.; Kuhn, A.J.; Schröder, W.R.; Hildebrandt, U.; Bothe, H. 1999. Selective element deposits in maize colonized by a heavy metal tolerance conferring arbuscular mycorrhizal fungus. *Journal Plant Physiologic* 154:718–728.
- Kaschuk, G.; Kuyper, T. W.; Leffelaar, P.; Hungia, M.; Giller, K. E. 2009. Are the rates of photosynthesis stimulated by the carbon sink strength of rhizobial and arbuscular mycorrhizal symbioses? *Soil Biology & Biochemistry* 41:1233-1244.
- Kiers, E.T.; van der Heijden, M.G.A. 2006. Mutualistic stability in the mycorrhizal arbuscular symbiosis: exploring hypotheses of evolutionary cooperation. *Ecology* 87: 1627-1636.
- Klironomos, J.N. 2003. Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology* 84:2292-2301.
- Koide, R. 1985. The nature of growth depressions in sunflower caused by vesicular arbuscular mycorrhizal infection. *New Phytologist* 99:449-462.
- Koide, R.; Elliot, G. 1989. Cost, benefit and efficiency of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Functional Ecology* 3:252–255.
- Koide, R.T. 1991. Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection. *New Phytologist* 117:365-386.
- Kothari, S.K.; Marschner, H.; Romheld, V. 1991. Effect of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms on manganese reduction in the rhizosphere and manganese concentrations in maize (*Zea mays* L.). *New Phytologist* 117:649-655.
- Li, H.Y.; Smith, S.E.; Holloway, R.E.; Zhu, Y-G.; Smith, F.A. 2006. Arbuscular mycorrhizal fungi contribute to phosphorus uptake by wheat grown in a phosphorus-fixing soil even in the absence of positive growth responses. *New Phytologist* 172: 536–543.
- Li, H.Y.; Smith, F.A.; Dickson, S.; Holloway, R.E.; Smith, S.E. 2008. Plant growth depressions in arbuscular mycorrhizal symbioses: not just caused by carbon drain? *New Phytologist* 178: 852–862.
- Lynch, J.P.; Ho, M.D. 2005. Rhizoeconomics: Carbon costs of phosphorus acquisition. *Plant and Soil* 269:45-56.
- Moreira, F.M.S.; Siqueira, J.O. 2002. *Microbiologia e Bioquímica do solo*. Universidade de Lavras 523p.

- Manjunath, A.; Habte, M. 1992. Root morphological characteristics of host species having distinct mycorrhizal dependency. *Canadian Journal of Botany* 69:671-676 Marschner H 1998. Role of root growth, arbuscular mycorrhiza, and root exudates for the efficiency in nutrient acquisition. *Field Crops Research* 56:203-207.
- Nielsen, K.L.; Bouma, T.J.; Lynch, J.P.; Eissenstat, D.M. 1998. Effects of phosphorus availability and vesicular-arbuscular mycorrhizas on the carbon budget of common bean (*Phaseolus vulgaris*). *New Phytologist* 139:647-656.
- Nogueira, M.A.; Cardoso, E.J.B.N. 2006. Plant growth and phosphorus uptake in mycorrhizal rangpur lime seedlings under different levels of phosphorus. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 41:93-99.
- Nogueira, M.A.; Nehls, U.; Hampp, R.; Poralla, K.; e Cardoso, E.J.B.N 2007. Mycorrhiza and soil bacteria influence extractable iron and manganese in soil and uptake by soybean. *Plant Soil* 298:273-284.
- Peng, S.; Eissenstat, D. M.; Graham, J. H.; Williams, K. 1993. Growth depression in mycorrhizal citrus at high phosphorus supply: analysis of carbon costs. *Plant Physiologic* 101:1063-1071.
- Phillips, J.M.; Hayman, D.S. 1970. Improved procedures for clearing roots for rapid assessment of infection. *Transactions of British Mycological Society* 55:158-161.
- Picone, C. 2000. Diversity and abundance of arbuscular-mycorrhizal fungus spores in tropical forest and pasture. *Biotropica* 32:734-750.
- Plenchette, C.; Fortin, J. A.; 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 and Soil* 70:191-209.
- Powers, J.S.; Treseder, K.K.; Lerdau, M.T. 2005. Fine roots, arbuscular mycorrhizal hyphae and soil nutrients in four neotropical rain forests: patterns across large geographic distance. *New Phytologist* 165:913-921.
- Pouyu-Rojas, E.; Siqueira, J.O.; Santos, J.G.D. 2006. Compatibilidade simbiótica de fungos micorrizicos arbusculares com espécies arbóreas tropicais. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 30:413-424.

- Raghothama, K.G.; Karthikeyan, A.S. 2005 Phosphate acquisition. *Plant Soil* 274:37–49.
- Shah, M.A.; Reshi, Z.A.; Khasa, D. 2009. Arbuscular mycorrhizal status of some Kashmir Himalayan alien invasive plants. *Mycorrhizal* 20:67-72.
- Siqueira, J.O.; Carneiro, M.A.C.; Curi, N.; Rosado, S.C.S.; Davide, A.C. 1998. Mycorrhizal colonization and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in Southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management* 107:241-252.
- Siqueira, J.O.; Saggin-Junior, O.J. 2001. Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian native woody species. *Mycorrhizal* 11:245-255.
- Smith, S.E.; Read, D.J. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*, 3rd edn. Elsevier and Academic, New York, London, Burlington, San Diego.
- Soares, C.R.F.S.; Siqueira, J.O. 2008. Mycorrhizal and phosphate protection of tropical grass species against heavy metal toxicity in multi-contaminated soil. *Biological Fertility Soils* 44:833-841.
- Souza, R.P.; Válio, I.F.M. 2001. Seed size, Seed germination, and seedling survival of brazilian tropical tree species differing in successional status. *Biotropica* 33: 447-457.
- Tennant, D. 1975. A test of modified line intersect method of estimating root length. *Journal of Ecology* 63: 995-1001.
- Treseder KK 2004. A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO<sub>2</sub> in field studies. *New Phytologist* 164: 347-355.
- Vandresen J; Nishidate FR; Torezan J.M.D; Zangaro W. 2007. Inoculação de fungos micorrízicos arbusculares e adubação na formação e pós-transplante de mudas de cinco espécies arbóreas nativas do sul do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 21:753-765.
- Wright, I.J.; Westoby, M. 1999. Differences in seedling growth behavior among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology* 87: 85-97.
- Zangaro, W.; Bononi, V.L.R.; Truffen, S.B. 2000. Mycorrhizal dependency inoculum potential and habitat preference of native woody specie in South Brazil. *Journal Tropical of Ecology* 16:603-622.

- Zangaro, W.; Nisizaki, S.M.A.; Domingos, J.C.B.; Nakano, E.M. 2003. Mycorrhizal response and sucessional status in 80 woody species from south Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 19:315-324.
- Zangaro, W.; Nishidate, F.R.; Camargo, F.R.S.; Romagnoli GG, Vandresen J. 2005. Relationships among arbuscular mycorrhizal, root morphology and seedling growth of tropical native woody species in the southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 21: 529-540.
- Zangaro, W.; Nishidate, F.R.; Vandresen, J.; Andrade, G.; Nogueira, M.A. 2007. Root mycorrhizal colonization and plant responisiviness are related to plasticity, soil fertility and sucessional status of native woody species in southern Brazil. *Journal of Tropical ecology* 23:53-62.
- Zangaro, W.; Assis, R.L.; Rostirola, L.V.; Souza, P.B.; Gonçalves, M.C.; Andrade, G.; Nogueira, M.A. 2008. Changes in arbuscular mycorrhizal associations and fine root traits in sites under plant sucessional phases in southern Brazil. *Mycorrhizal* 19:37-45.
- Zangaro, W.; Torezan, J.M.D.; Andrade, G.; Nogueira, M.A. 2009. Influence of organic substrates dilution, arbuscular mycorrhizal fungi and different container volume on seedlings growth of *Heliocarpus americanus* L. (jangadeiro). *Restoration Ecology* (submetido).
- Zhu, Y.G.; Christie, P.; Laidlaw, A.S. 2001. Uptake of Zn by arbuscular mycorrhizal white clover from Zn-contaminated soil. *Chemosphere* 42:193–199.