



UNIVERSIDADE  
ESTADUAL DE LONDRINA

---

BREYNNER GUSTAVO PAVÃO BERTAGNOLI

**INFLUÊNCIA DA REDE MICORRÍZICA COMUM EM  
ESPÉCIES DE PLANTAS DAS DIFERENTES FASES DA  
SUCESSÃO**

---

Londrina  
2022

BREYNNER GUSTAVO PAVÃO BERTAGNOLI

**INFLUÊNCIA DA REDE MICORRÍZICA COMUM EM  
ESPÉCIES DE PLANTAS DAS DIFERENTES FASES DA  
SUCESSÃO**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina - UEL, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor.

Orientador: Prof. Dr. José Antonio Pimenta

Coorientador: Dr. Arnaldo Colozzi Filho

Londrina  
2022

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

Bertagnoli, Breyner Gustavo Pavão.

Influência da rede micorrízica comum em espécies de plantas das diferentes fases da sucessão / Breyner Gustavo Pavão Bertagnoli. - Londrina, 2022. 202 f. : il.

Orientador: José Antonio Pimenta.

Coorientador: Arnaldo Colozzi Filho.

Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, 2022.

Inclui bibliografia.

1. Rede micorrízica - Tese. 2. Sucessão ecológica - Tese. 3. Gramínea exótica invasora - Tese. 4. Arbóreas nativas - Tese. I. Pimenta, José Antonio. II. Colozzi Filho, Arnaldo. III. Universidade Estadual de Londrina. Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas. IV. Título.

CDU 574

BREYNNER GUSTAVO PAVÃO BERTAGNOLI

**INFLUÊNCIA DA REDE MICORRÍZICA COMUM EM  
ESPÉCIES DE PLANTAS DAS DIFERENTES FASES DA  
SUCESSÃO**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina - UEL, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor.

**BANCA EXAMINADORA**

---

Dr. José Antonio Pimenta  
Universidade Estadual de Londrina - UEL

---

Dra. Rosilaine Carrenho  
Universidade Estadual de Maringá - UEM

---

Dr. Artur Berbel Lirio Rondina  
Centro Universitário das Faculdades Integradas  
de Ourinhos - Unifio

---

Dra. Renata Stolf Moreira  
Universidade Estadual de Londrina - UEL

---

Dr. Weliton José da Silva  
Universidade Estadual de Londrina - UEL

14 de dezembro de 2022.

BERTAGNOLI, Breyner Gustavo Pavão. **Influência da rede micorrízica comum em espécies de plantas das diferentes fases da sucessão**. 2022. 202 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2022.

## RESUMO

Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) que colonizam a raiz de uma planta podem, ao mesmo tempo, colonizar a raiz de outras plantas da mesma ou de espécies diferentes, formando uma rede de comunicação subterrânea denominada de rede micorrízica comum (RMC). As plantas podem utilizar a RMC como via de competição e suprimir outras plantas através da assimetria na distribuição de recursos disponibilizados pela RMC, podendo alterar a dinâmica da comunidade de plantas e dos grupos ecológicos da sucessão, sobretudo no estabelecimento e crescimento de plântulas. Desse modo, o objetivo geral foi avaliar a influência da RMC originada de plantas juvenis e adultas no estabelecimento e crescimento de plântulas dos diferentes grupos ecológicos da sucessão, sendo uma gramínea, uma arbórea pioneira e uma arbórea secundária tardia. As plantas utilizadas foram: a gramínea invasora *Brachiaria brizantha*, a arbórea pioneira *Heliocarpus popayanensis* e a arbórea secundária tardia *Cariniana estrellensis*, ambas nativas da Floresta Estacional Semidecidual do Sul do Brasil. As plantas cresceram em substrato composto por solo fértil e areia esterilizada na proporção de 3:1 e com 640 esporos de FMA nativos por grama de solo. Foi determinado o conteúdo de macro e micronutrientes das plântulas, plantas juvenis e plantas adultas. Os parâmetros de crescimento das plântulas avaliados foram: altura, número de folhas, área foliar, massa seca da raiz e da parte aérea, razão raiz:parte aérea, resposta competitiva e taxa de crescimento relativo. A assimilação líquida de CO<sub>2</sub> e a colonização micorrízica das raízes foram quantificadas nas arbóreas juvenis e *B. brizantha* adulta. A RMC originada pela gramínea *B. brizantha* adulta suprimiu fortemente as plântulas das três espécies avaliadas, inclusive provocando a morte da *H. popayanensis*. A RMC originada pela planta juvenil de *H. popayanensis* suprimiu moderadamente as plântulas das três espécies avaliadas e a RMC originada pela planta juvenil de *C. estrellensis* suprimiu fracamente as plântulas das três espécies avaliadas. Quando a parte aérea da *B. brizantha* foi podada, os efeitos negativos sobre as plântulas das três espécies foram interrompidos. Porém, após os rebrotamentos, a supressão retornou. Além disso, quando houve interrupção da RMC, os efeitos negativos sobre as plântulas foram eliminados totalmente. O mecanismo de recompensa recíproca atuante na RMC conduziu o fluxo de nutrientes em direção à planta com maior assimilação líquida de CO<sub>2</sub> (maior produção de fotoassimilados), a qual contribuiu com maior quantidade de carbono para os fungos da RMC. Dessa forma, houve a formação de um gradiente de supressão de plântulas e a força de supressão foi inversamente relacionada com o avanço dos grupos ecológicos de plantas da sucessão, sendo representado da seguinte forma: *B. brizantha* > *H. popayanensis* > *C. estrellensis*.

**Palavras-chave:** recompensa recíproca; fungo micorrízico arbuscular; gramíneas invasoras; arbóreas nativas; reflorestamento.

BERTAGNOLI, Breyner Gustavo Pavão. **Influence of the common mycorrhizal network on plant species at different stages of succession.** 2022. 202 p. Thesis (Doctorate in Biological Sciences) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2022.

## ABSTRACT

Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) that colonize the root of a plant can, at the same time, colonize the root of other plants of the same or different species, forming an underground communication network called the common mycorrhizal network (CMN). Plants can use the CMN as a way of competition and suppress other plants through the asymmetry in the distribution of resources made available by the CMN, which can change the dynamics of the plant community and the ecological groups of the succession, especially in the establishment and growth of seedlings. Thus, the general objective was to evaluate the influence of CMN originated from juvenile and adult plants on the establishment and growth of seedlings of the different ecological groups of the succession, being a grass, a pioneer tree and a late secondary tree. The plants used were: the invasive grass *Brachiaria brizantha*, the native pioneer tree *Heliocarpus popayanensis* and the native late secondary tree *Cariniana estrellensis*, both native to the Semideciduous Seasonal Forest of southern Brazil. The plants grew in a substrate composed of fertile soil and sterilized sand at a ratio of 3:1 and with 640 spores of native AMF per gram soil. The macro and micronutrient content of seedlings, juvenile plants and adult plants was determined. The seedling growth parameters evaluated were: height, number of leaves, leaf area, root and shoot dry mass, root:shoot ratio, competitive response and relative growth rate. Net CO<sub>2</sub> assimilation and root mycorrhizal colonization were quantified in juvenile trees and adult *B. brizantha*. The CMN originated by the grass *B. brizantha* strongly suppressed the seedlings of the three evaluated species, including causing the death of *H. popayanensis*. The CMN originated by the juvenile plant of *H. popayanensis* moderately suppressed the seedlings of the three evaluated species and the CMN originated by the juvenile plant of *C. estrellensis* weakly suppressed the seedlings of the three evaluated species. When the shoot of *B. brizantha* was pruned, the negative effects on the seedlings of the three species were stopped. However, after regrowth, suppression returned. Furthermore, when the CMN was severed, the negative effects on the seedlings were totally eliminated. The reciprocal reward mechanism acting in the CMN directed the flow of nutrients towards the plant with greater net assimilation of CO<sub>2</sub> and, consequently, greater production of photoassimilates, which contributed with greater amount of carbon to the fungi of the CMN. Thus, there was the formation of a gradient of seedling suppression and the suppression force was inversely related to the advancement of ecological groups of plants in the succession, being represented as follows: *B. brizantha* > *H. popayanensis* > *C. estrellensis*.

**Key words:** reciprocal reward; arbuscular mycorrhizal fungi; invasive grasses; native trees; reforestation.

## LISTA DE FIGURAS

### CAPÍTULO 1

- Figura 1** – Altura, número de folhas e área foliar de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* crescidas por 225 dias sob influência da rede micorrízica comum (RMC) originada de *B. brizantha* (---▲---) ou sem RMC (—■—). Médias seguidas pela mesma letra, no mesmo dia após a emergência, não diferem entre si pelo teste *t* de Student a 95% ( $p < 0,05$ ). Barras indicam erro padrão. † indica morte da plântula.....73
- Figura 2** – Altura, número de folhas e área foliar de *H. popayanensis* e *C. estrellensis* crescidas sob influência da rede micorrízica comum (RMC) originada de *B. brizantha* (---▲---), de *B. brizantha* com a parte aérea podada (—■—) e de *B. brizantha* com a RMC interrompida (....●....). Médias seguidas pela mesma letra, no mesmo dia após a poda da *B. brizantha* e interrupção da RMC não diferem entre si pelo teste de Tukey a 95% ( $p < 0,05$ ). Barras indicam erro padrão. † indica morte da plântula. A interrupção da RMC ocorreu semanalmente após 90 dias da emergência das plântulas e as podas de *B. brizantha* ocorreram aos 90 e 270 (dia 0 e 180 das interferências) dias após a emergência das plântulas.....73
- Figura 3** – Resposta competitiva de *B. brizantha* (□), *H. popayanenses* (■) e *C. estrellensis* (▣) crescidas sob influência da rede micorrízica comum (RMC) originada de *B. brizantha* (A), *B. brizantha* com a parte aérea podada (B) e com a RMC interrompida (C). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste *t* de Student a 95% ( $p < 0,05$ ). Barras indicam erro padrão, DP indica dados perdidos e † indica morte da plântula.....73

### CAPÍTULO 2

- Figura 1** – Altura, número de folhas e área foliar de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* crescidas durante 225 dias sob influência da rede micorrízica comum (RMC) originada de *B.*

*brizantha* (—■—), *H. popayanensis* (-▲-) e *C. estrellensis* (.....●.....) juvenis ou com ausência de RMC (—◆—). Médias seguidas verticalmente de pelo menos uma mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 95% ( $p < 0,05$ ). Barras indicam erro padrão e † indica morte da planta .....115

**Figura 2** – Resposta competitiva de plântulas de *B. brizantha* (□), *H. popayanenses* (■) e *C. estrellensis* (▣) crescidas sob influência da rede micorrízica comum (RMC) originada de *B. brizantha* juvenis (A), *H. popayanensis* juvenis (B) e *C. estrellensis* juvenis (C). Médias seguidas pela mesma letra nas colunas não diferem entre si pelo teste *t* de Student (A) e de Tukey (B e C) a 95% ( $p < 0,05$ ). Barras indicam erro padrão e † indica morte da planta .....115

## LISTA DE TABELAS

### CAPÍTULO 1

- Tabela 1** – Conteúdo de nutrientes na parte aérea de plântulas de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* crescidas por 225 dias sob influência da rede micorrízica comum (RMC) originada de *B. brizantha* (+ RMC) ou sem RMC (- RMC). Médias seguidas pela mesma letra na coluna, para a mesma espécie, não diferem entre si pelo teste *t* de Student a 95% ( $p < 0,05$ ). O erro padrão está entre parênteses. MI indica material insuficiente para análise. † indica morte da plântula.....77
- Tabela 2** – Conteúdo de nutrientes na parte aérea de plântulas de *H. popayanensis* e *C. estrellensis* crescidas sob influência da RMC originada de *B. brizantha* (+ RMC), crescidas com *B. brizantha* com a parte aérea podada (*Bb* podada) e crescidas com a RMC interrompida (RMC interrompida). Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste *t* de Student para *H. popayanensis* ou pelo teste de Tukey para *C. estrellensis* a 95% ( $p < 0,05$ ). O erro padrão está entre parênteses. CV indica coeficiente de variação. † indica morte da plântula.....78
- Tabela 3** – Assimilação líquida de  $CO_2$  por *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* adultas e crescidas sem influência de RMC, tipo predominante e porcentagem de colonização micorrízica. Médias seguidas pela mesma letra nas linhas não diferem entre si pelo teste de Tukey a 95% ( $p < 0,05$ ). O erro padrão está dentro dos parênteses. CV indica coeficiente de variação .....79
- Tabela 4** – Massa de matéria seca de raízes (MSR), massa de matéria seca da parte aérea (MSPA), razão raiz/parte aérea (R:PA) e taxa de crescimento relativo (TCR) das plântulas de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* crescidas sob influência da rede micorrízica comum originada de *B. brizantha* (+ RMC) ou sem RMC (- RMC). Médias seguidas pela mesma letra na linha não diferem entre si pelo teste *t* de Student a 95%

( $p < 0,05$ ). O erro padrão está entre parênteses. † indica à morte da plântula.....80

- Tabela 5** – Massa de matéria seca de raízes (MSR), massa de matéria seca da parte aérea (MSPA), razão raiz/parte aérea (R:PA) e taxa de crescimento relativo (TCR) de *H. popayanensis* e *C. estrellensis* crescidas sob influência da rede micorrízica comum (RMC) originada de *B. brizantha* (+ RMC), *B. brizantha* com a parte aérea podada (*Bb* podada) e com a RMC interrompida (RMC interrompida). Médias seguidas pela mesma letra na linha não diferem entre si pelo teste *t* de Student para *H. popayanensis* ou pelo teste de Tukey para *C. estrellensis* a 95% ( $p < 0,05$ ). O erro padrão está entre parênteses. CV indica coeficiente de variação. † indica morte da plântula.....81

## CAPÍTULO 2

- Tabela 1** – Conteúdo de nutrientes de plântulas de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* crescidas durante 225 dias sob influência da rede micorrízica comum (RMC) originada de *B. brizantha* (*Bb*), *H. popayanensis* (*Hp*) e *C. estrellensis* (*Ce*) juvenis e com ausência de RMC (- RMC). Médias seguidas pela mesma letra nas colunas não diferem entre si pelo teste de Tukey a 95% ( $p < 0,05$ ). O erro padrão encontra-se dentro dos parênteses, MI indica material insuficiente para análise, CV indica coeficiente de variação e † indica morte da planta .....118
- Tabela 2** – Assimilação líquida de  $CO_2$  de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* juvenis crescidas sem influência de RMC, morfologia dos arbúsculos e porcentagem de colonização das raízes por FMA. Médias seguidas pela mesma letra nas linhas não diferem entre si pelo teste de Tukey a 95% ( $p < 0,05$ ). O erro padrão está dentro dos parênteses e CV indica coeficiente de variação.....120
- Tabela 3** – Massa seca da raiz (MSR), massa seca da parte aérea (MSPA), razão raiz:parte aérea (R:PA) e taxa de crescimento relativo (TCR) das plântulas de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e

*C. estrellensis* crescidas sob influência da rede micorrízica comum (RMC) originada de *B. brizantha* (*Bb*), *H. popayanensis* (*Hp*) e *C. estrellensis* (*Ce*) juvenis e com ausência de RMC (-RMC). Para cada espécie separadamente, médias seguidas pela mesma letra nas linhas não diferem entre si pelo teste de Tukey a 95% ( $p < 0,05$ ). O erro padrão está dentro dos parênteses, CV indica coeficiente de variação e † indica à morte da planta .....121

**Tabela 4** – Conteúdo de nutrientes das plantas juvenis de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis*, originadoras da rede micorrízica comum (RMC), ao final de 225 dias de crescimento, conectadas pela RMC com as plântulas de *B. brizantha* (*Bb*), *H. popayanensis* (*Hp*) e *C. estrellensis* (*Ce*). Médias seguidas de pelo menos uma mesma letra nas colunas não diferem entre si pelo teste de Tukey a 95% ( $p < 0,05$ ). O erro padrão está dentro dos parênteses e CV indica coeficiente de variação.....122

**Tabela 5** – Massa seca da parte aérea (MSPA) das plantas juvenis de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis*, originadoras da rede micorrízica comum (RMC), ao final de 225 dias de crescimento, conectadas pela RMC com as plântulas de *B. brizantha* (*Bb*), *H. popayanensis* (*Hp*) e *C. estrellensis* (*Ce*). Para cada espécie separadamente, médias seguidas pela mesma letra na linha não diferem entre si pelo teste de Tukey a 95% ( $p < 0,05$ ). O erro padrão está dentro dos parênteses e CV indica coeficiente de variação .....124

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

FMA	Fungos micorrízicos arbusculares
RMC	Rede micorrízica comum
AMF	Arbuscular mycorrhizal fungi
CMN	Common mycorrhizal network
BAV	Biologia Animal e Vegetal
UEL	Universidade Estadual de Londrina
Cfa	Clima subtropical, com verão quente
H+Al	Acidez potencial
SB	Soma de bases
CTC	Capacidade de troca de cátions
V	Saturação por bases
IRGA	Analisador de gás infravermelho
MSC	Massa seca da plântula com influência
MSS	Massa seca da plântula sem influência
TCR	Taxa de crescimento relativo
W	Média da massa seca total da plântula
t	Tempo decorrido em dias
RC	Resposta competitiva
MSR	Massa seca da raiz
MSPA	Massa seca da parte aérea
R:PA	Razão raiz:parte aérea
CAPES	Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	12
<b>2</b>	<b>REVISÃO BIBLIOGRÁFICA</b> .....	15
2.1	FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES .....	15
2.1.1	Formação da Simbiose.....	17
2.1.2	Benefícios da Associação Micorrízica Arbuscular .....	19
2.2	REDE MICORRÍZICA COMUM.....	22
2.2.1	Rede Micorrízica Comum e a Competição entre Plantas .....	25
2.3	SUCESSÃO ECOLÓGICA DE PLANTAS .....	30
2.3.1	Brachiaria Brizantha .....	33
2.3.2	Heliocarpus Popayanensis .....	35
2.3.3	Cariniana Estrellensis .....	35
<b>3</b>	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	36
<b>4</b>	<b>CAPÍTULO 1 - A REDE MICORRÍZICA COMUM ORIGINADA DE BRACHIARIA BRIZANTHA SUPRIME O CRESCIMENTO DE PLÂNTULAS DA PRÓPRIA GRAMÍNEA E DE ARBÓREAS NATIVAS DO SUL DO BRASIL</b> .....	48
<b>5</b>	<b>CAPÍTULO 2 - OCORRÊNCIA DE GRADIENTE DE SUPRESSÃO DE PLANTAS VIA REDE MICORRÍZICA COMUM ENTRE ESPÉCIES DOS DIFERENTES GRUPOS ECOLÓGICOS DA SUCESSÃO</b> .....	82
<b>6</b>	<b>CONCLUSÃO GERAL</b> .....	125
	<b>ANEXOS</b> .....	126
	ANEXO A - Fotos dos experimentos .....	130
	ANEXO B - Normas da revista New Phytologist.....	185

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) são organismos biotróficos obrigatórios pertencentes ao filo Glomeromycota e realizam associação simbiótica com espécies representantes de cerca de 80% das famílias de plantas terrestres (SMITH; READ, 2008). A associação entre FMA e plantas é, na maioria das vezes, do tipo mutualística, na qual ambos são beneficiados, sendo a base da simbiose a troca de substâncias entre os parceiros. Nessa associação, os FMA são responsáveis por absorver água e nutrientes do solo e fornecê-los para as plantas, as quais retribuem com o fornecimento de fotoassimilados como fonte de carbono (STÜRMER; SIQUEIRA, 2013).

Os FMA desempenham papel fundamental na manutenção e na dinâmica dos ecossistemas vegetais, sendo muito importantes na nutrição das diferentes espécies de plantas (MERGULHÃO et al., 2014). As hifas fúngicas que emanam das raízes aumentam a área de exploração do solo e são capazes de obter nutrientes inacessíveis às raízes das plantas, sendo essenciais na absorção de nutrientes de baixa mobilidade no solo e na absorção de água (FOLLI-PEREIRA et al., 2012). Além de promover diversos benefícios diretos para as plantas, os FMA promovem benefícios indiretos, como aumento da agregação e a descontaminação de solos. Além disso, os FMA podem colonizar, ao mesmo tempo, raízes de diferentes plantas, podendo ser da mesma espécie ou não, formando uma rede de comunicação subterrânea denominada de rede micorrízica comum (RMC). Por meio dessa rede, os FMA são capazes de interconectar e promover a troca de substâncias entre os indivíduos pertencentes a RMC, podendo alterar significativamente a dinâmica da ecologia da comunidade de plantas (GIOVANNETTI et al., 2004).

A RMC pode ser formada por uma ou mais espécies de FMA, sendo que suas hifas colonizam as raízes de plantas vizinhas ou por anastomose, no qual ocorre a fusão de hifas interconectando o micélio de diferentes espécies de FMA, porém geneticamente próximos, os quais colonizam outras plantas da mesma espécie ou de espécies diferentes (GIOVANNETTI et al., 2004; MIKKELSEN et al., 2008). A RMC, mediada pelos FMA formadores da rede, permite que plantas vizinhas troquem nutrientes e água (WEREMIJEWICZ et al., 2016), compostos sinalizadores (SONG et al., 2014; CABRAL et al., 2018), compostos aleloquímicos (BARTO et al.,

2011) e fotoassimilados (BEVER et al., 2010). Além disso, a RMC pode ser utilizada como via de competição entre plantas, na qual determinadas espécies recebem maior quantidade de recursos que são disponibilizados na RMC, em detrimento de outras espécies de plantas (MERRILD et al., 2013). Nesse sentido, a interação planta-planta via RMC pode estabilizar ou desestabilizar toda a comunidade de plantas, influenciar no estabelecimento de plântulas e favorecer a distribuição assimétrica de nutrientes (WAGG et al., 2011).

As plantas contribuem com diferentes quantidades de carbono para a manutenção da RMC, podendo, dessa forma, influenciar na quantidade de nutrientes recebidos em troca (SELOSSE et al., 2006). Wyatt et al. (2014) sugerem que a quantidade de nutrientes repassados às plantas é regulada pelo próprio FMA formador da RMC, o qual dá preferência para as plantas que fornecem mais carbono e, desse modo, retribui com maior fornecimento de nutrientes, mecanismo denominado de recompensa recíproca. Nesse mecanismo, a quantidade de nutrientes fornecidos pelos fungos às plantas é diretamente proporcional à quantidade de carbono que ele recebe. Muitas vezes o fungo acumula grandes quantidades de fósforo e outros nutrientes em suas estruturas, como esporos, vesículas e hifas, ao invés de repassá-los para as plantas, principalmente quando recebem baixas quantidades de carboidratos das plantas hospedeiras (LEKBERG et al., 2010).

A assimetria na distribuição dos nutrientes pela RMC pode ser muito acentuada entre as plantas que pertencem aos diferentes grupos ecológicos da sucessão, uma vez que de acordo com o grupo ecológico que a planta pertence, há determinadas características intrínsecas, como maior ou menor taxa de produção de carboidratos, podendo afetar na dinâmica do fluxo de nutrientes da RMC (ZANGARO et al. 2018). Além disso, as diferentes fases de desenvolvimento da planta também podem afetar na distribuição de nutrientes da RMC (MERRILD et al., 2013), visto que a grande maioria das espécies vegetais, em alguma fase do seu ciclo de vida, encontra-se conectada pela RMC (NEWMAN, 1988). Dessa forma, a RMC pode ser considerada um dos principais componentes dos ecossistemas terrestres que pode influenciar nos processos da sucessão de plantas (SELOSSE et al., 2006). No entanto, diversos fatores relacionados a RMC ainda são poucos estudados, como quem controla essa rede, a direção do fluxo de nutrientes e as espécies de plantas que são beneficiadas ou prejudicadas (WALDER, 2014). Além disso, estudos sobre a influência da RMC

considerando espécies de plantas pertencentes aos diferentes grupos ecológicos da sucessão são escassos.

Nesse sentido, o objetivo geral foi avaliar a influência da RMC originada de plantas juvenis e adultas no estabelecimento e crescimento de plântulas de diferentes grupos ecológicos da sucessão, sendo uma gramínea, uma arbórea pioneira e uma arbórea secundária tardia. As hipóteses testadas neste estudo foram: o mecanismo de recompensa recíproca, atuante na RMC, resultará no maior fornecimento de nutrientes disponíveis na rede em direção às plantas juvenis de *H. popayanensis* e *C. estrellensis* e adultas de *B. brizantha* em detrimento das plântulas, provocando supressão no crescimento das plântulas dessas três espécies. Além disso, com a interrupção da RMC ou com a poda da *B. brizantha* adulta os efeitos supressivos sobre as plântulas serão eliminados. Porém, após a rebrota, a supressão retornará.

## 2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

### 2.1 FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES

Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) são organismos biotróficos obrigatórios pertencentes ao filo Glomeromycota. Fazem associação com plantas vasculares terrestres, epífitas, aquáticas e com rizoides de briófitas e vegetais basais formando, na maioria das vezes, relação simbiótica mutualística, no qual ambos são beneficiados (SOUZA et al., 2010). A base da simbiose é a troca de nutrientes, sendo que o fungo é responsável por fornecer água e nutrientes para a planta e em troca recebe fotoassimilados como fonte de energia (COLOZZI-FILHO; CARDOSO, 2000; STÜRMER; SIQUEIRA, 2013). Os FMA são dependentes dos fotoassimilados fornecidos pelas plantas hospedeiras como única fonte de carbono, sendo incapazes de completar seu ciclo de vida na ausência das plantas (SMITH; READ, 2008).

O filo Glomeromycota é dividido em três classes, cinco ordens, 15 famílias, 38 gêneros e 288 espécies (ÖPIK; DAVISON, 2016). Os FMA são hipógeos, cosmopolitas e realizam associação simbiótica com espécies representantes de cerca de 80% das famílias de plantas terrestres (SMITH; READ, 2008). Existem evidências obtidas a partir de estudos com fósseis que esses fungos surgiram há, aproximadamente, 400 milhões de anos e foram peças-chave na adaptação das espécies vegetais e na conquista do ambiente terrestre. Existem fósseis de plantas da Era Paleozoica com diversas estruturas de FMA, evidenciando a importância e o quão antiga é essa associação fungo-planta (BRUNDRETT, 2009).

A principal característica, que é intrínseca aos FMA, foi denominada de arbúsculo. Esta estrutura típica é formada no interior das células corticais das raízes finas (absorventes) dos vegetais, sendo responsável pela troca de substâncias entre o fungo e a planta hospedeira. Os arbúsculos são formados logo no início da infecção da raiz, cerca de dois dias, por meio de ramificações repetidas da hifa que apresenta o formato de uma pequena árvore (arbusto  $\approx$  arbúsculo) no interior da célula do córtex da raiz. Durante a formação do arbúsculo, a ramificação da hifa empurra a membrana plasmática da célula cortical da raiz, sem danificá-la (invaginação da membrana), criando uma vasta área de contato membra-membrana (RAMOS; MARTINS, 2010). Os sítios de troca de nutrientes entre os simbiontes

(arbúsculos) apresentam um tempo de vida curto, cerca de oito dias, permitindo que uma mesma célula do córtex da raiz seja colonizada diversas vezes (PARNISKE, 2008).

Além dos arbúsculos, os FMA apresentam hifas cenocíticas que se difundem no interior do córtex das raízes finas, micélio externo a raiz, esporos e vesículas. As hifas que estão internamente nas raízes colonizam a região cortical e se estendem nos espaços intercelulares e podem ramificar para o interior da célula do córtex, formando o arbúsculo. O micélio externo conecta as hifas internas localizadas nas raízes finas da planta ao solo, sendo responsável pela exploração do solo (COLOZIFILHO, 1999). Os esporos são as principais estruturas de resistência e propagação dos FMA e por meio de suas características, como tamanho, coloração e aspecto da parede, pode-se classificar e identificar espécies (MOREIRA; SIQUEIRA, 2006).

Existem numerosos trabalhos utilizando os FMA, no entanto, a genética desses fungos ainda não é totalmente conhecida. Os FMA são haploides, fato que fez com que esses organismos fossem considerados exclusivamente clonais, contrariando a evolução, na qual prediz a extinção acelerada de organismos que se reproduzem unicamente por meio de clonagem por longos períodos (SOUZA et al., 2008). Entretanto, Croll et al. (2009) encerraram as dúvidas sobre a reprodução desses fungos, observando a formação de anastomose (fusão de células das hifas) e a troca de material genético entre estirpes completamente distintas.

Os FMA produzem esporos assexuais na ponta das hifas e os liberam no solo ou no interior das raízes. Os esporos são unicelulares e multinucleados, com formato globoso a subgloboso, com coloração translúcida a marrom e de tamanho variando entre 22 e 1050  $\mu\text{m}$  de diâmetro (SCHENCK; PEREZ, 1990), sendo considerados os maiores esporos do reino Fungi. Essas estruturas são produzidas em grandes quantidades, sendo possível encontrar centenas ou até milhares em 1 g de solo (EGAN et al., 2014).

A dispersão dos FMA ocorre por meio de esporos e hifas, que são considerados os principais propágulos. Os esporos podem percorrer distâncias de até 2 km, sendo transportados por meio da ação do vento e animais invertebrados (colêmbolas e minhocas) e as hifas podem alcançar até 10 m de distância devido a anastomose (KIVLIN et al., 2011). Após sua dispersão, os propágulos produzidos pelos FMA atuam com o objetivo de colonizar as raízes das plantas.

### 2.1.1 Formação da Simbiose

A associação entre raízes de plantas e fungos foi denominada de micorrízica (do grego *mukès* = fungo e *rhiza* = raiz) e ocorre devido à sinalização por meio da liberação de moléculas entre ambos na rizosfera. A planta libera hormônio vegetal denominado de estrigolactona, que estimula a germinação de esporos e a ramificação do micélio externo dos FMA. Por outro lado, as hifas liberam substâncias denominadas de fatores micorrízicos, formados por lipo-quitoo-oligossacarídeos e quitoo-oligossacarídeos, os quais são reconhecidos pela planta hospedeira e assim, ocorre ativação da via de sinalização de simbiose (OLDROYD, 2013).

O contato físico entre a hifa fúngica com a superfície da raiz fina (absorvente) da planta induz a produção de enzimas pelos fungos com o objetivo de degradar a parede celular dos pelos absorventes ou de outras células da epiderme da raiz, facilitando sua entrada. Dessa maneira, ocorre a formação do hifopódio, estrutura que conduz na proliferação de hifas intercelulares e ao desenvolvimento de arbúsculos no interior das células corticais das raízes (OLDROYD, 2013). O desenvolvimento dos arbúsculos forma uma membrana periarbuscular, devido à invaginação da membrana celular vegetal, desse modo, a membrana periarbuscular do arbúsculo e a membrana da célula cortical formarão uma eficiente interface de troca bidirecional de substâncias (BONFANTE; GENRE, 2010).

A invasão de hifas de FMA nos tecidos da planta hospedeira ocorre devido a uma reestruturação no interior das células corticais das raízes finas, provocando a migração de organelas e microtúbulos, abrindo caminho para a entrada das hifas e a formação de arbúsculos. Além disso, com o estabelecimento da simbiose ocorrem diversas modificações na expressão gênica do fungo e da planta, provocando alterações morfofisiológicas essenciais para a transferência de substâncias (REQUENA et al., 2003).

Em um estudo sobre a sinalização molecular e a transdução de sinais durante a associação micorrízica, Kiriachek et al. (2009) ratificaram que o processo de sinalização entre os indivíduos é fundamental para a ocorrência da interação. Segundo os autores, a percepção de ambos os simbiossomas ocorre antes do contato físico, envolvendo moléculas do exsudado de origem vegetal e sinais moleculares dos FMA. No entanto, sabe-se que a germinação dos esporos não necessita exclusivamente de um sinal vegetal. Existem estudos que demonstram que essas

estruturas são capazes de germinar sob condições físicas, químicas e microbiológicas adequadas (HARRISON, 2005; GIOVANNETTI et al., 2010).

Alguns fatores, como a disponibilidade de P no solo, podem influenciar diretamente na sinalização da planta com os FMA. Plantas deficientes em P produzem maiores quantidades de compostos sinalizadores ativos, enquanto plantas bem nutridas com P produzem menores quantidades desses compostos. Dessa forma, solos com elevados teores de P são capazes de provocar efeito de diminuição de compostos sinalizadores nas plantas, diminuindo a colonização das raízes finas por hifas dos FMA (KIRIACHEK et al., 2009).

Gallaud (1904) identificou duas formações morfológicas distintas durante a colonização do interior das raízes finas pelas hifas dos FMA. As formações do tipo *Paris* ocorrem com o desenvolvimento extensivo de hifas mais grossas no interior das células corticais das raízes, ocorrem em menores quantidades e apresentam formato enovelado, denominadas de hifas arbusculares. Essas estruturas são comuns em plantas arbóreas, caracterizadas por desenvolvimento mais lento e aquelas com menor dependência da simbiose (AHULU et al., 2005). Na formação do tipo *Arum*, as hifas crescem entre as células de maneira linear e longitudinal no córtex da raiz, formando estruturas mais finas e com mais ramificações no interior das células, configurando os arbúsculos propriamente ditos. Desse modo, o tipo *Arum* é comumente encontrado em plantas de crescimento rápido, como as gramíneas, e com alta responsividade por FMA. Uma mesma espécie de fungo pode desenvolver as duas estruturas morfológicas, dependendo da anatomia das raízes da planta hospedeira (BEDINI et al., 2000). Além do mais, as características do solo e a quantidade de nutrientes disponíveis também podem contribuir para a variabilidade morfológica dos dois tipos de formação (DICKSON, 2004).

De acordo com Ahulu et al. (2005), plantas de lento crescimento e pertencentes aos estágios finais da sucessão apresentam maiores quantidades de estruturas morfológicas do tipo *Paris* em relação às do tipo *Arum*. Portanto, plantas arbóreas tardias apresentam maior abundância de estruturas do tipo *Paris* do que as plantas arbóreas pioneiras e estas mais ainda em relação às gramíneas. Por outro lado, as gramíneas apresentam maior abundância de estruturas morfológicas do tipo *Arum* em relação às plantas arbóreas pioneiras e estas, mais ainda em relação às arbóreas tardias.

As diferenças morfológicas na colonização das raízes podem interferir

diretamente no fornecimento de nutrientes para as plantas. As hifas intercelulares do tipo *Arum* se estendem ao longo do comprimento da raiz, aumentando a extensão da colonização micorrízica e a produção dos arbúsculos, podendo ser considerada uma vantagem para o transporte contínuo de nutrientes para a planta (DICKSON, 2004). Em contrapartida, estruturas do tipo *Paris* podem ser mais lentas nas trocas de nutrientes, diminuindo o suprimento de energia para os fungos, o que pode ser benéfico para plantas de crescimento lento (YAMATO; IWASAKI, 2002).

Buscando entender melhor as formas morfológicas das hifas no interior do córtex das raízes finas, Chaudhry et al. (2012) realizaram estudo com duas espécies de gramíneas, *Cymbopogon jwarancusa* (lento crescimento) e *Veteviria zizanioides* (rápido crescimento) e observaram a ocorrência do tipo *Paris* e *Arum* nas duas espécies de gramíneas. No entanto, o tipo *Arum* foi o predominante nas raízes de *V. zizanioides*. Esses resultados corroboram estudos anteriores, como o de Dickson (2004), de que a formação simbiótica nas raízes de gramíneas apresenta hifas finas, ramificadas e desenoveladas, caracterizando os típicos arbúsculos. Os autores concluíram ainda, que vários fatores podem também ter afetado o padrão morfológico da colonização, como as espécies de plantas utilizadas, nível e extensão da colonização micorrízica, abundância das estruturas no córtex, as características químicas do solo e fatores abióticos como a temperatura e a intensidade luminosa.

### 2.1.2 Benefícios da Associação Micorrízica Arbuscular

Os FMA desempenham papel fundamental na manutenção e na dinâmica de comunidades de plantas, sendo muito importantes na nutrição das diferentes espécies de plantas (MERGULHÃO et al., 2014). As hifas fúngicas que emanam das raízes são capazes de obter nutrientes minerais em regiões do solo que são inacessíveis às raízes das plantas, sendo que os FMA também são essenciais na absorção de nutrientes de baixa mobilidade no solo, como o P (SMITH et al., 2009). Os FMA ampliam o sistema de raízes das plantas, aumentando a área de exploração do solo, contribuindo com aumento na capacidade de absorção de água. Também proporcionam aumento na resistência das plantas aos estresses, como

ataque de pragas e doenças (NEWSHAM et al., 1995), períodos de seca prolongados e solos contaminados (FOLLI-PEREIRA et al., 2012).

De modo geral, os FMA melhoram a qualidade física, química e biológica do solo (BERBARA et al., 2006), além de aumentar a absorção de N, K, Ca, Mg, Zn, Cu e Mn pela planta hospedeira (ZANGARO et al., 2000; LEHMANN et al., 2014; RONDINA et al., 2014). No entanto, o aumento na capacidade em obter o P é uma das características mais importantes para as plantas hospedeiras. Os FMA são capazes de suprir mais de 90% da necessidade de N e P das plantas hospedeiras (SMITH; READ, 2008). As hifas fúngicas externas possuem calibres de 2,5 a 5,0 vezes menores do que os pelos absorventes e, dessa forma, conseguem acessar macro e microporos que são inacessíveis ao sistema de raízes finas. Ademais, o P absorvido pelas hifas externas é translocado para as hifas internas da raiz e, posteriormente, para as células corticais das raízes das plantas em uma velocidade superior à difusão do P do solo, sendo capaz inclusive de transpor as zonas de depleção que se formam na rizosfera (SMITH; READ, 2008; RONDINA et al., 2019).

Os FMA, por meio das hifas externas, absorvem e transportam os nutrientes do solo para as hifas intracelulares até chegar aos arbúsculos. No entanto, o transporte bidirecional de nutrientes e carbono ocorre de forma separada. Existem evidências citoquímicas que as membranas na interface da hifa dos FMA sempre apresentam atividade da enzima ATPase, porém na interface arbuscular essa atividade é fraca ou ausente, ao mesmo tempo que na membrana periarbuscular da planta, esta atividade é uniformemente alta. Dessa forma, Gianinazzi-Pearson et al. (1991) indicaram que o carbono pode ser fornecido para o FMA na interface intercelular e os nutrientes são translocados para as plantas na interface arbuscular.

Ryan et al. (2003) identificaram altas concentrações de P nas hifas que colonizam o interior das raízes e variou de 60 a 170 mmol kg<sup>-1</sup>, enquanto nos arbúsculos os valores variaram entre 30 a 50 mmol kg<sup>-1</sup>. Os valores encontrados superam os níveis de P dos solos e tecidos vegetais, ressaltando a capacidade que os FMA possuem em absorver e acumular P.

Outra forma que os FMA contribuem para a obtenção de P pelas plantas é por meio da produção e liberação de enzimas fosfatases, as quais catalisam a liberação de P dos complexos orgânicos, tornando possível sua absorção pelas plantas na forma iônica. Além disso, os FMA contribuem com a formação de moléculas orgânicas ricas em P, denominadas de polifosfatos, promovendo a redução da

concentração de P inorgânico no interior das hifas e permitindo assim fluxo contínuo para as raízes das plantas. Além disso, o aumento da absorção de P na região da rizosfera promove redução do pH tornando-o levemente acidificado, fato que facilita a solubilidade do P nessa região do solo (MOHAMMED et al., 2004).

Viereck et al. (2004) sugerem que na associação micorrízica o fluxo bidirecional entre o P e o C fotoassimilado é regulado pelos FMA. Os autores relatam que o fornecimento de C sintetizados pelas plantas, interfere diretamente na absorção e transferência de P pelos fungos, uma vez que os FMA forneceram P apenas quando as plantas retribuíram com C como compensação. Diante da maior oferta de C, os FMA diminuem a síntese de polifosfatases, promovendo aumentos nos teores de P inorgânico citoplasmáticos, bem como à sua incorporação em fosfolipídios e polifosfatos.

Os FMA também contribuem para a estruturação do solo, auxiliando na formação e estabilização dos macros e microagregados do solo. A produção de micélio externo, associada com a produção de glomalina, substância com propriedade aderente, são capazes de unir as partículas minerais do solo em estruturas maiores, contribuindo, dessa forma, para um solo mais bem estruturado (BERTAGNOLI et al., 2020). As bactérias que se multiplicam na superfície das hifas externas também produzem substâncias aderentes (polissacarídeos) que contribuem para a união das partículas do solo.

Bertagnoli et al. (2020) realizaram estudo com aplicações de dejetos de aves e suínos no solo para verificar a influência na comunidade de FMA e na estruturação do solo. Os autores verificaram que os dejetos estimularam os FMA e que estes, por meio da produção de micélio externo e glomalina, desempenharam papel fundamental na formação de micro e macroagregados, contribuindo para melhor estruturação do solo.

Os FMA também são importantes na biorremediação e desintoxicação de solos. Esses fungos possuem ação “biocontroladora” e são capazes de mitigar o estresse causado por poluentes orgânicos e metais pesados (SIQUEIRA et al., 2002). Plantas colonizadas com FMA que crescem em solos contaminados por metais pesados não apresentam quantidades significativas desses contaminantes nos tecidos porque os FMA complexam esses metais, tornando-os indisponíveis para as plantas. Cabello (1997) relatou que os FMA são capazes de compensar a redução do crescimento de raízes de plantas em solos poluídos, incrementando a

absorção de recursos do solo por meio das hifas em substituição da absorção pelas raízes.

Além de promover diversos benefícios para as plantas e para o solo, os FMA podem colonizar, ao mesmo tempo, raízes de diferentes plantas formando uma rede subterrânea denominada de rede micorrízica comum (RMC). Por meio dessa rede (conhecida também como a internet das plantas), os FMA são capazes de interconectar e promover a troca de substâncias entre as diferentes plantas interconectadas, podendo alterar profundamente a dinâmica da ecologia vegetal (GIOVANNETTI et al., 2004).

## 2.2 REDE MICORRÍZICA COMUM

A rede micorrízica comum (RMC) é uma via subterrânea de comunicação entre raízes de plantas mediada por FMA formadores da rede. A RMC permite que plantas vizinhas troquem nutrientes e água (WEREMIJEWICZ et al., 2016), compostos sinalizadores (SONG et al., 2014; CABRAL et al., 2018) e fotoassimilados (BEVER et al., 2010). Essa rede de comunicação pode ser formada por uma ou mais espécies de FMA que coloniza raízes de plantas vizinhas ou por anastomose, no qual ocorre a fusão de hifas interconectando o micélio de diferentes espécies de FMA, porém geneticamente próximos, os quais colonizam outras plantas da mesma espécie ou de espécies diferentes (GIOVANNETTI et al., 2004; MIKKELSEN et al., 2008).

A formação da RMC ocorre pois é mais favorável aos FMA colonizar mais de uma planta pelo fato de ser uma estratégia de menor risco do que colonizar apenas uma única planta (GORZELAK et al., 2015). Desse modo, a RMC pode afetar a sobrevivência, nutrição e a competitividade entre as plantas. No entanto, quem controla essa rede, sobretudo o fluxo de nutrientes, ainda permanece desconhecido (BÜCKING et al., 2016).

Os FMA formadores da RMC absorvem os nutrientes do solo, como o P e o N, e distribuem para as plantas hospedeiras (SMITH; READ, 2008), assim como a água, que move em direção às plantas durante o dia devido à alta transpiração e em direção ao solo seco no período da noite (EGERTON-WARBURTON et al., 2007).

Os FMA da RMC podem transferir N de uma planta para outra, podendo ser na forma tanto de  $\text{NH}_4^+$  quanto de  $\text{NO}_3^-$ , porém há preferência pelo  $\text{NH}_4^+$  por demandar menor gasto energético no processo de assimilação (TANAKA; YANO, 2005; FELLBAUM et al., 2012). Além dos macro, os micronutrientes também podem ser trocados entre plantas via RMC (ASAY, 2013). A RMC pode movimentar compostos sinalizadores entre plantas (QUEREJETA et al., 2003) tais como moléculas orgânicas de indução de defesa contra patógenos (SONG et al., 2010) e insetos (SONG et al., 2015). A RMC também pode transportar compostos aleloquímicos, influenciando a competição com outros indivíduos ou outras espécies de plantas (NILSSON, 1994).

Merrild et al. (2013) avaliaram o desenvolvimento de *Solanum lycopersicum* interconectadas com *Cucumis sativus* por meio da RMC. Os autores encontraram em *C. sativus* maior quantidade de P recebido da RMC. No entanto, observaram que não houve transferência de P de uma planta para outra, ocorrendo apenas a preferência da RMC em direcionar o fluxo do P absorvido do solo para *C. sativus*, porque essa espécie de planta forneceu maior quantidade de C para os FMA do que espécie *S. lycopersicum*.

Em relação ao N, He et al. (2009) verificaram evidências de transporte desse nutriente via RMC entre plantas, visto que encontraram maiores quantidades de N em espécies de plantas não fixadoras do que em espécies fixadoras de N por meio de bactérias diazotróficas. Dessa forma, sugeriram que houve transferência de N da planta fixadora para a planta não fixadora, indicando que a RMC pode favorecer o desenvolvimento de plantas em áreas com limitações desse nutriente, contribuindo para o aumento na diversidade de espécies de plantas.

Egerton-Warburton et al. (2007) estudaram a capacidade que a RMC possui em transportar água entre as plantas interconectadas. Os autores encontraram que espécies de plantas que possuem menor responsividade micorrízica (geralmente apresentam baixa taxa de colonização nas raízes), como as espécies *Eriogonum fasciculatum* e *Keckiella antirrhinoides*, receberam menores quantidades de água da RMC. Além do mais, os autores verificaram que apenas uma pequena porcentagem das hifas dos FMA estava envolvida com a transferência de água entre as plantas, sugerindo que o movimento da água na RMC é essencial para os vegetais em períodos de seca e que as características dos FMA formadores da rede podem ser um componente desse mecanismo.

Song et al. (2010) realizaram estudo sobre a transferência de sinais de defesa entre plantas e constataram a ocorrência da sinalização enviada da planta atacada para a planta saudável via RMC. As plantas de *Lycopersicon esculentum* foram conectadas pela RMC formada pelo fungo *Glomus mosseae* e atacadas pelo fungo patógeno *Alternaria solani*. Os sinais de defesa induziram a planta que não havia sido atacada pelo patógeno a produzir enzimas defensivas, como a peroxidase, quitinase, polifenol oxidase, entre outras. Além do mais, as plantas que receberam os sinais moleculares ativaram seis genes relacionados à defesa. Portanto, a comunicação entre plantas foi toda mediada pela RMC, pois as plantas não tiveram nenhuma outra forma de contato, como via aérea ou via raízes.

Song et al. (2015) encontrou que a RMC transferiu quantidades significativas de C e sinais de estresse contra a herbivoria causada pela lagarta *Choristoneura occidentalis*. A herbivoria induziu o aumento da atividade da peroxidase e de outras enzimas, tanto nas plantas que sofreram os ataques, como nas plantas protegidas e interconectadas com a RMC. Os autores verificaram também que plantas de *Pseudotsuga menziesii* foram capazes de induzir respostas defensivas em *Pinus ponderosae* e, desse modo, podem transferir recursos e sinais de estresse para vizinhos interespecíficos, sugerindo que a RMC pode servir como via de comunicação interespecífica, facilitando a recuperação e a sucessão vegetal em florestas após perturbação.

Barto et al. (2011) estudaram a capacidade de transporte de compostos aleloquímicos via RMC e encontraram que as substâncias inibidoras produzidas pelas plantas *Tagetes tenuifolia* alcançaram distâncias de duas a quatro vezes maiores na presença da RMC quando comparadas ao tratamento sem a rede. Resultados semelhantes foram encontrados por Marler et al. (1999) utilizando as espécies *Centaurea maculosa* e *Festuca idahoensis*. Portanto, fica evidente que a RMC também realiza o transporte desse tipo de moléculas inibidoras do crescimento de plantas, as quais, em geral, são altamente hidrofóbicas e de baixa difusão no solo. Os compostos aleloquímicos podem ser produtos do metabolismo celular ou sintetizados pela planta com função de inibir a emergência ou crescimento de plantas vizinhas. Esses compostos podem ser liberados por volatilização, lixiviação, exsudação radicial ou decomposição de resíduos vegetais e são capazes de interferir nas atividades vitais das plantas, prejudicando a fotossíntese, respiração, síntese de proteínas, atividades enzimáticas, entre outros, e esses efeitos negativos

podem ser elevados por meio do transporte realizado via RMC (SIQUEIRA et al., 1991).

Os primeiros estudos com RMC foram realizados por Reid e Woods (1969) e Björkman (1970). De certa forma, o assunto RMC é relativamente recente, sobretudo na capacidade de transportar C de uma planta à outra, como relatado inicialmente por Simard et al. (1997). Neste estudo, foi realizada marcação isotópica e puderam verificar que o C possuía transferência bidirecional entre as plantas testadas, na qual uma delas aumentou em 10% seu conteúdo de C líquido. Desde então, diversos trabalhos sobre o transporte de C via RMC foram publicados (CAREY et al., 2004; BEVER et al., 2010; COURTY et al., 2011).

Carey et al. (2004) encontraram evidências fisiológicas da ocorrência de transferência de C da gramínea nativa *Festuca idahoensis* para outra gramínea invasora *Centaurea maculosa*. Quando as espécies de plantas foram cultivadas e interconectadas pela RMC a gramínea invasora apresentou maior biomassa quando comparado com a planta cultivada de forma isolada. Por meio de análises de C marcado foi possível verificar que a gramínea nativa contribuiu com mais de 15% do C encontrado na gramínea invasora, indicando que a transferência de C via RMC pode ser um mecanismo importante pelo qual as gramíneas invasoras competem com plantas nativas.

De fato, os mecanismos que envolvem o controle de troca de C e nutrientes entre as plantas via RMC ainda permanecem pouco entendidos (WALDER, 2014). Dessa forma, a interação planta-planta via RMC pode estabilizar ou desestabilizar toda a comunidade de plantas, influenciar no estabelecimento de plântulas e contribuir com a competição por nutrientes minerais (WAGG et al., 2011).

### 2.2.1 Rede Micorrízica Comum e a Competição Entre Plantas

A colonização das raízes de uma espécie de planta por uma espécie de FMA envolve baixo grau de especificidade. Em uma comunidade de plantas, vários indivíduos, inclusive de espécies diferentes, podem ter suas raízes colonizadas por uma ou mais espécie de fungo e, dessa forma, serem interconectados por uma via subterrânea (SMITH; READ, 2008). Dessa forma, a RMC pode se estender por

muitos quilômetros e conectar os vegetais de uma floresta inteira (WOHLLEBEN, 2017). Essa rede pode interferir diretamente na comunidade de plantas (WILSON et al., 2009), sobretudo no estabelecimento de plântulas, permitindo que estas se conectem a uma rede estabelecida. A RMC promove a interação entre plantas e proporciona a troca de recursos diretamente planta-planta (SIMARD et al., 2002), podendo facilitar (van der HEIJDEN, 2004) ou prejudicar o estabelecimento de plântulas em determinadas situações (KYTOVIITA et al., 2003).

A relação da RMC com a comunidade de plantas ainda não é bem definida, pois diversos estudos relatam efeitos benéficos às plantas conectadas à RMC (van der HEIJDEN, 2004) e outros relatam efeitos de supressão (KYTOVIITA et al., 2003; JAKOBSEN, 2004; JANOS et al., 2013; MERRILD et al., 2013; ZANGARO et al., 2018). De acordo com van der Heijden e Horton (2009), em uma comunidade vegetal com 60 espécies de plantas, 42% das plântulas pertencentes a uma RMC apresentaram respostas positivas, enquanto 58% foram suprimidas ou não foram afetadas pela rede.

As plantas contribuem com diferentes quantidades de C para a manutenção da RMC, podendo, dessa forma, influenciar na quantidade de nutrientes recebidos em troca (SELOSSE et al., 2006). Smith et al. (2009) sugeriram que uma espécie de planta pode fornecer pouco C para a RMC, porém receber quantidade suficiente de nutrientes minerais em troca. Portanto, obteria vantagem competitiva, apresentando custo menor de C em relação às outras plantas pertencentes à RMC. Ao contrário, em uma visão micocêntrica, Wyatt et al. (2014) sugerem que a quantidade de nutrientes minerais repassados às plantas é regulada pelo próprio FMA formador da RMC, o qual dá preferência para às plantas que mais fornecem C e, desse modo, retribui com maior fluxo de nutrientes.

Janoušková et al. (2011) encontrou que plântulas conectadas à RMC formada por plantas adultas apresentaram menor crescimento quando comparadas às plântulas que não estavam conectadas à essa rede. Foi sugerida a ocorrência de certa preferência na alocação de recursos entre os indivíduos pertencentes à RMC. Essa preferência pode estar relacionada com a quantidade e o tipo de arbúsculos formados pelos FMA no interior das células das raízes das plantas. Lekberg et al. (2010) encontraram o dobro de arbúsculos em raízes de plantas que forneciam mais C à RMC e, por consequência, essas raízes recebiam até dez vezes mais P do que as raízes que forneciam menos C à rede. O tipo de arbúsculo formado nas células

do córtex das raízes também pode ser responsável por facilitar ou dificultar a troca de substâncias entre as plantas hospedeiras e os fungos formadores da rede.

As formações de arbúsculos do tipo *Arum* são caracterizadas por estruturas mais finas e com mais ramificações, sendo muito eficientes na troca fungo-plantas. Por outro lado, formações do tipo *Paris* são compostas por estruturas mais grossas e com menos ramificações, desse modo, são menos eficientes para a troca de nutrientes entre as plantas e os fungos da RMC (AHULU et al., 2005). Além do mais, a relação entre os fungos formadores da RMC e as plantas pertencentes a essa rede, vai além do fornecimento de macronutrientes essenciais como o P, sendo que o fornecimento de micronutrientes como o Mn também contribui significativamente para o sucesso dessa associação. Os FMA fornecem Mn para as plantas que possuem altas taxas de fixação de C, e esse elemento é essencial no fotossistema II, crucial para realização da fotossíntese (YACHANDRA et al., 1996). Desse modo, a produção de carboidratos é aumentada e maiores quantidades de C são disponibilizados aos fungos da RMC, os quais retribuem com maiores quantidades de Mn e outros minerais do solo (KIERS et al., 2011; WEREMIJEWICZ; JANOS 2013).

Resultados semelhantes relacionados com a preferência dos FMA formadores da RMC em direcionar o fluxo de nutrientes para determinadas plantas foram encontrados por Hammer et al. (2011) e Merrild et al. (2013). Esses resultados também sugerem que a troca de nutrientes assimétrica entre indivíduos associados à RMC pode estar relacionada com a quantidade de estruturas de troca (arbúsculos) produzidas pelos FMA, as quais são induzidas pela produção de carboidrato pela planta hospedeira (KIERS et al., 2011). Nas plantas em que houve a maior quantidade de carboidratos produzidos foram encontradas maiores quantidades de arbúsculos nas células das raízes (LEKBERG et al., 2010). Sendo assim, os FMA podem ser induzidos a produzir maiores quantidades dessas estruturas para obter maior quantidade de C produzido pela planta hospedeira. Em sentido contrário, ao mesmo tempo em que recebe o C da planta, as grandes quantidades de arbúsculos favorecem a transferência de abundante quantidade de nutrientes, principalmente o P para a planta hospedeira. Por outro lado, plantas que produzem menores quantidades de carboidratos, estimulam ou induzem a menor formação de arbúsculos pelos FMA em suas células corticais, provocando menor translocação de C ao fungo e ao mesmo tempo menor retorno de nutrientes para as plantas.

Parece haver uma convergência para a existência de um mecanismo de recompensa recíproca dos nutrientes entre os simbioss. A quantidade de nutrientes fornecidos pelos fungos às plantas é diretamente proporcional à quantidade de C que ele recebe. Muitas vezes o fungo acumula grandes quantidades de P e outros nutrientes em suas estruturas, como esporos, vesículas e hifas, ao invés de repassá-los para as plantas, principalmente quando recebem baixas quantidades de carboidratos de suas hospedeiras (LEKBERG et al., 2010).

Em uma comunidade de plantas conectadas com a RMC, os indivíduos maiores obtêm parcela desproporcionalmente maior dos recursos disponíveis do que recebem os indivíduos menores, podendo limitar o crescimento desses indivíduos, e assim, a RMC possui a capacidade de potencializar o efeito assimétrico na distribuição dos recursos (FACELLI; FACELLI, 2002; MERRILD et al., 2013). Merrild et al. (2013) realizaram estudo para avaliar o crescimento de plântulas de *Solanum lycopersicum* conectadas com a RMC originada da simbiose entre FMA e plantas adultas de *Cucumis sativus*. A RMC provocou forte supressão no crescimento de plântulas de *S. lycopersicum*, apresentando menores taxas de crescimento quando comparadas às plântulas crescidas na ausência da RMC. Além do mais, quando a parte aérea das plantas adultas de *C. sativus* foi podada, as plântulas de *S. lycopersicum* ligadas à RMC apresentaram melhora no crescimento e obtiveram 6,5 vezes mais P. Desse modo, os autores puderam verificar que a RMC aumenta a competição interespecífica entre as plantas e se comporta de forma assimétrica, transferindo maiores quantidades de P para as plantas adultas, as quais fornecem a maior parte do C à rede, e tornam as plântulas deficientes em P.

De acordo com Merrild et al. (2013), as características das plantas que mais influenciam na capacidade de suprir C à RMC são a taxa de crescimento, o tamanho da planta e a proporção raiz/parte aérea. Assim, a planta mais velha e maior, com rápida taxa de crescimento e que apresenta maior área foliar pode fornecer mais C ao fungo da RMC e este transfere mais nutrientes para esta planta. O efeito da RMC será positivo ao indivíduo maior e supressivo às outras plantas menores, mais jovens e com menor taxa de crescimento.

Além de distribuir os nutrientes de forma assimétrica entre as plantas, a RMC pode absorver grande parte dos nutrientes do solo ao redor das raízes da planta suprimida e transportá-los para a planta que será beneficiada, impossibilitando, dessa forma, que a planta suprimida consiga absorver e utilizar esses nutrientes do

solo (JANOUSHKOVÁ et al., 2011; MERRILD et al., 2013). Isto conduz a um aprofundando na limitação dos nutrientes para as plantas menores, principalmente em relação ao P (LI et al., 1991) e ao N inorgânico (JOHANSEN et al., 1992).

A capacidade de uma planta produzir grandes quantidades de C e receber mais nutrientes da RMC não é o único fator que contribui para a distribuição assimétrica dos recursos da rede. As espécies de FMA que formam a RMC (ZHENG et al., 2015), assim como a força de absorção das plantas hospedeiras (WALDER; van der HEIJDEN, 2015) podem influenciar na dinâmica do fluxo de nutrientes da RMC. Walder et al. (2012) estudou duas espécies de plantas, *Linum usitatissimum* e *Sorghum bicolor*, com a RMC formada por duas espécies de FMA, o *Glomus intraradices* e o *Glomus mosseae*. Foi encontrado que embora o *L. usitatissimum* contribuiu com grandes quantidades de C, recebeu baixas quantidades de P e N em troca da RMC. Por outro lado, o *S. bicolor* forneceu menos C e recebeu 94% de P e 80% do N disponível da RMC. Desse modo, o *S. bicolor* possui força de absorção muito maior do que a espécie *L. usitatissimum*, pois mesmo contribuindo com menores quantidades de C, ainda assim recebeu a maior parte do P e N disponível na RMC.

O efeito de supressão via RMC geralmente ocorre com plantas adultas sobre as plântulas, independentemente se pertencem a mesma espécie ou não. Porém, em diferentes intensidades luminosas o efeito supressivo também pode ocorrer. Weremijewicz et al. (2016) avaliaram os efeitos competitivos promovidos pela RMC em *Andropogon gerardii* em plantas que apresentaram a mesma idade, porém com indivíduos em situação de sombra e com alta disponibilidade luminosa. As plantas presentes à pleno sol receberam a maior parte dos nutrientes da RMC e apresentaram maior crescimento em relação aos indivíduos sombreados. As plantas ensolaradas receberam 27% do nitrogênio oriundo de indivíduos vizinhos sombreados e apresentaram maiores valores de massa seca, evidenciando que os fungos da RMC favoreceram as plantas metabolicamente mais ativas e que forneciam maior quantidade de C.

Janos et al. (2013) verificaram que as RMC formada por plantas da floresta tropical do norte da Austrália inibiam o crescimento de plântulas de *Eucalyptus tetradonta*. As plântulas de *E. tetradonta* só conseguiram se instalar e ocupar a floresta tropical quando ocorrem queimadas, o que provocam a morte da comunidade de plantas nativas e a RMC. Ao interconectar plântulas de *E. tetradonta*

com a espécie da floresta tropical *Ceiba pentandra* via RMC, as plântulas *E. tetradonta* apresentaram alta deficiência de Fe, ocorrendo a morte de 30% dos indivíduos. Foi sugerido que na floresta tropical as RMC são mediadoras da competição subterrânea e os FMA podem exacerbar a deficiência de ferro, aumentando assim a resistência à invasão de *E. tetradonta* na floresta tropical.

Nakano-Hylander; Olsson (2007) verificaram a transferência de C entre as espécies *Trifolium subterraneum* e *Plantago lanceolata* via RMC formada por *Glomus intraradices* e constataram que a alocação de C por meio da RMC é influenciada pelas espécies de plantas. Além disso, encontraram que a RMC é extremamente importante no fluxo de C entre as espécies *T. subterraneum* e *P. lanceolata*.

Zangaro et al. (2018) estudaram os efeitos competitivos da gramínea *B. brizantha* sobre espécies arbóreas de fase inicial e final da sucessão e verificaram que as arbóreas de fase final sobreviveram aos efeitos competitivos da gramínea, justificando sua sobrevivência devido as raízes mais longas e grossas dessas espécies arbóreas formadas no emaranhado de raízes de *B. brizantha*. Por outro lado, as espécies arbóreas de fase inicial não sobreviveram quando estavam conectadas com as *B. brizantha* via RMC. Dessa forma, o sistema de raízes da *B. brizantha* utilizou a RMC para aumentar a competitividade com as espécies arbóreas de fase inicial da sucessão. Além do mais, quando o efeito de competição foi exclusivo via RMC, as espécies arbóreas de fase inicial isoladas apresentaram crescimento três vezes maior quando comparadas com as arbóreas em contato com a RMC.

### 2.3 SUCESSÃO ECOLÓGICA

O conceito de sucessão ecológica tem sido desenvolvido desde o início do século XX, sendo considerado um processo ordenado e previsível, com alterações na vegetação, representando a história de vida da comunidade vegetal. Em áreas de sucessão, cada grupo ecológico de plantas atua como facilitador e pode criar condições adequadas para a instalação das espécies de plantas dos próximos grupos (CLEMENTS, 1916). A sucessão ecológica de plantas compreende

alterações progressivas e contínuas que proporcionam complexidade nas interações entre os organismos ao longo do tempo, podendo se estender por centenas ou milhares de anos, variando de acordo com as condições ambientais (RICKLEFS, 2010).

O tema sucessão ecológica tem sido estudado desde o século XIX, no entanto ainda não foi totalmente compreendido e a dinâmica da sucessão é muito debatida por diversos autores, principalmente pela dificuldade em definir as espécies pertencentes a cada grupo ecológico e o estágio no qual a sucessão se encontra (MEINERS et al., 2015). Dessa maneira, muitas espécies não se enquadram em grupos ecológicos propostos na literatura, gerando diversas ramificações de pensamento sobre o assunto (DURIGAN, 2012).

Em áreas de início de sucessão ocorre primeiramente o desenvolvimento de espécies herbáceas e arbustivas que são progressivamente substituídas por espécies arbóreas pioneiras heliófitas de vida curta e posteriormente pelas espécies arbóreas tardias de vida longa e que são menos exigentes em luminosidade e mais exigentes para as condições de fertilidade do solo, contribuindo para a complexidade estrutural e aumento da biodiversidade (RICKLEFS, 2010). A classificação das espécies de plantas em grupos ecológicos é uma importante ferramenta na compreensão da sucessão ecológica, porém a grande distribuição das espécies dificulta a determinação dos critérios de classificação (PAULA et al., 2004).

De acordo com Odum e Barrett (2008) a sucessão pode ser dividida em primária ou secundária de acordo com o histórico do local em que ocorre o estabelecimento das plantas. A sucessão primária ocorre em uma área que nunca havia sido habitada anteriormente, como uma superfície de exposição recente ou uma rocha. A sucessão secundária ocorre em áreas em que havia vegetação anteriormente, no entanto, devido à ação antrópica ou catástrofe natural, a vegetação foi perdida, como por exemplo, uma floresta destruída ou uma mata queimada. Nessas áreas, a sucessão ocorre de maneira mais rápida pelo fato dos organismos ou seus propágulos ainda permanecerem presentes, contribuindo com o desenvolvimento da comunidade nesse local.

Basicamente, existem três grupos ecológicos de plantas em áreas de sucessão, os quais são baseados na quantidade de luz necessária para seu desenvolvimento (SWAINE; WHITMORE, 1988). As gramíneas, ervas e arbustos consistem nos vegetais de fase inicial, apresentam elevada taxa metabólica, alto

requerimento nutricional, alta demanda por luz e intolerantes ao sombreamento. Possuem crescimento rápido e alta susceptibilidade à colonização micorrízica, investindo grandes quantidades de fotoassimilados para a manutenção da simbiose (ZANGARO et al., 2012). As espécies arbóreas pioneiras são as plantas da fase intermediária, que são ainda muito exigentes em luz, porém um pouco mais tolerantes ao sombreamento, apresentam alta demanda metabólica e alta reponsividade por FMA. As espécies arbóreas tardias compreendem os vegetais da fase final da sucessão, crescem em ambientes sombreados e são caracterizadas pela baixa taxa metabólica, crescimento lento e baixa responsividade micorrízica (ZANGARO et al., 2013). Dessa forma, as gramíneas juntamente com ervas e arbustos exercem função facilitadora, melhorando as condições ambientais para a posterior instalação de espécies arbóreas pioneiras e tardias (ROGALSKI et al., 2003).

As espécies de plantas das fases iniciais e intermediárias da sucessão, como gramíneas e arbóreas pioneiras, apresentam crescimento inicial muito rápido, exigindo dessa forma, elevadas taxas de absorção de nutrientes para suprir o alto metabolismo desses grupos de plantas (ZANGARO et al., 2014). Embora essas plantas apresentem sistema de raízes finas com características morfofisiológicas para proporcionar elevado potencial de exploração do solo, ainda assim são altamente dependentes dos FMA (RONDINA et al. 2019). As sementes de espécies de plantas das fases iniciais e intermediária são pequenas e possuem pouca reserva nutricional, que associados aos solos de baixa fertilidade encontrados em áreas de início de sucessão, reforçam a alta responsividade micorrízica que essas espécies possuem para suprir o fornecimento de nutrientes em quantidades suficientes para garantir a sobrevivência da planta (ZANGARO et al., 2000). Por outro lado, as espécies tardias se desenvolvem em solos mais férteis e são caracterizadas por possuírem menores taxas metabólicas e conseqüentemente demandas nutricionais mais baixas, além de raízes absorventes mais grossas (COMAS et al., 2014). Ademais, geralmente apresentam grandes sementes com alta reserva nutricional, fatores que as tornam menos dependentes de FMA para seu desenvolvimento inicial. Dessa forma, a baixa colonização micorrízica pode ser uma adaptação para a conservação de energia e sobrevivência das espécies de plantas pertencentes as fases mais tardias da sucessão no início de seu desenvolvimento (ZANGARO et al., 2012).

Em comunidades de plantas ocorrem diversas interações entre as espécies, como a competição por recursos, facilitação e alelopatia, configurando fenômenos essenciais para o entendimento da dinâmica da sucessão ecológica de plantas. Além disso, as interações biológicas podem agir de diferentes maneiras em cada grupo ecológico, podendo contribuir ou inibir a coexistência das espécies. Dessa forma, a rede micorrízica comum surge como um fator biológico de grande relevância, podendo interferir fortemente, de maneira positiva ou negativa, no estabelecimento e crescimento de diferentes espécies de plantas em uma comunidade vegetal, independente da fase da sucessão em que se encontra.

### 2.3.1 *Brachiaria brizantha*

*Brachiaria brizantha*, conhecida como braquiária ou brizanthão, é uma gramínea originária da região leste do continente africano, local com bons níveis de fertilidade de solo e baixa precipitação anual (média de 700 mm). Inicialmente foi descrita por Trinius (1834) como uma subdivisão do gênero *Panicum*, no entanto, Webster (1987) reclassificou esse vegetal como pertencente ao gênero *Brachiaria*. Posteriormente, foi classificada como pertencente ao gênero *Urochloa*, porém, por meio de análises moleculares de DNA ribossômico, Torres e Morton (2005) corroboraram com a reclassificação de Webster e definiram o posicionamento taxonômico dessa gramínea no gênero *Brachiaria*.

A braquiária é uma gramínea comumente encontrada em diversas regiões do Brasil, caracterizada como cosmopolita, perene, poliploide de reprodução apomítica, cespitosa, muito robusta, podendo alcançar 1,60 m de altura, possui crescimento entouceirado com colmos iniciais prostados, porém com perfilhos eretos. As lâminas foliares são largas e longas com formato linear-lanceoladas, possuem pelos na porção apical, bainhas pilosas, com cílios nas margens, pubescência na face ventral e glabra na face dorsal. A inflorescência ocorre em forma de panícula medindo de 40 a 50 cm, com quatro a seis racemos (NUNES et al., 1985; SOARES FILHO, 1994; VALLE et al., 2004).

Essa gramínea é uma espécie vegetal de fácil adaptação, habitando desde margens de florestas até áreas inundáveis e regiões semidesérticas, apresentando,

entretanto, maior ocorrência em áreas de savana (VALLE et al., 2004). Devido sua fácil adaptação, associada à elevada produtividade e valor nutritivo, a *B. brizantha* é muito utilizada para alimentação animal em áreas de pastagem. Sua capacidade adaptativa é relacionada ao sistema de raízes profundo e vigoroso, o qual aumenta a tolerância ao déficit hídrico e a absorção de nutrientes em camadas profundas do solo (BARDUCCI et al., 2009), além de grande quantidade de sementes produzidas e longo tempo de viabilidade (HOPKINSON et al., 1996).

A braquiária foi introduzida no Brasil durante a década de 1950, com larga expansão nas décadas de 1970 e 1980, sobretudo em áreas de clima mais quente (AMBIEL et al., 2008). Atualmente, a *B. brizantha* é a espécie forrageira mais semeada no Brasil e com o maior volume de sementes destinadas à exportação, sendo considerada uma espécie invasora de ambientes naturais.

A *B. brizantha* apresenta características fisiológicas que as tornam competidoras agressivas mais eficientes do que as espécies nativas. Fatores como metabolismo fotossintético do tipo C<sub>4</sub>, grande eficiência fotossintética e na utilização de nutrientes, ciclo reprodutivo curto, tolerância à herbivoria e desfolhamento, alta capacidade de rebrotamento e regeneração, alta taxa de crescimento e trocas gasosas, alta alocação de biomassa foliar (WILLIAMS; BARUCH, 2000), alto potencial alelopático (MARTINS et al., 2006; BARBOSA et al., 2008) e elevada responsividade por FMA (ZANGARO et al., 2018) tornam essa gramínea altamente eficiente na competição com espécies nativas. Silveira et al. (2013) apontam que as gramíneas exóticas são as principais responsáveis pela mortalidade de plântulas plantadas em áreas de restauração ecológica.

O estabelecimento das *B. brizantha* ocorre primeiramente em áreas com alto grau de perturbações, como as bordas de florestas, porém rapidamente é capaz de substituir as espécies nativas e alcançar as regiões centrais da mata ou fragmento (PIVELLO, 2011). Desse modo, essa gramínea pode ocasionar problemas para o funcionamento dos ecossistemas naturais e ameaçar a diversidade vegetal, ao alterar o estabelecimento de espécies nativas (PIVELLO, 2011) e a sucessão ecológica (SAMPAIO et al., 2007).

### 2.3.2 *Heliocarpus popayanensis*

*Heliocarpus popayanensis* é uma arbórea pioneira que habita solos argilosos e de alta fertilidade, popularmente conhecida como jangadeiro, está presente em florestas secundárias e bordas de matas. Pertence à família Malvaceae, podendo alcançar 20 m de altura, 70 cm de diâmetro a altura do peito, decídua, possui inflorescência em panículas terminais de 10 a 25 cm de comprimento e com numerosas flores. As flores femininas são rosas ou lilases enquanto as masculinas são amarelas (LORENZI, 2002).

Nessa espécie arbórea, as folhas são simples, alternas, largamente ovais, medindo de 10 a 20 cm de comprimento e 5 a 18 cm de largura, glabras na face ventral e com nervações actinódromas. Os frutos são indeiscentes e com dispersão pelo vento, possuem coloração castanho ou roxo-púrpuro, cerdas duras e pelos, tamanho de 10 a 15 mm de diâmetro, com sementes elipsoides de 2 mm de comprimento e coloração castanha (LORENZI, 2002).

O jangadeiro é caracterizado por ser uma espécie rústica, de crescimento rápido e com alta responsividade por FMA (ZANGARO et al., 2003). Estas características contribuem para sua utilização em áreas de recuperação de solos degradados e restauração florestal. Essa espécie habita regiões de clima quente, se estendendo desde o sul do México até o norte da Argentina (ROBYNS, 1964), sendo no Brasil exclusiva da Floresta Estacional Semidecidual da bacia do rio Paraná.

### 2.3.3 *Cariniana estrellensis*

*Cariniana estrellensis* é uma espécie arbórea tardia das fases finais da sucessão, popularmente conhecida como jequitibá. É considerada uma das maiores e mais longevas árvores brasileiras, pode ocorrer em solos de baixa fertilidade e é comumente encontrada em Floresta Ombrófila Densa. Pertence à família Lecythidaceae, podendo alcançar 50 m de altura e 215 cm de diâmetro a altura do peito (CARVALHO et al., 2000). É uma espécie semicaducifolia no inverno e encontrada de forma natural do sul da Bolívia (KILLEAN et al., 1993) até o leste do estado de Santa Catarina (REITZ, 1981).

O jequitibá é caracterizado por possuir tronco reto, cilíndrico e colunar, com grandes expansões tabulares na base devido às raízes grossas. Possui folhas simples, de formato oblongo-elípticas a lanceoladas, com 5 a 15 cm de comprimento e 1,5 a 6 cm de largura. As flores são pequenas, com quatro pétalas e coloração branco-creme, com fruto do tipo pixídio fibroso, de cor parda, medindo até 11,5 cm de comprimento e 4 cm de diâmetro (CARVALHO, 2003).

Essa espécie ocorre em capoeirões e florestas secundárias, sendo caracterizada por exigência de luminosidade moderada para seu desenvolvimento, com lenta taxa de crescimento, apresentam raízes absorventes grossas e baixa colonização por FMA (ZANGARO et al., 2003). Produz grande quantidade de sementes e baixa mortalidade de indivíduos, investindo na formação de banco de plântulas como estratégia de reprodução (NUNES; PETERE JUNIOR, 2000).

### 3 REFERÊNCIAS

AHULU, E. M.; NAKATA, M.; NONAKA, M. *Arum* and *Paris*-type of arbuscular mycorrhiza in a mixed pine forest on sand dune soil in Niigata Prefecture, central Honshu, Japan. **Mycorrhiza**, v. 15, p. 129-136, 2005.

AMBIEL, A. C.; GUABERTO, L. M.; VANDERLEI, T. M.; MACHADO NETO, N. B. Agrupamento de acessos e cultivares de três espécies de *Brachiaria* por RAPD. **Acta Scientiarum Agronomy**, v. 30, n. 4, p. 457-464, 2008.

ASAY, A. Mycorrhizal facilitation of kin recognition in interior Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*). **UBC Masters Thesis**, 2013.

BARBOSA, E. G.; PIVELLO, V. R.; MEIRELLES, S. T. Allelopathic evidence in *Brachiaria decumbens* and its potential to invade the Brazilian cerrados. **Brazilian Archives of biology and Technology**, v. 51, n. 4, p. 825-831, 2008.

BARDUCCI, R. S.; COSTA, C.; CRUSCIOL, C. A. C.; BORGHI, É.; PUTAROV, T. C.; SARTI, L. M. N. Produção de *Brachiaria brizantha* e *Panicum maximum* com milho e adubação nitrogenada. **Archivos de Zootecnia**, v. 58, n. 222, p. 211-222, 2009.

BARTO, E. K.; HILKER, M.; MÜLLER, F.; MOHNEY, B. K.; WEIDENHAMER, J. D.; RILLIG, M. C. The fungal fast lane: Common mycorrhizal networks extend bioactive zones of allelochemicals in soils. **PLoS One**, v. 6, n.11, e27195, 2011.

BEDINI, S.; MAREMMANI, A.; GIOVANNETTI, M. *Paris*-type mycorrhizas in *Smilax aspera* L. growing in a Mediterranean sclerophyllous wood. **Mycorrhiza**, v. 10, p. 9–13, 2000.

BERBARA, R. L. L.; SOUZA, F. A. de; FONSECA, H. M. A. C. Fungos micorrízicos arbusculares: muito além da nutrição. *In*: FERNANDES, M. S. **Nutrição mineral de plantas**. 2.ed. Viçosa: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2006. p. 53-88.

BERTAGNOLI, B. G. P.; OLIVEIRA, J. F.; BARBOSA, G. M. C.; COLOZZI FILHO, A. Poultry litter and liquid swine slurry applications stimulate glomalin, extraradicular mycelium production, and aggregation in soils. **Soil & Tillage Research**, v. 202, n. 104657, 2020.

BEVER, J. D.; DICKIE, I. A.; FACELLI, E.; FACELLI, J. M.; KLIRONOMOS, J.; MOORA, M.; RILLIG, M. C.; STOCK, W. D.; TIBBETT, M.; ZOBEL, M. Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 25, p. 468–478, 2010.

BJÖRKMAN, E. Forest tree mycorrhiza - the conditions for its formation and the significance for tree growth and afforestation. **Plant and Soil**, v. 32, p. 589-610, 1970.

BONFANTE, P.; GENRE, A. Mechanisms underlying beneficial plant-fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. **Nature Communications**, v. 1, p. 48-59, 2010.

BRUNDRETT, M. C. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. **Plant and Soil**, v. 320, n.1-2, p. 37-77, 2009.

BÜCKING, H.; MENSAH, J. A.; FELLBAUM, C. R. Common mycorrhizal networks and their effect on the bargaining power of the fungal partner in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Communicative & Integrative Biology**, v. 9, n. 1, e1107684, 2016.

CABELLO, M. N. Hydrocarbon pollution: its effect on native arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). **FEMS Microbiology Ecology**, v. 22, n. 3, p. 233-236, 1997.

CABRAL, C.; WOLLENWEBER, B.; ANTÓNIO, C.; RODRIGUES, A. M.; RAVNSKOV, S. Aphid infestation in the phyllosphere affects primary metabolic profiles in the arbuscular mycorrhizal hyphosphere. **Scientific Reports**, v. 8, n. 14442, 2018.

CAREY, E. V.; MARLER, M. J.; CALLAWAY, R. M. Mycorrhizae transfer carbon from a native grass to an invasive weed: evidence from stable isotopes and physiology. **Plant Ecology**, v. 172, p. 133-141, 2004.

CARVALHO, D. A. de; OLIVEIRA-FILHO, A. T. de; VILELA, E. de A.; CURI, N. Florística e estrutura da vegetação arbórea de um fragmento de floresta ciliar do Alto São Francisco (Martinho Campos, Minas Gerais). **Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer**, v. 6, p. 5-22, 2000.

CARVALHO, P. E. R. **Jequitibá-branco**. Colombo-PR: Embrapa Florestas, 2003. p. 13. (Circular Técnica).

CHAUDHRY, M. S.; SAEED, M.; KHAN, A. A.; SIAL, N.; JAMIL, M. Morphological diversity of arbuscular mycorrhiza colonizing two aromatic grasses *Vetiveria zizanioides* and *Cymbopogon jwarancusa*. **Pakistan Journal of Botany**, v. 44, n. 4, p. 1479-1485, 2012.

CLEMENTS, F. E. **Plant Succession**: An analysis of the development of vegetation. 1.ed. Washington: Carnegie Institute of Washington, 1916.

COLOZZI-FILHO, A.; CARDOSO, E. J. B. N. Detecção de fungos micorrízicos arbusculares em raízes de cafeeiro e de crotalária cultivada na entrelinha. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 35, n.10, p. 2033-2042, 2000.

COLOZZI-FILHO, A. Dinâmica populacional de fungos micorrízicos arbusculares no agrossistema cafeeiro e adubação verde com leguminosas. **Tese de doutorado**: ESALQ, 1999. 106 p.

COMAS, L. H.; CALLAHAN, H. S.; MIDFORD, P. E. Patterns in root traits of woody species hosting arbuscular and ectomycorrhizas: implications for the evolution of belowground strategies. **Ecology and Evolution**, v. 4, p. 2979-2990, 2014.

COURTY, P. E.; WALDER, F.; BOLLER, T.; INEICHEN, K.; WIEMKEN, A.; ROUSTEAU, A.; SELOSSE, M. A. Carbon and nitrogen metabolism in mycorrhizal networks and mycoheterotrophic plants of tropical forests: a stable isotope analysis. **Plant Physiology**, v. 156, p. 952-961, 2011

CROLL, D.; GIOVANNETTI, M.; KOCH, A. M.; SBRANA, C.; EHINGER, M.; LAMMERS, P. J.; SANDERS, I. R. Nonself vegetative fusion and genetic exchange in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. **New Phytologist**, v. 181, p. 924-937, 2009.

DICKSON, S. The *Arum-Paris* continuum of mycorrhizal symbioses. **New Phytologist**, v. 163, p.187-200, 2004.

DURIGAN, G. Estrutura e diversidade de Comunidades florestais. *In*: Martins, S. V. **Ecologia de florestas tropicais do Brasil**. 2.ed. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 2012. p. 185–215.

EGAN, C.; LI, D. W.; KLIRONOMOS, J. Detection of arbuscular mycorrhizal fungal spores in the air across different biomes and ecoregions. **Fungal Ecology**, v. 12, p. 26-31, 2014.

EGERTON-WARBURTON, L. M.; QUEREJETA, J. I.; ALLEN, M. F. Common mycorrhizal networks provide a potential pathway for the transfer of hydraulically lifted water between plants. **Journal of Experimental Botany**, v. 58, n. 6, p. 1473-1483, 2007.

FACELLI, E.; FACELLI, J. M. Soil phosphorus heterogeneity and mycorrhizal symbiosis regulate plant intra-specific competition and size distribution. **Oecologia**, v. 133, p. 54-61, 2002.

FELLBAUM, C. R.; GACHOMO, E. W.; BEESETTY, Y.; CHOUDHARI, S.; STRAHAN, G. D.; PFEFFER, P. E.; KIERS, E. T.; BÜCKING, H. Carbon availability triggers fungal nitrogen uptake and transport in arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 109, p. 2666–2671, 2012.

FOLLI-PEREIRA, M. S.; MEIRA-HADDAD, L. S.; BAZZOLLI, D. M. S.; KASUYA, M. C. M. Micorriza arbuscular e a tolerância das plantas ao estresse. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 36, p. 1663-1679, 2012.

GALLAUD, I. **Études sur les Mycorrhizes Endotrophes**. 1.ed. Lille: le Bigot frères, 1904.

GIANINAZZI-PEARSON, V.; SMITH, S. E.; GIANINAZZI, S.; SMITH, F. A. Enzymatic studies on the metabolism of vesicular-arbuscular mycorrhizas. V. Is H<sup>+</sup> - ATPase a component of ATP-hydrolysing enzyme activities in plant-fungus interface? **The New Phytologist**, v. 117, p. 61-74, 1991.

GIOVANNETTI, M.; AVIO, L.; SBRANA, C. Fungal spore germination and pre-symbiotic mycelial growth: physiological and genetic aspects. *In*: KOLTAL, H.; KAPULNIK, Y. **Arbuscular mycorrhizas: physiology and function**. 2.ed. Amsterdam: Springer, 2010. p. 3–32.

GIOVANNETTI, M.; SBRANA, C.; AVIO, L.; STRANI, P. Patterns of below-ground plant interconnections established by means of arbuscular mycorrhizal networks. **New Phytologist**, v. 164, p. 175-181, 2004.

GORZELAK, M. A.; ASAY, A. K.; PICKLES, B. J.; SIMARD, S. W. Inter-plant communication through mycorrhizal networks mediates complex adaptive behaviour in plant communities. **AoB Plants**, v. 7, plv050, 2015.

HAMMER, E. C.; PALLON, J.; HALLANDER, H.; OLSSON, P. A. Tit for tat? A mycorrhizal fungus accumulates phosphorus under low plant carbon availability. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 76, p. 236-244, 2011.

HARRISON, M. J. Signaling in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Annual Review of Microbiology**, v. 59, p. 9-42, 2005.

HE, X.; XU, M.; QIU, G. Y.; ZHOU, J. Use of <sup>15</sup>N stable isotope to quantify nitrogen transfer between mycorrhizal plants. **Journal of Plant Ecology**, v. 2, n. 3, p. 107-118, 2009.

HOPKINSON, J. M.; DE SOUZA, F. H. D.; DIULGHEROFF, S.; ORTIZ, A.; SÁNCHEZ, M. Reproductive physiology, seed production, and seed quality of *Brachiaria*. *In*: MILES, J. W.; MAASS, B. L.; VALLE, C. B. do. **Brachiaria: Biology, Agronomy, and Improvement**. 1.ed. Cali: Centro Internacional de Agricultura Tropical/ Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, 1996. p. 124-140.

JAKOBSEN, I. Hyphal fusion to plant species connections – giant mycelia and

community nutrient flow. **New Phytologist**, v. 164, p. 4-7, 2004.

JANOS, D. P.; SCOTT, J.; ARISTIZÁBAL, C.; BOWMAN, D. M. J. S. Arbuscular-mycorrhizal networks inhibit *Eucalyptus tetrodonta* seedlings in rain forest soil microcosms. **PLoS ONE**, v. 8, e57716, 2013.

JANOUSHKOVÁ, M.; RYDLOVÁ, J.; PÜSCHEL, D.; SZÁKOVÁ, J.; VOSÁTKA, M. Extraradical mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi radiating from large plants depresses the growth of nearby seedlings in a nutrient deficient substrate. **Mycorrhiza**, v. 21, n. 7, p. 641-650, 2011.

JOHANSEN, A.; JAKOBSEN, I.; JENSEN, E. S. Hyphal transport of <sup>15</sup>N-labelled nitrogen by a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus and its effect on depletion of inorganic soil N. **New Phytologist**, v. 122, p. 281-288, 1992.

KIERS, E. T.; DUHAMEL, M.; BEESETTY, Y.; MENSAH, J. A.; FRANKEN, O.; VERBRUGGEN, E.; FELLBAUM, C. R.; KOWALCHUK, G. A.; HART, M. M.; BAGO, A. Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. **Science**, v. 333, n. 6044, p. 880-882, 2011.

KILLEAN, T. J.; GARCIA E. E.; BECK, S. G. **Guia de arboles de Bolivia**. 1.ed. La Paz: Missouri Botanical Garden, 1993.

KIRIACHEK, S. G.; AZEVEDO, L. C. B. D.; PERES, L. E. P.; LAMBAIS, M. R. Regulação do desenvolvimento das micorrizas arbusculares. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 33, p. 1-16, 2009.

KIVLIN, S. N.; HAWKES, C. V.; TRESEDER, K. K. Global diversity and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi. **Soil Biology and Biochemistry**, Amsterdam, v. 43, n. 11, p. 2294-2303, 2011.

KYTOVIITA, M. M.; VESTBERG, M. TUOM, J. A test of mutual aid in common mycorrhizal networks: established vegetation negates benefit in seedlings. **Ecology**, v. 84, p. 898-906, 2003.

LEHMANN, A.; VERESOGLOU, S. D.; LEIFHEIT, E. F.; RILLIG, M. C. Arbuscular mycorrhizal influence on zinc nutrition in crop plants – a meta-analysis. **Soil Biology & Biochemistry**, v. 69, p. 123-131, 2014.

LEKBERG, Y.; HAMMER, E. C.; OLSSON, P. A. Plants as resource islands and storage units – adopting the mycocentric view of arbuscular mycorrhizal networks. **FEMS Microbiology Ecology**, 74, p. 336-345, 2010.

LI, X. L.; GEORGE, E.; MARSCHNER, H. Extension of the phosphorus depletion zone in va-mycorrhizal white clover in a calcareous soil. **Plant and Soil**, v. 136, n. 1, p. 41-48, 1991.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil**. 2.ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2002.

MARLER, M. J.; ZABINSKI, C. A.; CALLAWAY, R. M. Mycorrhizae indirectly enhance competitive effects of an invasive forb on a native bunchgrass. **Ecology**, v. 80, p. 1180-1186, 1999.

MARTINS, D. I.; MARTINS, C.C.I.; COSTA, N.V. Potencial alelopático de soluções de solo cultivado com *Brachiaria brizantha*: efeitos sobre a germinação de gramíneas forrageiras e plantas daninhas de pastagens. **Planta Daninha**, v. 24, n. 1, 2006.

MEINERS, S. J.; PICKETT, S. T. A.; CADENASSO, M. L. **An integrative approach to successional dynamics**: Tempo and mode of community change. Cambridge: Cambridge University Press, 2015.

MERGULHÃO, A. C. E. S.; SIVA, M. V. da; LYRA, M. C. C. P. de; FIGUEIREDO, M. V. B.; SILVA, M. L. R. B. da; MAIA, L. C. Caracterização morfológica e molecular de fungos micorrízicos arbusculares isolados de áreas de mineração de gesso, Araripina, PE, Brasil. **Hoehnea**, v. 41, n. 3, p. 393-400, 2014.

MERRILD, M. P.; AMBUS, P.; ROSENDAHL, S.; JAKOBSEN, I. Common arbuscular mycorrhizal networks amplify competition for phosphorus between seedlings and established plants. **New Phytologist**, v. 200, n.1, p. 229-240, 2013.

MIKKELSEN, B. L.; ROSENDAHL, S.; JAKOBSEN, I. Underground resource allocation between individual networks of mycorrhizal fungi. **New Phytologist**, v. 180, n. 4, p. 890-898, 2008.

MOHAMMAD, A.; MITRA, B.; KHAN, A. G. Effects of sheared-root inoculum of *Glomus intraradices* on wheat grown at different phosphorus levels in the field. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 103, p. 245-249, 2004.

MOREIRA, F. M. S.; SIQUEIRA, J. O. **Microbiologia e Bioquímica do Solo**. 2.ed. Lavras: Universidade Federal de Lavras, 2006.

NAKANO-HYLANDER, A.; OLSSON, P. A. Carbon allocation in mycelia of arbuscular mycorrhizal fungi during colonization of plant seedlings. **Soil Biology & Biochemistry**, v. 39, p. 1450-1458, 2007.

NEWSHAM, K. K.; FITTER, A. H.; WATKINSON, A. R. Arbuscular mycorrhiza protect an annual grass from root pathogenic fungi in the field. **Journal of Ecology**, v. 83, n. 6, p. 991-1000, 1995.

NILSSON, M. C. Separation of allelopathy and resource competition by the boreal dwarf shrub *Empetrum hermaphroditum* Hagerup. **Oecologia**, v. 98, p. 1-7, 1994.

NUNES, S. G.; BOOCK, A.; PENTEADO, M. I. O. **Brachiaria brizantha cv. Marandu**. 2.ed. Campo Grande: EMBRAPA-CNPQC, 1985.

NUNES, Y. R. F.; PETRERE JUNIOR, M. Estrutura e dinâmica de uma população de *Cariniana estrellensis* (Lecythidaceae) na APE - Barreiro, Belo Horizonte, MG. In: CONGRESSO NACIONAL DE BOTÂNICA, 2000, Brasília. **Sociedade Botânica do Brasil**, 2000.

ODUM, E. P.; BARRETT, G. W. **Fundamentos da Ecologia**. 1.ed. São Paulo: Cengage Learning, 2008.

OLDROYD, G. E. D. Speak, friend, and enter: signalling systems that promote beneficial symbiotic associations in plants. **Nature Reviews Microbiology**, v. 11, p. 252-263, 2013.

ÖPIK, M.; DAVISON, J. Uniting species- and community- oriented approaches to understand arbuscular mycorrhizal fungal diversity. **Fungal Ecology**, v. 24, p. 106-113, 2016.

PARNISKE, M. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbiosis. **Nature Reviews**, v. 6, p. 763-775, 2008.

PAULA, A.; SILVA, A. F.; MARCO-JÚNIOR, P.; SANTOS, F. A. M.; SOUZA, A. L. Sucessão ecológica da vegetação arbórea em uma floresta estacional semidecidual, Viçosa, MG, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 18, p. 407-423, 2004.

PIVELLO, V. R. **Invasões biológicas no cerrado brasileiro**: efeitos da introdução de espécies exóticas sobre a biodiversidade. 1.ed. São Paulo: Instituto de Biociências, 2011.

QUEREJETA J. I.; BAREA, J. M.; ALLEN, M. F.; CARAVACA, F.; ROLDÁN, A. Differential response of delta  $\delta^{13}\text{C}$  and water use efficiency to arbuscular mycorrhizal infection in two aridland woody plant species. **Oecologia**, v. 135, p. 510-515, 2003.

RAMOS A. C.; MARTINS, M. A. Fisiologia de micorrizas arbusculares. *In*: SIQUEIRA, J. O.; SOUZA, F. A. de; CARDOSO, E. J. B. N.; TSAI, S. M. **Micorrizas**: 30 anos de pesquisa no Brasil. 1.ed. Lavras: Universidade Federal de Lavras, 2010. p. 133-152.

REID, C. P. P.; WOODS, F. W. Translocation of  $\text{C}^{14}$ -labeled compounds in mycorrhizae and it implications in interplant nutrient cycling. **Ecology**, v. 50, p. 179-187, 1969.

REITZ, R. **Lecitidáceas**. 1.ed. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1981.

REQUENA, N.; REUNINGER, M.; FRANKEN, P.; OCON, A. Symbiotic status, phosphate, and sucrose regulate the expression of two plasma membrane  $\text{H}^+$ -ATPase genes from the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. **Plant Physiologist**, v. 132, p. 1540-1549, 2003.

RICKLEFS, R. E. **Economia da natureza**. 6.ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2010.

ROBYNS, A. Tiliaceae. *In*: WOODSON, R. E. Jr.; SCHERY, R. W. **Flora of Panama**. 1.ed. Missouri: Annals of the Missouri Botanical Garden, 1964. p. 1-35.

ROGALSKI, J. M.; BERKENBROCK, I. S.; REIS, A.; REIS, M. S. Sucessão e manutenção da diversidade biológica e da variabilidade genética: ferramentas básicas para a restauração ambiental. *In: SEMINÁRIO NACIONAL DA DEGRADAÇÃO E RECUPERAÇÃO AMBIENTAL – PERSPECTIVA SOCIAL*, 2003, Foz do Iguaçu. **Anais do Seminário Nacional Degradação e Recuperação Ambiental**, 2003.

RONDINA, A. B. L.; TONON, B. C.; LESCANO, L. E. A. M.; HUNGRIA, M.; NOGUEIRA, M. A.; ZANGARO, W. Plants of distinct successional stages have different strategies for nutrient acquisition in an Atlantic rain forest ecosystem. **International Journal of Plant Sciences**, v. 180, n. 3, p. 000-000, 2019.

RONDINA, A. B. L.; LESCANO, L. E. A. M.; ALVES, R. A.; MATSUURA, E. M.; NOGUEIRA, M. A.; ZANGARO, W. Arbuscular mycorrhizas increase survival, precocity and flowering of herbaceous and shrubby species of early stages of tropical succession in pot cultivation. **Journal of Tropical Ecology**, v. 30, p. 599-614, 2014.

RYAN, M. H.; MCCULLY, M. E.; HUANG, C. X. Location and quantification of phosphorus and other elements in fully hydrated, soil-grown arbuscular mycorrhizas: a cryo-analytical scanning electron microscopy study. **New Phytologist**, v. 160, p. 429-441, 2003.

SAMPAIO, A. B.; HOLL, K. D.; SCARIOT, A. Does Restoration Enhance Regeneration of Seasonal Deciduous Forests in Pastures in Central Brazil? **Restoration Ecology**, v. 15, n. 3, p. 462-471, 2007.

SCHENCK, N. C.; PÉREZ, Y. **Manual for the identification of VA mycorrhizal fungi**. 3.ed. Gainesville: Synergistic Publications, 1990.

SELOSSE, M. A.; RICHARD, F.; HE, X.; SIMARD, S. W. Mycorrhizal networks: Des liaisons dangereuses? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 21, n. 11, p. 621-628, 2006.

SILVEIRA, E. R.; MELO, A. C. G.; CONTIÉRI, W. A. Controle de gramíneas exóticas em plantio de restauração do Cerrado. *In: DURIGAN, G.; RAMOS, V. S. Manejo adaptativo: primeiras experiências na restauração de ecossistemas*. 1.ed. São Paulo: Páginas & Letras, 2013. p. 5-7.

SIMARD, S. W.; DURALL, D.; JONES, M. Carbon and nutrient fluxes within and between mycorrhizal plants. *In: MARCEL, G. A.; van der HEIJDEN; SANDERS, I. R. Mycorrhizal ecology*. 1.ed. New York: Springer, 2002. p. 33–74.

SIMARD, S. W.; PERRY, D. A.; JONES, M. D.; MYROLD, D. D.; DURALL, D. M.; MOLINA, R. Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. **Nature**, v. 388, n. 6642, p. 579–582, 1997.

SIQUEIRA, J. O.; LAMBAIS, M. R.; STÜRMER, S. L. Fungos micorrízicos arbusculares: características, associação simbiótica e aplicação na agricultura. **Biotecnologia, Ciência & Desenvolvimento**, v. 25, p. 12-21, 2002.

SIQUEIRA, J. O.; NAIR, M. G.; HAMMERSCHMIDT, R.; SAFIR, G. R.; PUTNAM, A. R. Significance of phenolic compounds in plant-soil-microbial systems. **Critical Reviews in Plants Sciences**, v. 10, p. 63-121, 1991.

SMITH, F. A.; GRACE, E. J.; SMITH, S. E. More than a carbon economy: Nutrient trade and ecological sustainability in facultative arbuscular mycorrhizal symbioses. **New Phytologist**, v. 182, p. 347–358, 2009.

SMITH, S. E.; READ, D. J. **Mycorrhizal symbiosis**. 3.ed. London: Academic Press, 2008.

SOARES FILHO, C. V. Recomendações de espécies e variedades de *Brachiaria* para diferentes condições. *In*: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DE PASTAGEM, 11, 1994, Piracicaba. **Anais XI Simpósio sobre manejo de pastagem**, 1994.

SONG, Y. Y.; SIMARD, S. W.; CARROLL, A.; MOHN, W. W.; ZENG, R. S. Defoliation of interior Douglas-fir elicits carbon transfer and stress signalling to ponderosa pine neighbors through ectomycorrhizal networks. **Scientific Reports**, v. 5, n. 8495, 2015.

SONG, Y. Y.; YE, M.; LI, C.; HE, X.; SALMAN, K. Z.; SU, Y. J.; LUO, S.M.; ZENG, R. S. Hijacking common mycorrhizal networks for herbivore-induced defence signal transfer between tomato plants. **Scientific Reports**, v. 4, n. 3915, 2014.

SONG, Y. Y.; ZENG, R. S.; XU, J. F.; LI, J.; SHEN, X.; YIHDEGO, W. G. Interplant communication of tomato plants through underground common mycorrhizal networks. **PLoS One**, v. 5, n. 10, e13324, 2010.

SOUZA, F. A.; SILVA, I. C. L.; BERBARA, R. L. L. Fungos micorrízicos arbusculares: muito mais diversos do que se imaginava. *In*: Moreira, F. M. S.; Siqueira, J. O.; Brussaard, L. **Biodiversidade do solo em ecossistemas brasileiros**. 1.ed. Lavras: Universidade Federal de Lavras, 2008. p. 501-556.

SOUZA, F. A.; STUMER, S. L.; CARRENHO, R.; TRUFEM, S. F. B. **Classificação e taxonomia de fungos micorrízicos arbusculares e sua diversidade e ocorrência no Brasil**. *In*: Siqueira J.O.; Souza, F. A.; CARDOSO, E. J. B. N.; TSAI, S. M. (Eds.) *Micorrizas: 30 anos de pesquisas no Brasil*. Lavras: UFLA, 2010, Cap. 2, p. 15-73.

STÜRMER, S. L.; SIQUEIRA, J. O. Fungos micorrízicos. *In*: MOREIRA, F. M. S.; CARES, J. E.; ZANETTI, R.; STÜRMER, S. L. **O ecossistema solo**. 1.ed. Lavras: Universidade Federal de Lavras, 2013. p. 291-310.

SWAINE, M. D.; WHITMORE, T. C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forest. **Vegetatio**, v. 75, p. 81-86, 1988.

TANAKA, Y.; YANO, K. Nitrogen delivery to maize via mycorrhizal hyphae depends on the form of N supplied. **Plant, Cell & Environment**, v. 28, p. 1247-1254, 2005.

TORRES, A. M.; MORTON, C. M. Molecular and morphological phylogenetic analysis of *Brachiaria* and *Urochloa* (Poaceae). **Molecular Phylogenetics &**

**Evolution**, v. 37, n. 1, p. 36-44, 2005.

TRINIUS, C. B. Panicearum genera retractavit speciebusque compluribus illustravit. **Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de Saint-Pétersbourg**, v. 3, n. 2, p. 89-346, 1834.

VALLE, C. B. do; EUCLIDES, V. P. B.; PEREIRA, J. M.; VALÉRIO, J. R.; PAGLIARINI, M. S.; MACEDO, M. C. M.; LEITE, G. G.; LOURENÇO, A. J.; FERNANDES, C. D.; DIAS FILHO, M. B.; LEMPP, B.; POTT, A.; SOUZA, M. A. de. **O capim xaraés (*Brachiaria brizantha* cv. Xaraés) na diversificação das pastagens de braquiárias**. Campo Grande: Embrapa Gado de Corte, 2004. p. 36 (Embrapa Gado de Corte. Documentos, 149).

van der HEIJDEN, M. G. Arbuscular mycorrhizal fungi as support systems for seedling establishment in grassland. **Ecology Letters**, v. 7, n. 4, p. 293-303, 2004.

van der HEIJDEN, M. G.; HORTON, T. R. Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. **Journal of Ecology**, v. 97, n.6, p. 1139-1150, 2009.

VIERECK, N.; HANSEN, P. E.; JAKOBSEN, I. Phosphate pool dynamics in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* studied by in vivo <sup>31</sup>P NMR spectroscopy. **New Phytologist**, v. 162, p. 783-794, 2004.

WAGG, C.; JANSA, J.; STADLER, M.; SCHMID, B.; van der HEIJDEN, M. G. A. Mycorrhizal fungal identity and diversity relaxes plant-plant competition. **Ecology**, v. 92, p. 1303-1313, 2011.

WALDER, F. Common arbuscular mycorrhizal networks: trade of carbon and soil nutrients between different plant species and their shared fungal symbiont. PhD Thesis, **University of Basel**, Faculty of Science, 2014.

WALDER, F.; NIEMANN, H.; NATARAJAN, M.; LEHMANN, M. F.; BOLLER, T.; WIEMKEN, A. Mycorrhizal networks: Common goods of plants shared under unequal terms of trade. **Plant Physiology**, v. 159, n. 2, p. 789-797, 2012.

WALDER, F.; van der HEIJDEN, M. G. A. Regulation of resource exchange in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Nature Plants**, v. 1, n. 15159, 2015.

WEBSTER, R. D. **The Australian Paniceae (Poaceae)**. 1.ed. Stuttgart: Lubrecht & Chramer, 1987.

WEREMIJEWICZ, J.; JANOS, D. P. Common mycorrhizal networks amplify size inequality in *Andropogon gerardii* monocultures. **New Phytologist**, v. 198, n. 1, p. 203-213, 2013.

WEREMIJEWICZ, J.; STERNBERG, L. S. L. R.; JANOS, D. P. Common mycorrhizal networks amplify competition by preferential mineral nutrient allocation to large host plants. **New Phytologist**, v. 212, n. 2, p. 461-471, 2016.

WILLIAMS, D. G.; BARUCH, Z. African grass invasion in the Americas: ecosystem consequences and the role of ecophysiology. **Biological Invasions**, v. 2, n. 2, p. 123–140, 2000.

WILSON, G. W. T.; RICE, C. W.; RILLIG, M. C.; SPRINGER, A.; HARTNETT, D. C. Soil aggregation and carbon sequestration are tightly correlated with the abundance of arbuscular mycorrhizal fungi: results from long-term field experiments. **Ecology Letters**, v. 12, p. 452-461, 2009.

WOHLLEBEN, P. **A vida secreta das árvores**. 1.ed. Rio de Janeiro: Editora Sextante, 2017.

WYATT, G. A. K.; KIERS, E. T.; GARDNER, A. WEST, S. A. A biological market analysis of the plant-mycorrhizal symbiosis. **Evolution**, v. 68, n. 9, p. 2603-2618, 2014.

YACHANDRA, V. K.; SAUER, K.; KLEIN, M. P. Manganese cluster in photosynthesis: where plants oxidize water to dioxygen. **Chemical Reviews**, v. 96, p. 2927-2950, 1996.

YAMATO, M.; IWASAKI, M. Morphological types of arbuscular mycorrhizal fungi in roots of understory plants in Japanese deciduous broadleaved forests. **Mycorrhiza**, v. 12, n. 6, p. 291-296, 2002.

ZANGARO, W.; ALVES, R. A.; SOUZA, P. B.; ROSTIROLA, L. V.; LESCANO, L. E. A. M.; RONDINA, A. B. L.; NOGUEIRA, M. A. Succession and environmental variation influence soil exploration potential by fine roots and mycorrhizal fungi in an Atlantic ecosystem in southern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 30, p. 237-248, 2014.

ZANGARO, W.; ANSALENO, A. P.; LESCANO, L. E. A. M.; ALVES, R. A.; RONDINA, A. B. L.; NOGUEIRA, M. A. Infection intensity, spore density and inoculum potential of arbuscular mycorrhizal fungi decrease during secondary succession in tropical Brazilian ecosystems. **Journal of Tropical Ecology**, v. 28, p. 453-462, 2012.

ZANGARO, W.; BONONI, V. L. R.; TRUFEN, S. B. Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody species in South Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 16, p. 603-622, 2000.

ZANGARO, W.; LESCANO, L. E. A. M.; MATSUURA, E. M.; RONDINA, A. B. L.; NOGUEIRA, M. A. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and exotic grasses differentially affect the establishment of seedlings of early- and late-successional woody species. **Applied Soil Ecology**, v. 124, p. 394-406, 2018.

ZANGARO, W.; NISIZAKI, S. M. A.; DOMINGOS, J. C. B.; NAKANO, E. M. Mycorrhizal response and successional status in 80 woody species from South Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 19, p. 315-324, 2003.

ZANGARO, W.; ROSTIROLA, L. V.; SOUZA, P. B. de; ALVES, R. de A.; LESCANO,

L. E. A. M.; RONDINA, A. B. L.; NOGUEIRA, M. A.; CARRENHO, R. Root colonization and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi in distinct successional stages from an Atlantic rainforest biome in southern Brazil. **Mycorrhiza**, v. 23, n. 3, p. 221-233, 2013.

ZHENG, C.; JI, B.; ZHANG, J.; ZHANG, F.; BEVER, J. D. Shading decreases plant carbon preferential allocation towards the most beneficial mycorrhizal mutualist. **New Phytologist**, v. 205, p. 361-368, 2015.

**4 Capítulo 1 - A rede micorrízica comum originada de *Brachiaria brizantha* suprime o crescimento de plântulas da própria gramínea e de arbóreas nativas do sul do Brasil.**

Breyner G. P. Bertagnoli<sup>1\*</sup>, Arnaldo Colozzi Filho<sup>2</sup>, José Antonio Pimenta<sup>1\*</sup>,  
Waldemar Zangaro<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Biológicas, Departamento de Biologia Animal e Vegetal, Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas, 86051-990, Londrina, Paraná, Brasil.

<sup>2</sup> Área Técnica de Solos/Microbiologia do Solo, Instituto de Desenvolvimento Rural do Paraná – IAPAR-EMATER, Rod. Celso Garcia Cid, km 375, 86047-902, Londrina, Paraná, Brasil.

\* Autor correspondente: breynner\_pa2@hotmail.com  
pimenta@uel.br

Artigo a ser submetido para publicação na revista *New Phytologist*.

Fator de impacto: 10,323.

## RESUMO

A rede micorrízica comum (RMC) é formada por fungos micorrízicos arbusculares (FMA) que interconectam as raízes de plantas e promove a troca de nutrientes, água e compostos sinalizadores, além de servir como mecanismo de competição entre plantas. O objetivo desse trabalho foi avaliar a influência da RMC, originada da gramínea invasora *Brachiaria brizantha* adulta, no desenvolvimento de plântulas da própria *B. brizantha* e das arbóreas *Heliocarpus popayanensis* (pioneira) e *Cariniana estrellensis* (secundária tardia), nativas do Sul do Brasil. As plantas cresceram em substrato composto por solo fértil e areia esterilizada na proporção de 3:1, com 640 esporos de FMA nativos por grama de solo. Os tratamentos foram: 1) Plântulas de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* crescidas sob influência da RMC originada de *B. brizantha* adulta durante 225 dias; 2) Após 90 dias de influência da RMC, duas podas em *B. brizantha* adulta foram realizadas, sendo que a primeira ocorreu 90 dias após a emergência e a segunda 180 dias após a primeira poda; 3) Após 90 dias de influência da RMC, a comunicação foi interrompida pelo rompimento semanal da RMC; 4) O tratamento controle consistiu no crescimento isolado de 5 plântulas de cada espécie sem contato com a RMC. A RMC originada de *B. brizantha* suprimiu o crescimento das plântulas das três espécies. A interrupção da RMC eliminou totalmente os efeitos supressivos da *B. brizantha* adulta sobre as plântulas. A poda da *B. brizantha* adulta mitigou os efeitos negativos sobre as plântulas, porém após os rebrotamentos, a supressão retornou. As plântulas de *H. popayanensis* conectadas com a RMC de *B. brizantha* adulta morreram, enquanto as plântulas de *C. estrellensis* e da própria *B. brizantha* sobreviveram, porém suprimidas.

**Palavras-chave:** Competição entre plantas; Fungo micorrízico arbuscular; Gramíneas invasoras; Arbóreas Nativas; Reflorestamento.

## ABSTRACT

The common mycorrhizal network (CMN) is formed by arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) that interconnect plant roots, promote the exchange of mineral nutrients, water and signaling compounds, in addition to serving as a competition pathway. The objective of this study was to evaluate the influence of CMN, originated from the adult invasive grass *Brachiaria brizantha*, on the development of seedlings of *B. brizantha* itself and of the trees *Heliocarpus popayanensis* (pioneer) and *Cariniana estrellensis* (late secondary), native to Southern Brazil. The plants were grown in substrate composed of fertile soil and sterilized sand in a 3:1 ratio, with 640 native AMF spores per gram of soil. The treatments were: 1) Seedlings of *B. brizantha*, *H. popayanensis* and *C. estrellensis* grown under the influence of CMN originated from adult *B. brizantha* for 225 days; 2) After 90 days of CMN influence, two prunings were carried out in adult *B. brizantha*, the first occurring 90 days after emergence and the second 180 days right after the first pruning; 3) After 90 days of influence of the CMN, the communication was interrupted by the weekly rupture of the CMN; 4) The control treatment consisted of the isolated growth of 5 seedlings of each species without contact with the CMN. The CMN originated from *B. brizantha* suppressed the growth of seedlings of the three species. The interruption of CMN totally eliminated the suppressive effects of the adult *B. brizantha* on the seedlings. Pruning of adult *B. brizantha* mitigated the negative effects on seedlings, but after regrowth, suppression returned. The seedlings of *H. popayanensis* connected with the CMN of *B. brizantha* died, while the seedlings of *C. estrellensis* and of *B. brizantha* itself survived, but were suppressed.

**Keywords:** Competition between plants; Arbuscular mycorrhizal fungi; Invasive grasses; Native trees; Reforestation.

## 1 INTRODUÇÃO

Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) são organismos biotróficos obrigatórios pertencentes ao filo Glomeromycota, com 288 espécies descritas (Öpik & Davison, 2016). Os FMA são cosmopolitas e possuem baixa especificidade, características que proporcionam associações com espécies representantes de cerca de 80% das famílias de plantas terrestres (Brundrett, 2002; Bertagnoli *et al.*, 2020). Os fungos absorvem água e nutrientes do solo e os disponibilizam para as plantas, as quais retribuem com carbono na forma de fotoassimilados (Colozzi-Filho & Cardoso, 2000; Zangaro *et al.*, 2012). Os FMA são altamente benéficos para as plantas, pois fornecem até 80% de P e até 25% de N e recebem em troca de 4 a 20% do C total fixado pelas plantas (Douds *et al.*, 2000).

Os FMA que colonizam uma planta podem, ao mesmo tempo, colonizar as raízes de outras plantas, formando a rede subterrânea de comunicação denominada de rede micorrízica comum (RMC) (Gorzela *et al.*, 2015). A RMC também pode ser formada por anastomoses, na qual um FMA que coloniza a raiz de uma planta funde suas hifas com as hifas de outros FMA que colonizam outras plantas (Mikkelsen *et al.*, 2008). As plantas vizinhas conectadas com a RMC podem trocar macronutrientes (Smith & Read, 2008), micronutrientes (Asay, 2013), água (Egerton-Warburton *et al.*, 2007), compostos sinalizadores (Song *et al.*, 2014; Cabral *et al.*, 2018), compostos aleloquímicos (Nilsson, 1994) e fotoassimilados (Bever *et al.*, 2010), além de servir como mecanismo de competição entre plantas (Merrild *et al.*, 2013). Dessa forma, a RMC possui o potencial de influenciar e alterar a composição de uma comunidade de plantas (Rillig, 2004; Wilson *et al.*, 2009), sobretudo na fase de estabelecimento de plântulas (Merrild *et al.*, 2013).

A supressão de plantas mediada pela RMC pode ocorrer devido ao fato de diferentes espécies de plantas contribuírem com quantidades distintas de carbono para a rede, o que pode influenciar na quantidade de nutrientes recebidos em troca (Selosse *et al.*, 2006). Wyatt *et al.* (2014) relataram que a quantidade de nutrientes transferidos para as plantas é regulada pelo próprio FMA formador da rede, o qual prioriza com maior fluxo para as plantas que fornecem mais carbono. Em uma comunidade de plantas, os indivíduos de maior porte obtêm uma parcela desproporcionalmente maior dos recursos disponíveis, podendo limitar o crescimento de indivíduos menores, sendo que este efeito assimétrico é

potencializado pela RMC (Janos *et al.*, 2013). Merrild *et al.* (2013) verificaram que a RMC originada de plantas adultas de *Cucumis sativus* suprimiu fortemente o crescimento de plântulas de *Solanum lycopersicum*. Entretanto, com a poda da parte aérea de *C. sativus*, as plântulas de *S. lycopersicum* conectadas com a RMC apresentaram aumento no crescimento e absorveram 6,5 vezes mais fósforo.

A taxa de crescimento, o tamanho da planta e a proporção raiz/parte aérea são as características que mais influenciam a capacidade de fornecer carbono para a RMC. As plantas maiores, com altas taxas de crescimento e grande área foliar produzem mais fotoassimilados e disponibilizam mais carbono aos fungos da rede, que em troca transferem mais nutrientes para estas plantas, e assim o efeito da RMC será positivo para esses indivíduos e supressivo para as outras plantas de menor porte, mais jovens e com menor taxa de crescimento (Merrild *et al.*, 2013). Dessa forma, as gramíneas podem obter grande vantagem competitiva entre as plantas pertencentes à RMC, pois possuem elevada taxa de crescimento e alta taxa fotossintética, podendo dominar a RMC e receber a maior parte do fluxo de nutrientes (Zangaro *et al.*, 2018).

Diversos estudos relatam supressão de crescimento de plântulas via RMC por plantas já estabelecidas (Jakobsen, 2004; Janoušková *et al.*, 2011; Janos *et al.*, 2013; Merrild *et al.*, 2013). No entanto, estudos com plantas exóticas suprimindo plantas nativas são escassos (Carey *et al.*, 2004; Zangaro *et al.*, 2018). Silveira *et al.* (2013) apontam que as gramíneas exóticas são as principais responsáveis pela mortalidade de plântulas em áreas de restauração ecológica. Carey *et al.* (2004) verificaram que houve transferência de mais de 15% de carbono via RMC da espécie nativa *Festuca idahoensis* para a gramínea exótica *Centaurea maculosa*, indicando que a transferência de carbono via RMC pode ser um mecanismo importante pelo qual as gramíneas invasoras competem com as plantas nativas. Zangaro *et al.* (2018) verificaram que plântulas de arbóreas nativas de fase inicial da sucessão morreram quando conectadas via RMC com a gramínea *B. brizantha*, e que as plântulas das arbóreas secundárias tardias sobreviveram, porém apresentaram crescimento limitado e baixas concentrações de nitrogênio e fósforo na parte aérea.

O objetivo deste estudo foi avaliar a influência da RMC originada da gramínea invasora *Brachiaria brizantha* (Hochst. ex A. Rich.) Stapf (Poaceae) adulta, no desenvolvimento de plântulas da própria *B. brizantha* e das arbóreas *Heliocarpus*

*popayanensis* (Kunth) K. Schum. (Malvaceae) (pioneira) e *Cariniana estrellensis* (Raddi) Kuntze (Lecythidaceae) (secundária tardia), nativas da Floresta Estacional Semidecidual do Sul do Brasil. As hipóteses são: 1) A troca de carbono por nutrientes com os FMA que formam a RMC é intensificada devido às elevadas taxas fotossintéticas e de micotrofia de *B. brizantha*, sendo o fluxo de nutrientes direcionado para a gramínea adulta, resultando na supressão das plântulas das três espécies estudadas; 2) A supressão do desenvolvimento das plântulas será interrompida totalmente quando ocorrer a interrupção da RMC conectada com a gramínea adulta; 3) A supressão do crescimento das plântulas será interrompida parcialmente quando a parte aérea da gramínea adulta for podada e após a rebrota das gramíneas podadas, a supressão sobre as plântulas retornará.

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 Montagem e delineamento do experimento

O experimento foi conduzido em casa de vegetação, sem controle de temperatura e umidade relativa, pertencente ao departamento de Biologia Animal e Vegetal (BAV) da Universidade Estadual de Londrina (UEL), no estado do Paraná, Brasil, a 23°19'29,2" S e 51°11'52,8" W, com altitude de 602 m acima do nível do mar. O clima da região é subtropical úmido (Cfa) com verões quentes, temperatura média anual de 20,9° C e pluviosidade média anual de 1429 mm (Köppen, 1948).

O substrato utilizado para o crescimento das plantas foi uma mistura de solo fértil e areia esterilizada na proporção de 3:1. O solo foi coletado na profundidade de até 10 cm, em área com ocorrência da gramínea *Paspalum notatum*. Este solo continha aproximadamente 640 esporos de FMA por grama, como também raízes colonizadas e hifas. As espécies de FMA mais abundantes no solo foram: *Rhizophagus clarus* (Nicolson & Schenck) Walker & Schüßler, *Glomus macrocarpum* Tulasne & Tulasne, *Claroideoglomus etunicatum* (Becker & Gerdemann) Walker & Schüßler, *Paraglomus occultum* (Walker) Morton & Redecker, *Acaulospora mellea* Spain & Schenck, *Acaulospora morrowiae* Spain & Schenck e *Glomus hoi* Berch & Trappe, previamente identificadas por Rondina (2017). O solo utilizado foi classificado como Latossolo Vermelho distroférico de textura muito argilosa e alta fertilidade, apresentando teores de 166,50 mg dm<sup>-3</sup> de P, 20,42 g dm<sup>-3</sup> de C, 5,40 de pH, 4,60 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup> de acidez potencial (H+Al), 5,80 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup> de Ca, 2,06 cmol<sub>c</sub>

$\text{dm}^{-3}$  de Mg,  $0,97 \text{ cmol}_c \text{ dm}^{-3}$  de K,  $8,83 \text{ cmol}_c \text{ dm}^{-3}$  de soma de bases (SB),  $13,43 \text{ cmol}_c \text{ dm}^{-3}$  de capacidade de troca de cátions (CTC) e 65,7% de saturação por bases (V). As principais características do solo incluem grau avançado de intemperismo, baixa atividade (baixa CTC), predominância de argila (65% de argila, 15% de silte e 20% de areia) e uma estrutura microgranular bem desenvolvida (Santos *et al.*, 2006). As plantas cresceram no substrato, utilizando vasos plásticos com 5 L de capacidade, que foram dispostos de forma aleatória nas bancadas da casa de vegetação.

As espécies de plantas utilizadas foram: a gramínea *Brachiaria brizantha* (Hochst. ex A. Rich.) Stapf (Poaceae), a arbórea pioneira *Heliocarpus popayanensis* (Kunth) K. Schum. (Malvaceae) e a arbórea secundária tardia *Cariniana estrellensis* (Raddi) Kuntze (Lecythidaceae). Para avaliar os efeitos provocados pela RMC originada de *B. brizantha* adulta sobre as plântulas de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis*, foram crescidas nas laterais opostas dos vasos de cultivo duas plantas de *B. brizantha*, que foram as originadoras da RMC. Na região central foram crescidas as plântulas das espécies que sofreram os efeitos da RMC. Para eliminar o efeito competitivo das raízes e manter apenas os efeitos provocados pela RMC, as plântulas centrais cresceram no interior de um cilindro de malha de polietileno com poros de  $30 \mu\text{m}$  e com capacidade para 1 L de solo, localizado no centro dos vasos de cultivo. Os pequenos poros da malha de polipropileno do cilindro de solo impediram que as raízes de *B. brizantha* das laterais do vaso pudessem competir com as raízes da plântula no interior do cilindro, permitindo apenas a passagem de hifas e a formação da RMC.

As duas plantas de *B. brizantha* das laterais dos vasos cresceram por 70 dias, período destinado para o crescimento do sistema de raízes e das hifas dos FMA, as quais atravessaram os poros do cilindro para explorar o solo, formando a RMC entre as raízes das plantas. Cinco sementes de cada espécie de planta foram semeadas no centro do cilindro central, sendo desbastadas para apenas uma plântula logo após a emergência.

O experimento consistiu de três tratamentos e um controle, em cinco repetições: 1) As plântulas de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* sofreram os efeitos diretos da RMC originada das *B. brizantha* adultas, as quais permaneceram em crescimento e sob o efeito da RMC durante 225 dias; 2) Após 90 dias de influência da RMC, foi realizada a poda da parte aérea das gramíneas

adultas originadoras da RMC. As podas foram realizadas duas vezes, sendo a primeira 90 dias após a emergência e a segunda 180 dias após a primeira poda; 3) Após 90 dias de influência da RMC, foi realizado o rompimento semanal da rede, impedindo a comunicação via RMC entre as *B. brizantha* adultas e as plântulas. O rompimento da RMC ocorreu por meio de giro em 360° das malhas de polietileno, causando o rompimento das hifas fúngicas. Buscando evitar uma nova formação da RMC por anastomose, esse processo foi repetido semanalmente; 4) O controle consistiu em cultivar plântulas de cada uma das três espécies de forma isolada e sem contato com a RMC em sacos de cultivo com capacidade para 1 L de solo.

## 2.2 Coleta de dados

A cada 45 dias, foram coletados dados de altura, número de folhas e área foliar das plântulas, sendo a área foliar obtida por meio de um fator de correção levando em conta as características foliares de cada uma das espécies. Após 225 dias (tratamento 1) ou 360 dias (tratamento 2 e 3), as plântulas foram retiradas cuidadosamente e as raízes foram lavadas em água corrente. As raízes e parte aérea foram separadas, e posteriormente secas em estufa a 65 °C até atingir peso constante para determinação da massa seca. Foi calculada a razão entre raiz e parte aérea, para verificar em qual sistema a planta está investindo maiores quantidades de recursos.

Foi determinada a taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> de plantas adultas isoladas do contato com a RMC das três espécies de plantas utilizadas no experimento. Os dados foram obtidos por meio de um analisador de gás infravermelho (IRGA) modelo LI-6400 (LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA), que inclui uma fonte de luz azul-vermelho LI-6400-02B (LI-COR) e controlador da concentração de CO<sub>2</sub> e da temperatura. As medições foram realizadas apenas quando o coeficiente combinando as variações de água, CO<sub>2</sub> e fluxo de ar apresentou-se abaixo de 1%.

A resposta competitiva das plântulas das três espécies que cresceram sob influência da RMC originada de *B. brizantha* adultas foi calculada pela equação:  $RC = \ln(MSC/MSS)$ , na qual RC é a resposta competitiva, MSC é a massa de matéria seca da plântula crescida sob a influência da RMC originada da *B. brizantha* adulta, e MSS é a massa de matéria seca da plântula que cresceu isolada, sem a influência

da RMC (Cahill, 2002). A taxa de crescimento relativo (TCR) das plântulas foi calculada pela equação:  $TCR = (\ln W_{t_2} - \ln W_{t_1}) / (t_2 - t_1)$ , no qual  $W$  é a média da massa seca total da plântula e  $t$  é o tempo decorrido em dias ( $t_1$  = período inicial de crescimento;  $t_2$  = período final do experimento) (Hunt, 1982).

Para estimar a colonização micorrízica das raízes finas, uma porção de aproximadamente 1 g de raízes frescas de cada amostra foi clarificada em KOH 10%, acidificada em HCl 1%, lavada em água corrente e corada com azul de tripano 0,05% (Brundrett *et al.*, 1996). A taxa de colonização micorrízica das raízes finas foi determinada pelo método de intersecção de quadrantes descrito por McGonigle *et al.* (1990), usando microscópio ótico (100×).

Após obtenção dos dados de massa seca, a parte aérea das plântulas das três espécies estudadas foi moída e passada em peneira de 1 mm de diâmetro para determinação dos atributos químicos, sendo os valores corrigidos pela massa de matéria seca para a obtenção do conteúdo total do nutriente na planta. Os elementos determinados foram: N, P, K, Ca, Mg, Cu, Zn, B e Mn em espectrômetro de absorção atômica - ICP, Thermo Jarrel Ash ICAP 61E (Miyazawa *et al.*, 1984).

Para as análises químicas do solo, as amostras foram secas ao ar e peneiradas em malha de 2 mm. O teor de C orgânico foi determinado por oxidação úmida pelo método de Walkley & Black (1934). O pH foi determinado em solução de  $\text{CaCl}_2$  0,01 mol L<sup>-1</sup> em proporção de 1:2,5 (massa:volume). Ca e Mg foram extraídos com KCl 1 mol L<sup>-1</sup> em proporção 1:10 (massa:volume) e determinados por espectrofotometria de absorção atômica. P e K foram extraídos por Mehlich-I (HCl 0,05 mol L<sup>-1</sup> + H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 0,025 mol L<sup>-1</sup>) e determinados por espectrofotometria e fotometria de chama, respectivamente (Pavan *et al.*, 1992). O H + Al foi determinado pela solução tampão SMP (Shoemaker-McLean-Pratt), relatada como pH SMP (Quaggio *et al.*, 1985), a partir da curva de calibração de pH SMP x H + Al para solos do Estado do Paraná. A CTC foi calculada a partir da soma de Ca, Mg, K e H + Al, a SB foi calculada pela soma de Ca, Mg e K e a saturação por bases (V%) foi calculada pela razão entre SB:CTC multiplicada por 100.

### 2.3 Análises estatísticas

Os dados obtidos foram submetidos às análises de normalidade, pelo teste de Shapiro-Wilk e de homocedasticidade, pelo teste de Levene. Os dados que não

atenderam aos pressupostos das análises paramétricas foram transformados pelo método Box-Cox e dados expressos em porcentagem foram previamente transformados em arco seno  $\sqrt{(x/100)}$ . Para as análises que compararam apenas as plantas com presença ou ausência de RMC foi utilizado o teste *t* de Student; para comparar as médias das plântulas crescidas na ausência de RMC, com a parte aérea das *B. brizantha* adultas podadas e com a RMC interrompida, foi utilizada uma ANOVA seguida do teste de Tukey. Em ambos os testes foram adotados valores de 95% de confiança ( $p < 0,05$ ). Todas as análises estatísticas foram realizadas por meio do programa R v 4.0.2 (R Core Team, 2020).

### 3 RESULTADOS

#### 3.1 Influência da RMC na altura, número de folhas e área foliar das plântulas

Os efeitos da RMC originada de *B. brizantha* adulta na altura, número de folhas e área foliar das plântulas de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis*, durante 225 dias, estão apresentados na Figura 1. As plântulas *B. brizantha* foram afetadas negativamente pela RMC em todos os períodos avaliados, apresentando menor altura (Fig. 1A), menor número de folhas (Fig. 1B) e menor área foliar (Fig. 1C) quando comparadas com as plântulas *B. brizantha* crescidas isoladas sem contato com a RMC. As diferenças de altura, número de folhas e área foliar foram identificadas logo na primeira avaliação (45 dias após a emergência das plântulas) e aumentaram ao longo do período. Após 225 dias, a altura média das plântulas de *B. brizantha* sem RMC foi de 40,1 cm e das plântulas crescidas com RMC foi de 6,2 cm, representando uma diferença de 6,4 vezes na altura das plântulas. Além disso, as plântulas sem RMC apresentaram 17 folhas por planta e 267 cm<sup>2</sup> de área foliar, enquanto as plântulas com RMC apresentaram 3,4 folhas por planta e 12,4 cm<sup>2</sup> de área foliar, diferindo em 5 vezes no número de folhas e em 21,5 vezes a área foliar.

A espécie arbórea pioneira *H. popayanensis* também foi negativamente afetada pela RMC, apresentando menor altura (Fig. 1D), menor número de folhas (Fig. 1E) e menor área foliar (Fig. 1F) em relação às plântulas crescidas sem RMC. Após 225 dias da emergência, todas as plântulas conectadas com a RMC não resistiram aos efeitos supressivos e morreram, enquanto as plântulas sem RMC permaneceram em crescimento.

A espécie arbórea tardia *C. estrellensis* também foi suprimida pela RMC

originada de *B. brizantha* adulta, exibindo menor altura (Fig. 1G), número de folhas (Fig. 1H) e área foliar (Fig. 1I) em relação às plântulas sem RMC. Desde a primeira avaliação, 45 dias após a emergência, foi verificada a supressão das plântulas de *C. estrellensis* crescidas com RMC, e esse efeito permaneceu ao longo dos 225 dias. Após esse período, as plântulas sem RMC apresentaram altura de 29,6 cm, enquanto as plântulas com RMC possuíam 7,1 cm, apresentando limitação no crescimento de 4,2 vezes. Em relação ao número de folhas e área foliar, as plântulas sem RMC continham 22,6 folhas por planta e 368,8 cm<sup>2</sup>, respectivamente, enquanto as plântulas com RMC apresentaram 6,4 folhas e 20,9 cm<sup>2</sup> de área foliar, retratando uma diferença de 3,5 e 17,6 vezes, respectivamente.

As interferências na RMC, representadas pela poda da parte aérea da gramínea *B. brizantha* adulta e pela interrupção da RMC, influenciaram positivamente na altura, no número de folhas e na área foliar das plântulas arbóreas nativas de *H. popayanensis* e *C. estrellensis* (Fig. 2). As plântulas *H. popayanensis* apresentaram maiores altura (Fig. 2A), número de folhas (Fig. 2B) e área foliar (Fig. 2C) com a poda da parte aérea de *B. brizantha* adulta e com a interrupção da RMC, enquanto as plântulas que permaneceram conectadas com a RMC de *B. brizantha* adultas morreram em até 90 dias do início das interferências nas RMC. As plântulas de *H. popayanensis* crescidas conectadas com a RMC originada da *B. brizantha* podada apresentaram maior altura, número de folhas e área foliar do que as plântulas crescidas com a interrupção semanal da RMC. Após o período de rebrota da parte aérea de *B. brizantha* originadora da RMC, a influência negativa no crescimento das plântulas voltou a ocorrer, sem diferenças no crescimento entre estas e as plântulas com a RMC interrompida. As diferenças no crescimento das plântulas foram verificadas após a realização das duas podas da *B. brizantha* (0 e 180 dias), enquanto o desaparecimento destas diferenças ocorreu após as duas rebrotas da gramínea. Ao final dos 240 dias, os valores médios da altura, número de folhas e área foliar foram de 20 cm, 7,8 e 102,8 cm<sup>2</sup> respectivamente, para as plântulas crescidas com *B. brizantha* podada, e de 15 cm, 5 e 44,3 cm<sup>2</sup>, respectivamente, para as plântulas crescidas com a interrupção da RMC.

As interferências na RMC também foram benéficas para a espécie arbórea nativa tardia *C. estrellensis*, que apresentou maior altura (Fig. 2D), maior número de folhas (Fig. 2E) e maior área foliar (Fig. 2F) quando comparadas com as plântulas que permaneceram conectadas com a RMC de *B. brizantha* sem interferências. Ao

final dos 240 dias, as plântulas que estavam conectadas com a RMC de *B. brizantha* adulta apresentaram 8,6 cm de altura, 9,1 folhas por planta e 25,5 cm<sup>2</sup> de área foliar, enquanto aquelas conectadas com a RMC de *B. brizantha* adulta podada apresentaram altura de 17,5 cm, número de folhas 16,8 por planta e área foliar de 240 cm<sup>2</sup>. Já as plântulas com a RMC interrompida apresentaram 16,7 cm de altura, 17 folhas por planta e 181,3 cm<sup>2</sup> de área foliar, representando uma supressão de 2 e 1,9 vezes na altura, 1,8 e 1,8 vezes no número de folhas e 9,4 e 7,1 vezes na área foliar, respectivamente.

### 3.2 Influência da RMC na resposta competitiva, conteúdo de nutrientes e massa seca das plântulas

A resposta competitiva (RC) das plântulas está representada na Figura 3. Quando conectadas com a RMC de *B. brizantha* adulta, as plântulas de *B. brizantha* apresentaram menor RC (-2,07) quando comparadas com as de *C. estrellensis* (-0,60), não sendo possível efetuar o cálculo para *H. popayanesis* devido à morte das plântulas (Fig. 3A). Em relação às plântulas crescidas sob a influência da RMC de *B. brizantha* adulta podada, as plântulas de *H. popayanesis* apresentaram menor RC (0,66) do que as de *C. estrellensis* (1,22) (Fig. 3B). Com a RMC interrompida, as plântulas de *H. popayanesis* apresentaram novamente menor RC, com 0,93 em relação às de *C. estrellensis* com 1,15 (Fig. 3C).

Os conteúdos de nutrientes na parte aérea das plântulas de *B. brizantha*, *H. popayanesis* e *C. estrellensis*, crescidas na presença e na ausência de RMC são apresentados na Tabela 1. As plântulas de *B. brizantha* sem RMC apresentaram maior conteúdo de nitrogênio do que as *B. brizantha* que cresceram conectadas com a RMC. Não foi possível analisar o conteúdo dos demais nutrientes devido à baixa produção de biomassa pelas plântulas de *B. brizantha* conectadas com a RMC, não fornecendo material suficiente para análise. As plântulas de *H. popayanesis* conectadas com a RMC de *B. brizantha* morreram, não tendo sido possível verificar o conteúdo de nutrientes, enquanto as plântulas de *C. estrellensis* crescidas sem RMC apresentaram maior conteúdo de todos os nutrientes em relação às aquelas crescidas conectadas com a RMC.

O conteúdo de nutrientes nas plântulas de *H. popayanesis* e *C. estrellensis*, crescidas quando a parte aérea de *B. brizantha* foi podada e quando a RMC foi

interrompida semanalmente, é apresentado na tabela 2. As plântulas *H. popayanensis* crescidas quando *B. brizantha* foi podada apresentaram maior conteúdo em relação às plântulas que tiveram a RMC interrompida, exceto o zinco, que apresentou menor acúmulo e ao manganês que não diferiu entre os tratamentos. As plântulas de *C. estrellensis* apresentaram maiores conteúdos para todos os nutrientes quando houve interferências (poda ou interrupção da RMC por ruptura das hifas) quando comparadas com as plântulas conectadas com a RMC originada de *B. brizantha* adulta.

A assimilação líquida de CO<sub>2</sub> pelas plantas diminuiu conforme o avanço do grupo sucessional, com a *B. brizantha* apresentando média de 11,8 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, a pioneira *H. popayanensis* com 8,2 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> e a tardia *C. estrellensis* com 3,6 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (Tabela 3). A taxa de colonização micorrízica das plantas também diminuiu de acordo com o avanço do grupo sucessional, com a *B. brizantha* apresentando média de 91,67%, a pioneira *H. popayanensis* 72,67% e a tardia *C. estrellensis* com 41,33%. A morfologia dos arbúsculos formados foi predominantemente do tipo *Arum* nas raízes de *B. brizantha*, quantidades semelhantes de tipo *Arum* e *Paris* na pioneira *H. popayanensis* e predominantemente do tipo *Paris* na tardia *C. estrellensis*.

A massa de matéria seca da raiz (MSR), massa de matéria seca da parte aérea (MSPA), razão raiz/parte aérea (R:PA) e taxa de crescimento relativo (TCR) das plântulas de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* crescidas sob influência da RMC de *B. brizantha* adulta são mostrados na Tabela 4. As plântulas de *B. brizantha* e *C. estrellensis* sem RMC apresentaram maior MSR, MSPA, R:PA e TCR quando comparadas com as plântulas crescidas conectadas com a RMC. A RMC suprimiu as plântulas de *B. brizantha* em 92,6 vezes quanto à MSR e em 41 vezes a MSPA. Para as plântulas *C. estrellensis* a supressão foi de 10,5 vezes para a MSR e de 10,7 vezes para MSPA. Em relação às interferências (poda da *B. brizantha* ou interrupção da RMC) os valores são apresentados na Tabela 5. As plântulas de *C. estrellensis* crescidas nos vasos em que *B. brizantha* sofreu interferências apresentaram maiores MSR e MSPA em relação às plântulas conectadas com a RMC de *B. brizantha* adulta, exceto a R:PA, em que apenas as plântulas com a RMC interrompida apresentaram valores superiores, e para a TCR, que não diferiu entre os tratamentos.

## 4 DISCUSSÃO

As três hipóteses testadas neste estudo foram aceitas, corroborando o mecanismo de recompensa recíproca atuante na RMC. A supressão exercida via RMC originada de *B. brizantha* adulta sobre as plântulas das três espécies estudadas pode ser explicada de acordo com o mecanismo de recompensa recíproca. Este mecanismo ocorre entre as plantas interconectadas e os FMA, visto que a planta que fornece maior quantidade de carbono para a RMC recebe em troca maiores quantidades de nutrientes (Lekberg *et al.*, 2010; Kiers *et al.*, 2011; Merrild *et al.*, 2013; Wyatt *et al.*, 2014). Dessa forma, foi estabelecida preferência no fluxo de nutrientes para as plantas que possuem maiores produções de fotoassimilados, em detrimento daquelas com menores taxas.

Neste estudo, a gramínea *B. brizantha* adulta apresentou a maior taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> e por isso, possivelmente, pôde produzir e fornecer mais carboidratos para os fungos da RMC do que as plântulas da própria espécie *B. brizantha*. Estas plântulas ficaram limitadas no recebimento de nutrientes quando conectadas com a RMC originada da *B. brizantha* adulta. Como resultado, apresentaram parte aérea menor e assim produziram e forneceram menores quantidades de carboidratos para a RMC. A ação de supressão também foi intensa sobre as plântulas da arbórea pioneira *H. popayanensis* e da arbórea tardia *C. estrellensis*. Estas plantas também apresentam menor assimilação líquida de CO<sub>2</sub> do que a *B. brizantha* adulta e assim produziram menor quantidade de carboidratos, contribuindo com menor fornecimento de carbono para os fungos da RMC. O maior fluxo de nutrientes via RMC em direção à *B. brizantha* adulta e não para as plântulas pode ter sido a principal razão para os valores extremamente baixos de massa de matéria seca da raiz e da parte aérea das plântulas *B. brizantha* e *C. estrellensis*, como também para a morte das plântulas de *H. popayanensis*. A limitação da transferência de nutrientes para estas plântulas ocasiona menor atividade metabólica, menor taxa fotossintética e menor formação de tecido vegetal (Fernandes *et al.*, 2019). Portanto, o possível estabelecimento do mecanismo de recompensa recíproca limitou as plântulas para o recebimento de nutrientes pela RMC, o que foi evidenciado pela supressão no crescimento e desenvolvimento das plântulas. A preferência dos FMA envolvidos na RMC em direcionar o fluxo de nutrientes para as plantas que fornecem mais carbono tem sido relatada em diversos

estudos (Janoušková *et al.*, 2011; Hammer *et al.*, 2011; Merrild *et al.*, 2013; Zangaro *et al.*, 2018).

A preferência na alocação de recursos entre os indivíduos conectados com a RMC pode também estar relacionada com a quantidade e o tipo de arbúsculos (estrutura de troca de nutrientes) formados pelos FMA nas células corticais das raízes, visto que a maior quantidade de carboidratos nas raízes das plantas induz a formação de arbúsculos pelos FMA (Kiers *et al.*, 2011). Lekberg *et al.* (2010) encontraram o dobro de arbúsculos em raízes de plantas que forneciam mais carbono para a RMC e, em troca, recebiam até dez vezes mais fósforo do que as plantas que forneciam menos carbono para a rede. No presente estudo, foi observado que *B. brizantha* adulta apresentou colonização das raízes com elevada presença de arbúsculos (não quantificados) no córtex das raízes finas, o que pode ter possibilitado maior transferência de carbono para os fungos da rede em troca de maiores quantidades de nutrientes. Por outro lado, foi observada menor presença de arbúsculos nas raízes das plântulas das três espécies estudadas, sugerindo que plantas com menor capacidade de suprimento de carboidratos também podem apresentar menos arbúsculos em suas células corticais, resultando em uma troca menos eficiente de carbono por nutrientes (Wyatt *et al.*, 2014).

O tipo de arbúsculo formado nas células do córtex das raízes também influencia na troca de substâncias entre as plantas hospedeiras e os fungos micorrízicos da RMC (Lekberg *et al.*, 2010). As formações do tipo *Arum* são compostas por estruturas mais finas e com mais ramificações, sendo mais eficientes na troca de substâncias entre o FMA e a planta hospedeira. Por outro lado, formações do tipo *Paris* são compostas por estruturas mais grossas e com menos ramificações, sendo menos eficientes na troca de substâncias entre as plantas e os fungos da RMC (Ahulu *et al.*, 2005). Neste estudo, observações microscópicas das raízes finas revelaram que as plântulas controle (sem RMC) de *B. brizantha* e *H. popayanensis* apresentaram o predomínio da formação de estruturas morfológicas do tipo *Arum*, enquanto na arbórea secundária tardia *C. estrellensis* predominou a formação do tipo *Paris*. Nesse sentido, o tipo de arbúsculo formado pelos FMA no interior das células corticais das plântulas pode também influenciar a capacidade de supressão e a sobrevivência de plântulas de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis*, quando conectadas à RMC de *B. brizantha* adulta.

Em relação às espécies arbóreas, apenas as plântulas da pioneira *H.*

*popayanensis* morreram quando crescidas conectadas à RMC de *B. brizantha* adulta, enquanto as plântulas da secundária tardia *C. estrellensis* sobreviveram. Além do tipo de arbúsculo produzido, a diferença na sobrevivência das duas espécies arbóreas pode também estar relacionada a diferenças na intensidade de colonização das raízes por FMA e com a responsividade micorrízica, visto que a espécie pioneira apresenta maior intensidade de colonização e maior responsividade aos FMA (Zangaro *et al.*, 2003). Além disso, Zangaro *et al.* (2018) também verificaram que as espécies arbóreas da fase tardia da sucessão sobreviveram aos efeitos competitivos da RMC da gramínea adulta, o que atribuíram ao inerente maior tempo de vida das espécies tardias da sucessão, às características morfológicas das raízes finas (maior diâmetro e poucas ramificações) e a baixa intensidade da colonização micorrízica. Por sua vez, a morte de indivíduos da espécie arbórea pioneira *H. popayanensis* pode ter sido em decorrência do seu tempo de vida tipicamente mais curto e da elevada colonização micorrízica, o que aumentou a quantidade de hifas dos FMA que poderiam se conectar com a RMC controlada pela *B. brizantha* adulta. Além disso, quando o efeito de competição via RMC foi excluído (tratamento controle), as plântulas de *H. popayanensis* apresentaram maiores taxas de crescimento e colonização micorrízica.

A maior resposta competitiva com *B. brizantha* ligada à RMC foi mais evidente nas plântulas da arbórea tardia *C. estrellensis* do que nas plântulas das outras duas espécies. Isto pode ser devido às características morfológicas das radicelas de *C. estrellensis*, que são grossas, pouco ramificadas e apresentam baixa colonização micorrízica, o que implica em menor quantidade de hifas que poderiam se conectar com a RMC controlada pela *B. brizantha* adulta. Além disso, a espécie tardia *C. estrellensis* apresenta menor responsividade micorrízica quando comparada com a gramínea *B. brizantha* e a pioneira *H. popayanensis* (Zangaro *et al.*, 2013). As plântulas de *B. brizantha* e a *H. popayanensis* possuem raízes finas com características morfológicas que proporcionam maior colonização e maior responsividade micorrízica e, desse modo, podem ser mais afetadas pela RMC de *B. brizantha* adulta (Zangaro *et al.*, 2018; Rondina *et al.*, 2019).

A maior quantidade de nutrientes recebidos da RMC pela *B. brizantha* adulta também pode ter relação com a maior eficiência na absorção que estas plantas possuem comparadas com as plântulas conectadas com a RMC. Weremijewicz *et al.* (2016) encontraram que raízes de plantas de crescimento lento possuem baixa

eficiência na absorção, enquanto em plantas adultas, em condição de luminosidade favorável e com elevada taxa metabólica, possuem alta eficiência na absorção e podem influenciar a direção do fluxo de nutrientes da RMC. Além do mais, a relação entre os fungos formadores da RMC e as plantas pertencentes a essa rede, vai além do fornecimento de macronutrientes essenciais como o P, sendo que o fornecimento de micronutrientes como o Mn também contribui significativamente para o sucesso dessa associação. A preferência da RMC por determinadas espécies de plantas pode ter relação com o fornecimento de Mn pelos FMA para as plantas que possuem altas taxas de fixação de carbono, visto que o Mn é essencial para o complexo mangânico do fotossistema II, portanto crucial para a fotossíntese (Yachandra *et al.*, 1996). Desse modo, a produção de carboidratos é aumentada e maiores quantidades de carbono podem ser disponibilizados para os fungos da RMC, os quais retribuem com maiores quantidades de Mn e outros minerais do solo (Kiers *et al.*, 2011; Weremijewicz & Janos, 2013).

As interferências (poda da parte aérea de *B. brizantha* e a interrupção da RMC) aumentaram a sobrevivência e o crescimento de indivíduos da espécie arbórea pioneira *H. popayanensis*, uma vez que, após 225 dias de crescimento, as plântulas que estavam conectadas com a RMC originada de *B. brizantha* adultas morreram. Esta arbórea pioneira apresentou maior crescimento, maior quantidade de folhas, maior área foliar e maior conteúdo de nutrientes quando a parte aérea foi podada, do que quando as plântulas tiveram a RMC interrompida. A poda da parte aérea da *B. brizantha* adulta pode ter provocado diminuição na contribuição de carbono para a RMC e, dessa forma, as plântulas de *H. popayanensis* tornaram-se os principais fornecedores de carbono para os fungos da rede. Desse modo, a plântula de *H. popayanensis* adquiriu maior área de exploração do solo e obteve mais nutrientes porque pode ter utilizado temporariamente toda a RMC originada da gramínea a seu favor, até o rebrotamento das *B. brizantha* adultas. Por outro lado, as plântulas de *H. popayanensis* que tiveram a RMC interrompida apresentaram menor crescimento provavelmente porque ficaram restritas a explorar apenas o solo contido dentro do cilindro de polietileno. Após a rebrota da parte aérea de *B. brizantha* adulta, o crescimento das plântulas de *H. popayanensis* conectadas com a RMC foi suprimido novamente. Entretanto, a supressão foi novamente interrompida e as plântulas voltaram a crescer quando ocorreu a segunda poda da parte aérea de *B. brizantha* adulta. Após o segundo rebrote da parte aérea da gramínea, as plântulas foram

novamente suprimidas. Resultados semelhantes ocorreram com os indivíduos da espécie secundária tardia *C. estrellensis* após as duas podas das *B. brizantha* adultas. Esses resultados estão em consonância com o mecanismo de recompensa recíproca (Lekberg *et al.*, 2010; Kiers *et al.*, 2011) e demonstram que a RMC aumenta a competição intra e interespecífica e se comporta de forma assimétrica na distribuição de nutrientes entre os parceiros da simbiose (Janos *et al.*, 2013). Malcová *et al.* (2001) também encontraram efeitos benéficos promovidos pela RMC originada da gramínea adulta *Calamagrostis epigejos* com a parte aérea podada no estabelecimento e crescimento de plântulas da mesma espécie. Do mesmo modo, Pietikäinen & Kytöviita (2007) trabalharam com diferentes níveis de limitação de parte aérea de plantas adultas e verificaram que quanto maior foi a perda da parte aérea, maior o crescimento das mudas da mesma espécie conectadas à RMC, apresentando aumento da biomassa e maior absorção de nitrogênio.

As gramíneas invasoras são as principais responsáveis pela mortalidade de plântulas de espécies arbóreas em áreas de restauração ecológica, que frequentemente invadem e competem com as espécies nativas (Silveira *et al.*, 2013). Tendo como base os resultados deste estudo, a supressão e a morte das plântulas de espécies arbóreas nativas que crescem em áreas de restauração na presença de *B. brizantha* pode ser mitigada pela poda constante da parte aérea dessa gramínea. Ademais, as constantes podas da parte aérea da gramínea supressora podem vir a ser uma estratégia de grande relevância para acelerar o crescimento das mudas das espécies arbóreas em áreas de restauração. Espera-se que após a poda da *B. brizantha* adulta, as mudas das espécies arbóreas venham a ser, temporariamente, as principais fornecedoras de carbono para a RMC. Durante este período, a RMC ligada à gramínea pode ficar totalmente disponível para ser utilizada pelas plântulas de espécies arbóreas para ampliar a sua área de absorção de água e de nutrientes do solo.

## 5 CONCLUSÃO

A RMC originada da gramínea exótica *B. brizantha* adulta afetou negativamente o crescimento e desenvolvimento das plântulas de *B. brizantha* e das espécies arbóreas *H. popayanensis* e *C. estrellensis*, o que está de acordo com a primeira hipótese do trabalho. As características fisiológicas e as condições

ambientais favoráveis conferem à *B. brizantha* elevada produção de carboidratos, o que contribui com grandes quantidades de carbono para os fungos da RMC. Dessa forma, o fluxo de nutrientes da rede é direcionado para a gramínea e, ao mesmo tempo, torna as plântulas conectadas com a RMC limitadas quanto ao suprimento de nutrientes, reduzindo o seu crescimento.

A RMC originada de *B. brizantha* adulta provocou a morte das plântulas da espécie arbórea pioneira *H. popayanensis*, enquanto as plântulas da espécie arbórea secundária tardia *C. estrellensis* e da própria *B. brizantha* sobreviveram, porém com reduzidas taxas de crescimento.

A interrupção da RMC originada da *B. brizantha* adulta eliminou totalmente os efeitos supressivos sobre as plântulas conectadas à rede, validando a segunda hipótese. A poda da parte aérea das *B. brizantha* adulta mitigou os efeitos supressivos sobre as plântulas das espécies arbóreas, porém com a rebrota e o restabelecimento da parte aérea, as plantas adultas de *B. brizantha* voltaram a receber o fluxo de nutrientes da RMC e tornam a suprimir as plântulas conectadas à rede, o que valida a terceira hipótese.

## AGRADECIMENTOS

"O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001."

## REFERÊNCIAS

**Ahulu EM, Nakata M, Nonaka M. 2005.** *Arum* and *Paris*-type of arbuscular mycorrhiza in a mixed pine forest on sand dune soil in Niigata Prefecture, central Honshu, Japan. *Mycorrhiza* **15**: 129-136.

**Asay A. 2013.** Mycorrhizal facilitation of kin recognition in interior Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*). UBC Master's Thesis.

**Bertagnoli BGP, Oliveira JF, Barbosa GMC, Colozzi A. 2020.** Poultry litter and liquid swine slurry applications stimulate glomalin, extraradicular mycelium production, and aggregation in soils. *Soil & Tillage Research* **202**: 104657.

**Bever JD, Dickie IA, Facelli E, Facelli JM, Klironomos J, Moora M, Rillig MC, Stock WD, Tibbett M, Zobel M. 2010.** Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions. *Trends in Ecology & Evolution* **25**: 468-478.

**Brundrett MC, Beegher N, Dell B, Groove T, Malajczuk N. 1996.** Working with mycorrhizas in forestry and agriculture. ACIAR Monograph, Canberra.

**Brundrett MC. 2002.** Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist* **154**: 275-304.

**Cabral C, Wollenweber B, António C, Rodrigues AM, Ravnskov S. 2018.** Aphid infestation in the phyllosphere affects primary metabolic profiles in the arbuscular mycorrhizal hyphosphere. *Scientific Reports* **8**: 14442.

**Cahill JR. 2002.** Interactions between root and shoot competition vary among species. *Oikos* **99**: 101-112.

**Carey EV, Marler MJ, Callaway RM. 2004.** Mycorrhizae transfer carbon from a native grass to an invasive weed: evidence from stable isotopes and physiology. *Plant Ecology* **172**: 133-141.

**Colozzi A, Cardoso EJB. 2000.** Detecção de fungos micorrízicos arbusculares em raízes de cafeeiro e de crotalária cultivada na entrelinha. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* **35**(10): 2033-2042.

**Douds DDJ, Pfeffer PE, Shachar-Hill Y. 2000.** Carbon partitioning, cost, and metabolism of arbuscular mycorrhizas. In: Kapulnik Y, Douds DDJ. *Arbuscular mycorrhizas: physiology and function*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands 107-129.

**Egerton-Warburton LM, Querejeta JI, Allen MF. 2007.** Common mycorrhizal networks provide a potential pathway for the transfer of hydraulically lifted water between plants. *Journal of Experimental Botany* **58**(6): 1473-1483.

**Fernandes AL, Brachtvogel EL, Reis LL. 2019.** Produção de massa seca, volume radicular e eficiência nutricional de fósforo em *Brachiaria brizantha* cv. Marandu e Massai (*Panicum maximum* x *P. infestum*). Revista PesquisAgro **2**(2).

**Gorzelak MA, Asay AK, Pickles BJ, Simard SW. 2015.** Inter-plant communication through mycorrhizal networks mediates complex adaptive behaviour in plant communities. AoB Plants **7**: plv050.

**Hammer EC, Pallon J, Hallander H, Olsson PA. 2011.** Tit for tat? A mycorrhizal fungus accumulates phosphorus under low plant carbon availability. FEMS Microbiology Ecology **76**: 236-244.

**Hunt R. 1982.** Plant growth curves: the functional approach to plant growth analysis. University Park Press, Baltimor 248.

**Jakobsen I. 2004.** Hyphal fusion to plant species connections – giant mycelia and community nutrient flow. New Phytologist **164**: 4-7.

**Janos DP, Scott J, Aristizábal C, Bowman DMJS. 2013.** Arbuscular-mycorrhizal networks inhibit *Eucalyptus tetradonta* seedlings in rain forest soil microcosms. PLoS ONE **8**: e57716.

**Janoušková M, Rydlová J, Püschel D, Száková J, Vosátka M. 2011.** Extraradical mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi radiating from large plants depresses the growth of nearby seedlings in a nutrient deficient substrate. Mycorrhiza **21**(7): 641-650.

**Kiers ET, Duhamel M, Beesetty Y, Mensah JA, Franken O, Verbruggen E, Fellbaum CR, Kowalchuk GA, Hart MM, Bago A. 2011.** Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. Science **333**(6044): 880-882.

**Köppen W. 1948.** Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra. Fondo de Cultura Económica. México 479.

**Lekberg Y, Hammer EC, Olsson PA. 2010.** Plants as resource islands and storage units – adopting the mycocentric view of arbuscular mycorrhizal networks. *FEMS Microbiology Ecology* **74**: 336-345.

**Malcová R, Albrechtová J, Vosátka K. 2001.** The role of the extraradical mycelium network of arbuscular mycorrhizal fungi on the establishment and growth of *Calamagrostis epigejos* in industrial waste substrates. *Applied Soil Ecology* **18**(2): 129-142.

**Mcgonigle TP, Evans DG, Miller MH. 1990.** Effect of degree of soil disturbance on mycorrhizal colonization and phosphorus absorption by maize in growth chamber and field experiments. *New Phytologist* **116**: 629-636.

**Merrild MP, Ambus P, Rosendahl S, Jakobsen I. 2013.** Common arbuscular mycorrhizal networks amplify competition for phosphorus between seedlings and established plants. *New Phytologist* **200**(1): 229-240.

**Mikkelsen BL, Rosendahl S, Jakobsen I. 2008.** Underground resource allocation between individual networks of mycorrhizal fungi. *New Phytologist* **180**(4): 890-898.

**Miyazawa M, Pavan MA, Bloch MFM. 1984.** Determination of Ca, Mg, K, Mn, Cu, Zn and P in coffee, soybean, corn, sunflower and pasture grass leaf tissues by a HCl extraction method. *Communication in Soil Science and Plant Analysis* **15**: 141-147.

**Nilsson MC. 1994.** Separation of allelopathy and resource competition by the boreal dwarf shrub *Empetrum hermaphroditum* Hagerup. *Oecologia* **98**: 1-7.

**Öpik M, Davison J. 2016.** Uniting species- and community- oriented approaches to understand arbuscular mycorrhizal fungal diversity. *Fungal Ecology* **24**: 106-113.

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

**Pietikäinen A, Kytöviita MM. 2007.** Defoliation changes mycorrhizal benefit and

competitive interactions between seedlings and adult plants. *Journal of Ecology* **95**(4): 639-647.

**Quaggio JA, Van Raij B, Malavolta E. 1985.** Alternative use of the SMP-buffer solution to determine lime requirement of soils. *Communication in Soil Science and Plant Analysis* **16**: 245-260.

**R Core Team. 2020.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

**Rillig MC. 2004.** Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes. *Ecology Letters* **7**(8): 740-754.

**Rondina ABL. 2017.** Influência da sucessão e da sazonalidade nas interações entre raízes e microrganismos em ecossistema de Floresta Atlântica do sul do Brasil. Tese de doutorado – Universidade Estadual de Londrina.

**Rondina ABL, Tonon BC, Lescano LEAM, Hungria M, Nogueira MA, Zangaro W. 2019.** Plants of distinct successional stages have different strategies for nutrient acquisition in an Atlantic rain forest ecosystem. *International Journal of Plant Sciences* **180**(3): 000-000.

**Santos HG, Jacomine PKT, Anjos LHC, Oliveira VA, Coelho MR, Lumbrelas JR, Cunhas TJF. 2006.** Sistema Brasileiro de Classificação de Solos. 2nd Ed. Rio de Janeiro: EMBRAPA-SPI.

**Selosse MA, Richard F, He X, Simard SW. 2006.** Mycorrhizal networks: Des liaisons dangereuses? *Trends in Ecology & Evolution* **21**(11): 621-628.

**Silveira ER, Melo ACG, Contiéri WA. 2013.** Controle de gramíneas exóticas em plantio de restauração do Cerrado. *In*: Durigan, G.; Ramos, V. S. Manejo adaptativo: primeiras experiências na restauração de ecossistemas. 1.ed. São Paulo: Páginas & Letras 5-7.

**Smith SE, Read DJ. 2008.** Mycorrhizal symbiosis. 3.ed. London: Academic Press.

**Song YY, Ye M, Li C, He X, Salman KZ, Su YJ, Luo SM, Zeng RS. 2014.** Hijacking common mycorrhizal networks for herbivore-induced defense signal transfer between tomato plants. *Scientific Reports* **4**: 3915.

**Walkley A, Black IA. 1934.** An examination of the Degtjareff method for determining organic carbon in soils: effect of variation in digestion conditions and of inorganic soil constituents. *Soil Science* **63**: 251-263.

**Weremijewicz J, Janos DP. 2013.** Common mycorrhizal networks amplify size inequality in *Andropogon gerardii* monocultures. *New Phytologist* **198**(1): 203-213.

**Weremijewicz J, Sternberg LSLOR, Janos DP. 2016.** Common mycorrhizal networks amplify competition by preferential mineral nutrient allocation to large host plants. *New Phytologist* **212**: 461-471.

**Wilson GWT, Rice CW, Rillig MC, Springer A, Hartnett DC. 2009.** Soil aggregation and carbon sequestration are tightly correlated with the abundance of arbuscular mycorrhizal fungi: results from long-term field experiments. *Ecology Letters* **12**: 452-461.

**Wyatt GAK, Kiers ET, Gardner A, West SA. 2014.** A biological market analysis of the plant-mycorrhizal symbiosis. *Evolution* **68**(9): 2603-2618.

**Yachandra VK, Sauer K, Klein MP. 1996.** Manganese cluster in photosynthesis: where plants oxidize water to dioxygen. *Chemical Reviews* **96**: 2927-2950.

**Zangaro W, Ansaleno AP, Lescano, LEAM, Alves RA, Rondina ABL, Nogueira MA. 2012.** Infection intensity, spore density and inoculum potential of arbuscular mycorrhizal fungi decrease during secondary succession in tropical Brazilian ecosystems. *Journal of Tropical Ecology* **28**: 453-462.

**Zangaro W, Lescano LEAM, Matsuura EM, Rondina ABL, Nogueira MA. 2018.** Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and exotic grasses differentially affect the establishment of seedlings of early- and late-successional woody species. *Applied Soil Ecology* **124**: 394-406.

**Zangaro W, Nisizaki SMA, Domingos JCB, Nakano EM. 2003.** Mycorrhizal response and successional status in 80 woody species from south Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **19**: 315-324.

**Zangaro W, Rostirola LV, Souza PB, Alves RA, Lescano LEAM, Rondina ABL, Nogueira MA, Carrenho R. 2013.** Root colonization and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi in distinct successional stages from an Atlantic rainforest biome in southern Brazil. *Mycorrhiza* **23**(3): 221-233.

## LISTA DE FIGURAS

Fig 1. Altura, número de folhas e área foliar de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* crescidas por 225 dias sob influência da rede micorrízica comum (RMC) originada de *B. brizantha* (---▲---) ou sem RMC (—■—). Médias seguidas pela mesma letra, no mesmo dia após a emergência, não diferem entre si pelo teste *t* de Student a 95% ( $p < 0,05$ ). Barras indicam erro padrão. † indica morte da plântula.

Fig 2. Altura, número de folhas e área foliar de *H. popayanensis* e *C. estrellensis* crescidas sob influência da rede micorrízica comum (RMC) originada de *B. brizantha* (---▲---), de *B. brizantha* com a parte aérea podada (—■—) e de *B. brizantha* com a RMC interrompida (.....●.....). Médias seguidas pela mesma letra, no mesmo dia após a poda da *B. brizantha* e interrupção da RMC não diferem entre si pelo teste de Tukey a 95% ( $p < 0,05$ ). Barras indicam erro padrão. † indica morte da plântula. A interrupção da RMC ocorreu semanalmente após 90 dias da emergência das plântulas e as podas de *B. brizantha* ocorreram aos 90 e 270 (dia 0 e 180 das interferências) dias após a emergência das plântulas.

Fig 3. Resposta competitiva de *B. brizantha* (□), *H. popayanenses* (■) e *C. estrellensis* (▣) crescidas sob influência da rede micorrízica comum (RMC) originada de *B. brizantha* (A), *B. brizantha* com a parte aérea podada (B) e com a RMC interrompida (C). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste *t* de Student a 95% ( $p < 0,05$ ). Barras indicam erro padrão, DP indica dados perdidos e † indica morte da plântula.

Fig 1.

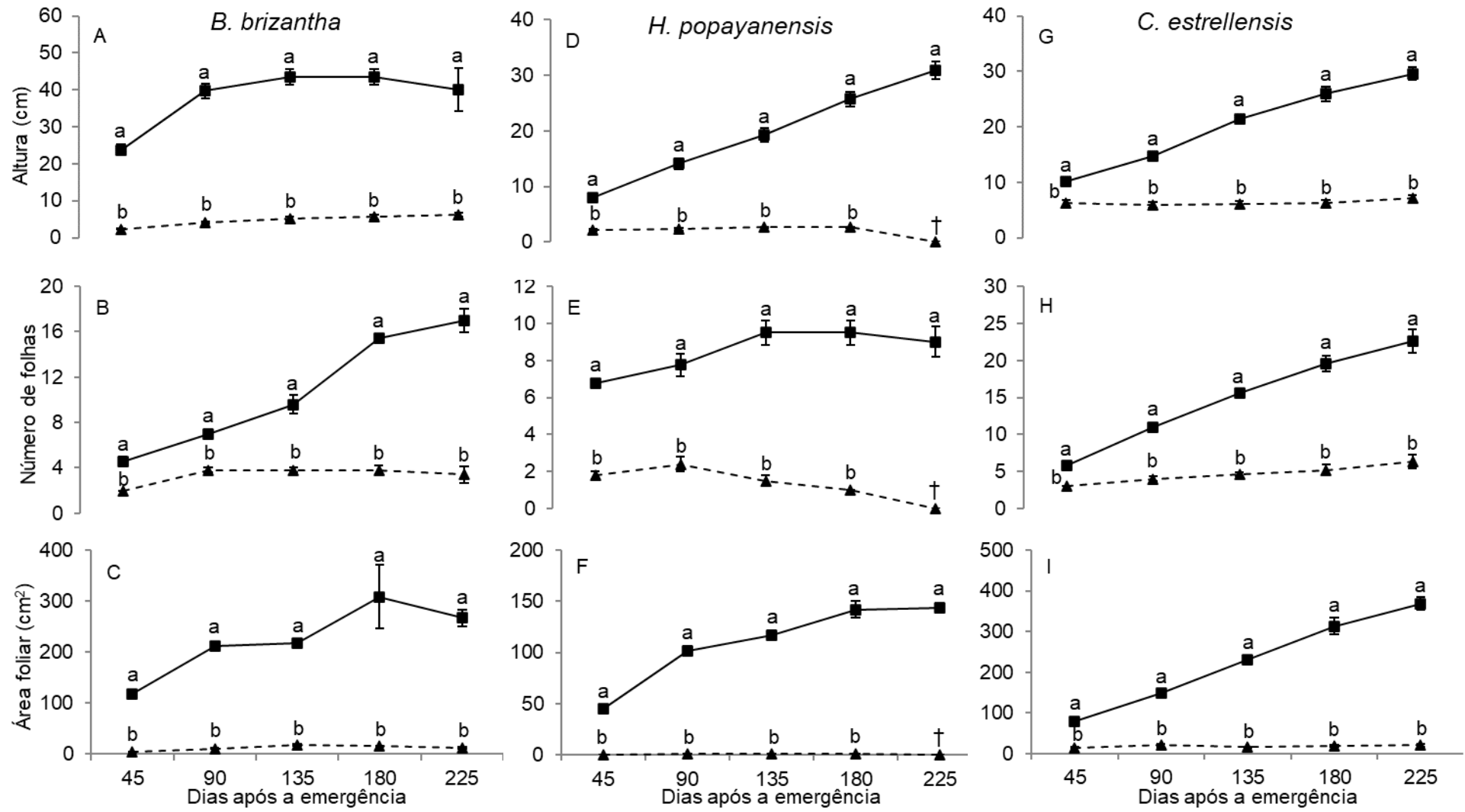


Fig 2.

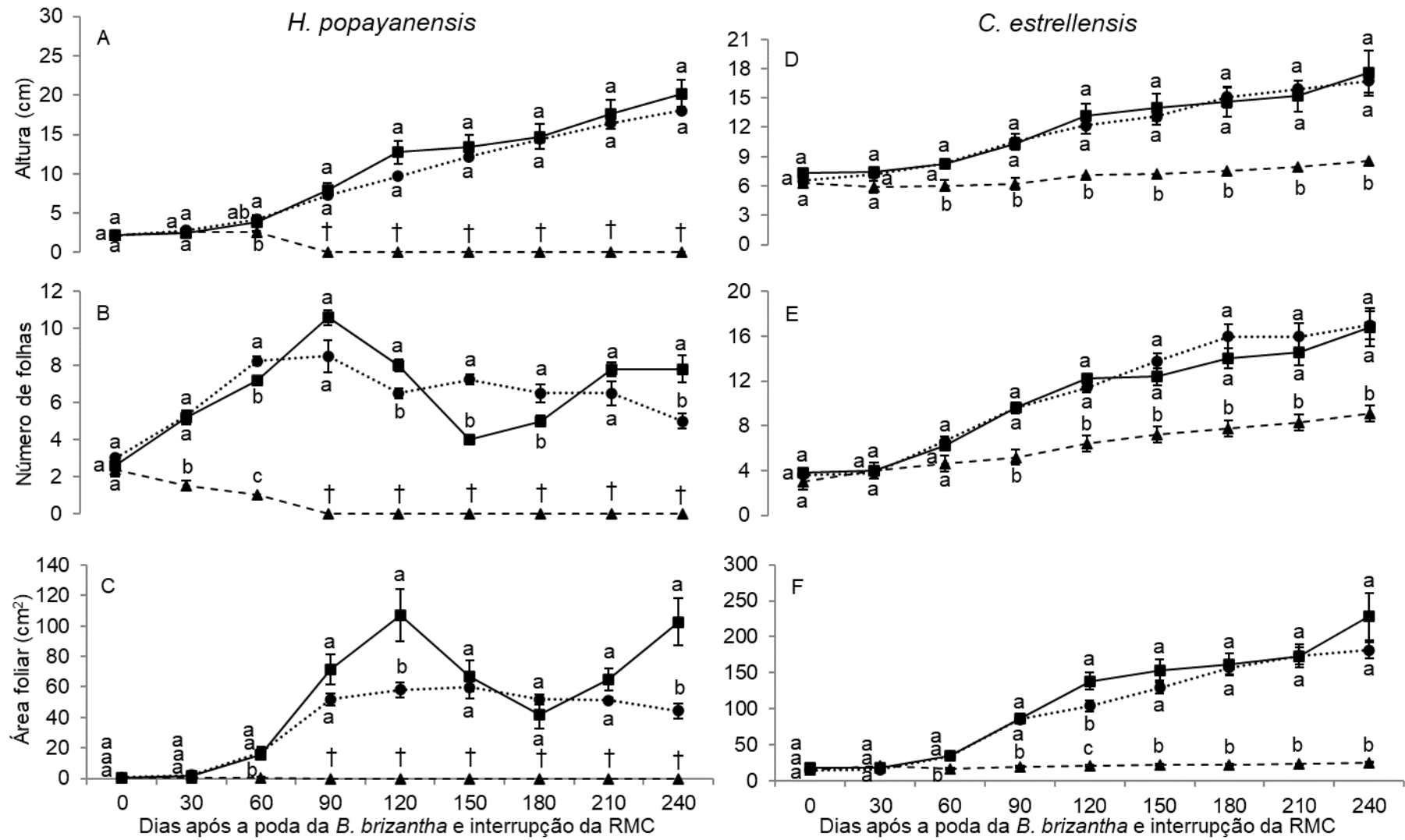
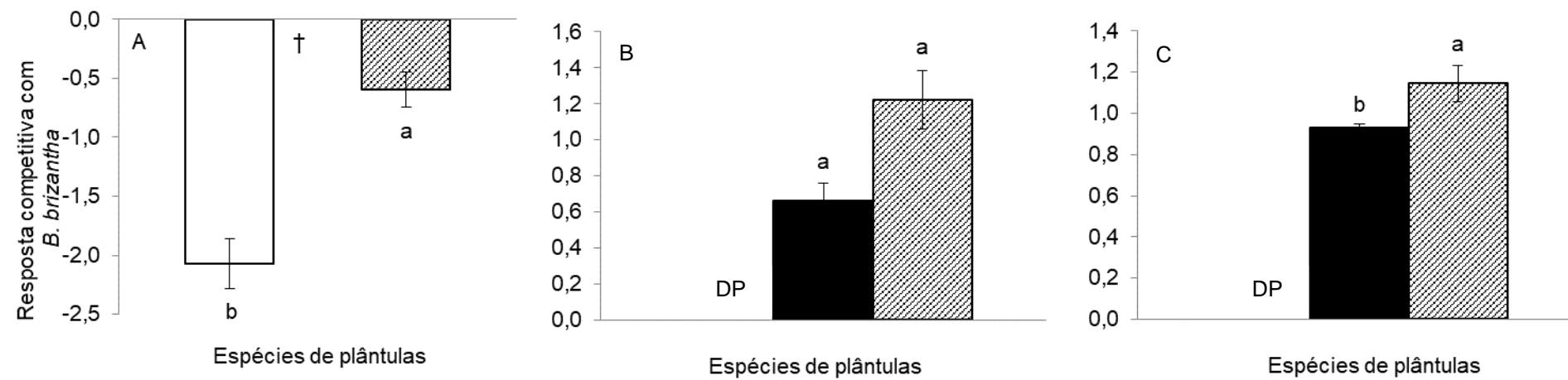


Fig 3.



Tab 1. Conteúdo de nutrientes na parte aérea de plântulas de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* crescidas por 225 dias sob influência da rede micorrízica comum (RMC) originada de *B. brizantha* (+ RMC) ou sem RMC (- RMC). Médias seguidas pela mesma letra na coluna, para a mesma espécie, não diferem entre si pelo teste *t* de Student a 95% ( $p < 0,05$ ). O erro padrão está entre parênteses. MI indica material insuficiente para análise. † indica morte da plântula.

Planta	Tratamento	N	P	K	Ca	Mg	Cu	Zn	B	Mn
		mg plântula <sup>-1</sup>					µg planta <sup>-1</sup>			
<i>B. brizantha</i>	- RMC	12,42 a (0,55)	11,35 (0,23)	66,17 (1,81)	13,47 (0,97)	11,32 (0,29)	0,77 (0,01)	110,03 (1,84)	54,35 (2,63)	194,74 (4,57)
	+ RMC	0,41 b (0,01)	MI	MI	MI	MI	MI	MI	MI	MI
<i>H. popayanensis</i>	- RMC	14,20 (0,58)	9,67 (0,24)	44,57 (1,00)	42,18 (1,65)	10,57 (0,32)	9,31 (0,62)	90,94 (3,80)	122,02 (5,53)	305,64 (16,99)
	+ RMC	†	†	†	†	†	†	†	†	†
<i>C. estrellensis</i>	- RMC	14,75a (1,31)	4,72 a (0,15)	43,06 a (1,27)	47,94 a (0,73)	12,95 a (0,41)	32,63 a (1,25)	44,63 a (2,37)	256,59 a (4,49)	287,80 a (1,39)
	+ RMC	0,95 b (0,09)	0,71 b (0,04)	3,48 b (0,11)	2,73 b (0,10)	1,49 b (0,09)	1,99 b (0,15)	5,97 b (0,05)	21,40 b (0,04)	13,14 b (0,10)

Tab 2. Conteúdo de nutrientes na parte aérea de plântulas de *H. popayanensis* e *C. estrellensis* crescidas sob influência da RMC originada de *B. brizantha* (+ RMC), crescidas com *B. brizantha* com a parte aérea podada (*Bb* podada) e crescidas com a RMC interrompida (RMC interrompida). Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste *t* de Student para *H. popayanensis* ou pelo teste de Tukey para *C. estrellensis* a 95% ( $p < 0,05$ ). O erro padrão está entre parênteses. CV indica coeficiente de variação. † indica morte da plântula.

Planta	Tratamento	N	P	K	Ca	Mg	Cu	Zn	B	Mn
		mg plântula <sup>-1</sup>					µg planta <sup>-1</sup>			
<i>H. popayanensis</i>	+ RMC	†	†	†	†	†	†	†	†	†
	RMC interrompida	5,80 b (0,33)	2,81 b (0,10)	10,05 b (0,24)	10,17 b (0,37)	3,63 b (0,07)	1,16 a (0,04)	22,49 b (1,12)	22,13 b (0,67)	96,87 a (4,85)
	<i>Bb</i> podada	9,68 a (0,13)	4,08 a (0,06)	16,54 a (0,05)	18,96 a (0,19)	6,06 a (0,06)	0,97 b (0,01)	36,78 a (0,05)	35,90 a (0,45)	93,89 a (2,37)
<i>C. estrellensis</i>	+ RMC	0,95 c (0,09)	0,71 c (0,04)	3,48 b (0,11)	2,73 c (0,10)	1,49 c (0,09)	1,99 b (0,15)	5,97 c (0,05)	21,40 c (0,04)	13,14 c (0,10)
	RMC interrompida	9,21 b (0,25)	3,09 a (0,04)	15,23 a (0,13)	15,93 b (0,17)	6,48 b (0,02)	23,67 a (0,63)	26,43 b (0,93)	69,08 b (1,04)	121,76 a (0,90)
	<i>Bb</i> podada	11,36 a (0,23)	2,88 b (0,04)	15,73 a (0,12)	18,12 a (0,30)	8,07 a (0,12)	22,25 a (0,12)	34,25 a (0,26)	102,67 a (1,72)	113,10 b (0,72)
	CV (%)	4,86	2,94	1,64	2,88	2,56	3,99	4,40	3,16	1,38

Tab 3. Assimilação líquida de CO<sub>2</sub> por *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* adultas e crescidas sem influência de RMC, tipo predominante e porcentagem de colonização micorrízica. Médias seguidas pela mesma letra nas linhas não diferem entre si pelo teste de Tukey a 95% (p<0,05). O erro padrão está dentro dos parênteses. CV indica coeficiente de variação.

	<i>B. brizantha</i>	<i>H. popayanensis</i>	<i>C. estrellensis</i>	CV (%)
Assimilação líquida de CO <sub>2</sub> (μmol CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	11,81 a (1,87)	8,18 b (0,59)	3,58 c (0,46)	20,87
Tipo de colonização por FMA	<i>Arum</i>	<i>Arum-Paris</i>	<i>Paris</i>	-
Colonização micorrízica (%)	91,67 a	72,67 b	41,33 c	6,98

Tab 4. Massa de matéria seca de raízes (MSR), massa de matéria seca da parte aérea (MSPA), razão raiz/parte aérea (R:PA) e taxa de crescimento relativo (TCR) das plântulas de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* crescidas sob influência da rede micorrízica comum originada de *B. brizantha* (+ RMC) ou sem RMC (- RMC). Médias seguidas pela mesma letra na linha não diferem entre si pelo teste *t* de Student a 95% ( $p < 0,05$ ). O erro padrão está entre parênteses. † indica à morte da plântula.

	<i>B. brizantha</i>		<i>H. popayanensis</i>		<i>C. estrellensis</i>	
	- RMC	+ RMC	- RMC	+ RMC	- RMC	+ RMC
MSR (g)	4,63 a (0,46)	0,05 b (0,01)	2,26 (0,07)	†	3,26 a (0,26)	0,31 b (0,26)
MSPA (g)	3,28 a (0,34)	0,08 b (0,01)	2,39 (0,08)	†	2,89 a (0,07)	0,27 b (0,04)
R:PA	1,44 a (0,25)	0,63 b (0,08)	0,97 (0,06)	†	1,13 a (0,10)	1,10 a (0,09)
TCR (mg g <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> )	32,96 a (0,00)	14,32 b (0,00)	0,04 (0,00)	†	0,02 a (0,00)	0,01 b (0,00)

Tab 5. Massa de matéria seca de raízes (MSR), massa de matéria seca da parte aérea (MSPA), razão raiz/parte aérea (R:PA) e taxa de crescimento relativo (TCR) de *H. popayanensis* e *C. estrellensis* crescidas sob influência da rede micorrízica comum (RMC) originada de *B. brizantha* (+ RMC), *B. brizantha* com a parte aérea podada (*Bb* podada) e com a RMC interrompida (RMC interrompida). Médias seguidas pela mesma letra na linha não diferem entre si pelo teste *t* de Student para *H. popayanensis* ou pelo teste de Tukey para *C. estrellensis* a 95% ( $p < 0,05$ ). O erro padrão está entre parênteses. CV indica coeficiente de variação. † indica morte da plântula.

	<i>H. popayanensis</i>			<i>C. estrellensis</i>			CV (%)
	<i>Bb</i> podada	RMC interrompida	+ RMC	<i>Bb</i> podada	RMC interrompida	+ RMC	
MSR (g)	1,13 a (0,10)	0,90 a (0,04)	†	1,78 a (0,33)	2,12 a (0,18)	0,31 b (0,26)	34,91
MSPA (g)	1,46 a (0,19)	1,04 a (0,05)	†	1,53 a (0,22)	1,32 a (0,10)	0,27 b (0,04)	30,24
R:PA	0,80 a (0,07)	0,87 a (0,08)	†	1,16 b (0,13)	1,61 a (0,08)	1,10 b (0,09)	17,02
TRC (mg g <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> )	0,02 a (0,00)	0,02 a (0,00)	†	0,01 a (0,00)	0,01 a (0,00)	0,01 a (0,00)	15,75

**5 Capítulo 2 - Ocorrência de gradiente de supressão de plantas via rede micorrízica comum entre espécies dos diferentes grupos ecológicos da sucessão.**

Breyner G. P. Bertagnoli<sup>1\*</sup>, José Antonio Pimenta<sup>1\*</sup>, Arnaldo Colozzi Filho<sup>2</sup>,  
Waldemar Zangaro<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Biológicas, Departamento de Biologia Animal e Vegetal, Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas, 86051-990, Londrina, PR, Brasil.

<sup>2</sup> Departamento de Microbiologia do Solo, Instituto de Desenvolvimento Rural do Paraná – IAPAR-EMATER, Rod. Celso Garcia Cid, km 375, 86047-902, Londrina, Paraná, Brasil.

\* Autor correspondente: breynner\_pa2@hotmail.com  
pimenta@uel.br

Artigo a ser submetido para publicação na revista *New Phytologist*.

Fator de impacto: 10,323.

<https://nph.onlinelibrary.wiley.com/journal/14698137>

## RESUMO

Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) que colonizam a raiz de uma planta podem, ao mesmo tempo, colonizar a raiz de outras plantas da mesma ou de espécies diferentes, formando uma rede de comunicação subterrânea denominada de rede micorrízica comum (RMC). As plantas podem utilizar a RMC como via de competição e suprimir outras plantas através da assimetria na distribuição de recursos disponibilizados pela RMC. O objetivo desse trabalho foi avaliar a influência da RMC originada de plantas adultas de *Brachiaria brizantha* (gramínea das fases iniciais da sucessão), de juvenis *Heliocarpus popayanensis* (pioneira das fases iniciais da sucessão arbórea) e de juvenis *Cariniana estrellensis* (secundária tardia das fases finais da sucessão arbórea) sobre o crescimento das plântulas destas três espécies. As plantas adultas, juvenis e plântulas cresceram em substrato composto por solo fértil e areia esterilizada na proporção de 3:1, com 640 esporos de FMA nativos por grama de solo. O crescimento das plântulas das três espécies foi fortemente suprimido pela RMC originada de *B. brizantha* adulta, foi moderadamente suprimido pela RMC originada de *H. popayanensis* juvenil e foi fracamente suprimido pela RMC originada de *C. estrellensis* juvenil. A plântula de *B. brizantha* sofreu supressão inicial, porém se desenvolveu e suprimiu as plantas juvenis de *H. popayanensis* e *C. estrellensis*, provocando uma inversão no fluxo de nutrientes e passando de planta suprimida para planta supressora. Além disso, houve a formação de um gradiente de supressão de plântulas e a força de supressão foi inversamente relacionada com o avanço dos grupos ecológicos de plantas da sucessão. O estabelecimento do gradiente de supressão de plântulas foi relacionado com a diferença no potencial fotossintético, na responsividade micorrízica e na intensidade de colonização das raízes pelos FMA entre as três espécies de plantas juvenis.

**Palavras-chave:** Competição entre plantas; Fungo micorrízico arbuscular; Recompensa recíproca; *Brachiaria brizantha*; Reflorestamento.

## ABSTRACT

Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) that colonize the root of a plant can, at the same time, colonize the root of other plants of the same or different species, forming an underground communication network called the common mycorrhizal network (CMN). Plants can use CMN as a way of competition and suppress other plants through asymmetry in the distribution of resources made available by CMN. The objective of this study was to evaluate the influence of CMN originated from adult plants of *Brachiaria brizantha* (grass of the early stages of succession), juveniles *Heliocarpus popayanensis* (pioneer of the early stages of tree succession) and juveniles *Cariniana estrellensis* (late secondary of the final stages of tree succession) on seedlings growth of these three species. Adult and juvenile plants and seedlings were grown in a substrate composed of fertile soil and sterilized sand at a ratio of 3:1, with 640 native AMF spores per gram of soil. Seedling growth of the three species was strongly suppressed by CMN originated from adult *B. brizantha*, was moderately suppressed by CMN originated from juvenile *H. popayanensis* and was weakly suppressed by CMN originated from juvenile *C. estrellensis*. The seedling of *B. brizantha* suffered initial suppression, but it developed and suppressed the juvenile plants of *H. popayanensis* and *C. estrellensis*, causing an inversion in the flow of nutrients and changing from a suppressed plant to a suppressor plant. Furthermore, a seedling suppression gradient was formed and the suppression strength was inversely related to the advancement of ecological groups of plants in the succession. The establishment of the seedling suppression gradient was related to the difference in photosynthetic potential, mycorrhizal responsiveness and the intensity of root colonization by AMF among the three juvenile plant species.

**Keywords:** Competition among plants; Arbuscular mycorrhizal fungi; Reciprocal reward; *Brachiaria brizantha*; Reforestation.

## 1 INTRODUÇÃO

Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) são organismos biotróficos obrigatórios pertencentes ao filo Glomeromycota e realizam associação simbiótica mutualística com espécies representantes de cerca de 80% das famílias de plantas terrestres (Schüßler & Walker, 2011). A base da simbiose é a troca bidirecional de substâncias, sendo que o fungo é responsável pelo fornecimento de água e nutrientes para a planta e em troca recebe fotoassimilados como fonte de carbono (Stürmer & Siqueira, 2013; Bertagnoli *et al.*, 2020; Andrino *et al.*, 2021). As hifas dos FMA que colonizam a raiz de uma planta podem, ao mesmo tempo, colonizar a raiz de outras plantas, formando uma rede de comunicação subterrânea denominada de rede micorrízica comum (RMC) (Wipf *et al.*, 2019).

As plantas utilizam a RMC para trocar substâncias entre si, como água e nutrientes (Mikkelsen *et al.*, 2008; Barto *et al.*, 2012; He *et al.*, 2019; Oelmüller, 2019; Fernandez *et al.*, 2020; Fang *et al.*, 2021), compostos sinalizadores (Song *et al.*, 2014; Cabral *et al.*, 2018) e fotoassimilados (Bever *et al.*, 2010; Rog *et al.*, 2020). Além disso, a RMC pode ser utilizada como uma via de competição entre plantas, na qual determinadas espécies recebem maior quantidade de recursos que são disponibilizados na RMC, em detrimento de outras espécies de plantas (Janoušková *et al.*, 2011; Merrild *et al.*, 2013; Zangaro *et al.*, 2018).

A interação entre os fungos que formam a RMC e as plantas hospedeiras pode resultar em preferências na distribuição de recursos para determinados indivíduos de plantas, com a ocorrência do mecanismo de recompensa recíproca de substâncias (Wyatt *et al.*, 2014). Nesse mecanismo, os fungos da RMC podem proporcionar maior benefício para determinadas espécies de plantas, fornecendo maior quantidade de recursos adquiridos do solo em troca de maior quantidade de fotoassimilados recebidos (Figueiredo *et al.*, 2021). Tanto as plantas como os FMA são capazes de distinguir variações na qualidade e quantidade de recursos fornecidos por seu parceiro, possibilitando que estes ajustem suas próprias alocações de recursos de acordo com seus ganhos (Werner & Kiers, 2015; Wang *et al.*, 2019).

Diversos estudos têm relatado a ocorrência do mecanismo de recompensa recíproca entre plantas via RMC. Kiers *et al.* (2011) encontraram maior quantidade

de fósforo e Fellbaum *et al.* (2014) encontraram maior concentração de nitrogênio em plantas que forneciam maior quantidade de carbono para os fungos da RMC. Janos *et al.* (2013) verificaram que a RMC foi responsável por limitar a disponibilidade de ferro para plântulas de *Eucalyptus tetradonta* conectadas via RMC com *Ceiba pentandra*, inclusive provocando a morte de *E. tetradonta* em áreas com ampla presença de *C. pentandra*. Nesse caso, o mecanismo de recompensa recíproca da RMC estabelecido entre os simbiossomas ampliou a competição entre as plantas, afetando diretamente o estabelecimento, sobrevivência, nutrição e crescimento (Wyatt *et al.*, 2014).

A RMC pode conectar a uma mesma ou a diferentes espécies de plantas, e provocar efeitos distintos em diferentes fases de desenvolvimento vegetal (Liang *et al.*, 2021). Plantas adultas, com grande área foliar e alta produção de carboidratos tendem a contribuir com maior quantidade de carbono para a RMC e receber em troca maior quantidade de nutrientes do que as plântulas que possuem menor área foliar e produzem menos carboidratos (Merrild *et al.*, 2013). Assim, os nutrientes absorvidos do solo pelos fungos da RMC são distribuídos de forma assimétrica entre as plantas hospedeiras (Weremijewicz *et al.*, 2016), podendo influenciar a coexistência das espécies, moldar a composição e dinâmica da comunidade de plantas, além de influenciar diretamente em processos ecológicos importantes como as etapas da sucessão ecológica (Bücking *et al.*, 2016; García De León *et al.*, 2016; Figueiredo *et al.*, 2021).

A assimetria na distribuição dos nutrientes pela RMC pode ser muito acentuada entre as plantas que pertencem aos diferentes grupos ecológicos da sucessão (Zangaro *et al.* 2018), sobretudo nas diferentes fases de desenvolvimento da planta (Burke *et al.*, 2018; Liang *et al.*, 2021), visto que a grande maioria das espécies vegetais, em alguma fase do seu ciclo de vida, encontram-se conectadas pela RMC (Newman, 1988). Dessa forma, a RMC pode ser considerada um dos principais componentes dos ecossistemas terrestres que podem influenciar nos processos da sucessão (Selosse *et al.*, 2006; Koziol & Bever, 2016). No entanto, diversos fatores relacionados a RMC ainda são pouco estudados, como quem controla essa rede, a direção do fluxo de nutrientes e as espécies de plantas que são beneficiadas ou prejudicadas (Gorzalak *et al.*, 2015; Bücking *et al.*, 2016; Montesinos-Navarro *et al.*,

2019). Além disso, estudos sobre a influência da RMC considerando espécies de plantas pertencentes aos diferentes grupos ecológicos da sucessão tropical são escassos.

O objetivo deste estudo foi avaliar a influência da RMC originada de plantas juvenis de *Brachiaria brizantha* (gramínea das fases iniciais da sucessão), de *Heliocarpus popayanensis* (pioneira das fases iniciais da sucessão arbórea) e *Cariniana estrellensis* (secundária tardia das fases finais da sucessão arbórea) sobre as plântulas destas três espécies. As hipóteses elaboradas foram: 1) Considerando o estabelecimento do mecanismo de recompensa recíproca, as três espécies de plantas juvenis afetarão negativamente o crescimento das espécies de plântulas conectadas com a RMC, inclusive as da própria espécie; 2) Em função das diferenças nas responsabilidades micorrízicas e das taxas de colonização das raízes pelos FMA entre as três espécies estudadas, um gradiente de supressão de crescimento será estabelecido.

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 Montagem e delineamento do experimento

O experimento foi conduzido em casa de vegetação, sem controle de temperatura, pertencente ao departamento de Biologia Animal e Vegetal (BAV) da Universidade Estadual de Londrina (UEL), no estado do Paraná, Brasil, a 23°19'29.2" de latitude sul e 51°11'52.8" de longitude oeste, com altitude de 602 m acima do nível do mar. O clima da região é subtropical úmido (Cfa) com verões quentes, temperatura média anual de 20,9° C e pluviosidade média anual de 1429 mm (Köppen, 1948).

O substrato utilizado para o crescimento das plantas juvenis e das plântulas foi uma mistura de solo natural peneirado de alta fertilidade e areia esterilizada na proporção de 3:1. O solo foi coletado na profundidade de até 10 cm, em área de horta abandonada a qual era adubada com compostos orgânicos. No período da coleta de solo havia elevada presença de espécimes de *Paspalum notatum* (Poaceae). O solo utilizado para a formação do substrato continha aproximadamente 640 esporos de FMA por grama de solo seco, além de outros propágulos infectivos,

como raízes colonizadas e hifas fúngicas. As espécies de FMA mais abundantes foram: *Rhizophagus clarus* (Nicolson & Schenck) Walker & Schüßler, *Glomus macrocarpum* Tulasne & Tulasne, *Claroideoglomus etunicatum* (Becker & Gerdemann) Walker & Schüßler, *Paraglomus occultum* (Walker) Morton & Redecker, *Acaulospora mellea* Spain & Schenck, *Acaulospora morrowiae* Spain & Schenck e *Glomus hoi* Berch & Trappe, previamente identificadas por Rondina (2017). O solo utilizado foi classificado como Latossolo Vermelho distroférico de textura muito argilosa e alta fertilidade, apresentando teores de 166,5 mg dm<sup>-3</sup> de P, 20,42 g dm<sup>-3</sup> de C, 5,4 de pH, 4,6 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup> de potencial ácido (H+Al), 5,8 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup> de Ca, 2,06 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup> de Mg, 0,97 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup> de K, 8,83 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup> de soma de bases (SB), 13,43 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup> de capacidade de troca de cátions (CTC) e 65,7% de saturação por bases (V). As plantas juvenis e plântulas cresceram em vasos plásticos com capacidade para 7 L de solo, os quais foram dispostos de forma aleatória nas bancadas da casa de vegetação.

As espécies de plantas utilizadas foram: a gramínea *Brachiaria brizantha* (Hochst. ex A. Rich.) Stapf (Poaceae), popularmente conhecida como braquiária, a arbórea pioneira *Heliocarpus popayanensis* (Kunth) K. Schum. (Malvaceae), com nome popular de jangadeiro e a arbórea secundária tardia *Cariniana estrellensis* (Raddi) Kuntze (Lecythidaceae), com nome popular de jequitibá. Foram avaliados os efeitos provocados pela RMC originada de plantas juvenis de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* sobre as plântulas de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis*. As plantas juvenis que deram origem a RMC cresceram nas laterais opostas dos vasos de cultivo enquanto na região central foram crescidas as plântulas que sofreram os efeitos da RMC. Para eliminar o efeito competitivo das raízes e manter apenas os efeitos provocados pela RMC, as plântulas centrais cresceram no interior de um cilindro com capacidade para 1 L de solo, com malha de polietileno e poros de 30 µm, os quais impediram que as raízes das plantas juvenis nas laterais do vaso pudessem competir com as raízes da plântula central, permitindo apenas a passagem de hifas e a formação da RMC.

As plântulas que cresceram no interior do cilindro central foram semeadas 120 dias após a emergência de *C. estrellensis*, após 80 dias da emergência de *H. popayanensis* e após 40 dias da emergência de *B. brizantha*, sendo as plantas

juvenis as originadoras da RMC. Esta diferença de período ocorreu devido às diferentes taxas de crescimento entre as espécies de plantas e no tempo estimado para a ocorrência da formação da RMC. Cinco sementes de cada espécie foram semeadas no centro do cilindro, e após a germinação foi feito o desbaste, permanecendo apenas uma planta para receber os efeitos da RMC.

O experimento teve duração de 225 dias e foram realizados três tratamentos e um controle com cinco repetições cada. Os tratamentos foram: 1) Plântulas de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* sofreram os efeitos diretos da RMC originada das *B. brizantha* juvenis; 2) Plântulas de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* sofreram os efeitos diretos da RMC originada das *H. popayanensis* juvenis; 3) Plântulas de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* sofreram os efeitos diretos da RMC originada das *C. estrellensis* juvenis; 4) O controle consistiu no cultivo isolado de cinco plântulas de cada uma das três espécies, em sacos plásticos de cultivo com capacidade para 1 L. Neste caso, as plântulas não tiveram contato com a RMC originada das *B. brizantha*, *H. popayanensis* ou *C. estrellensis* juvenis.

## 2.2 Avaliações

A cada 45 dias, foram coletados dados de altura, número de folhas e área foliar das plântulas que estavam dentro da malha de polietileno, sendo a área foliar obtida por meio de um fator de correção levando em conta as características foliares de cada uma das espécies. Após 225 dias de crescimento, as plântulas foram retiradas cuidadosamente e lavadas em água corrente. As raízes e parte aérea foram separadas e secadas em estufa a 65° C até atingir peso constante, para a obtenção da massa seca. A partir de dados de massa seca foi calculada a razão raiz:parte aérea.

Foi determinada a taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> das três espécies de plantas juvenis originadoras da RMC. Os dados foram obtidos por meio de um analisador de gás infravermelho (IRGA) modelo LI-6400 (LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA), que inclui uma fonte de luz azul-vermelho LI-6400-02B (LI-COR) e controlador da concentração de CO<sub>2</sub> e da temperatura. As medições foram realizadas apenas

quando o coeficiente, combinando as variações de CO<sub>2</sub>, água e fluxo de ar, apresentou-se abaixo de 1%.

A taxa de crescimento relativo (TCR) das plântulas foi calculada pela equação:  $TCR = (\ln MS_2 - \ln MS_1)/(t_2 - t_1)$ , no qual MS é a média total da massa seca da plântula e  $t_2 - t_1$  é o tempo contado em dias ( $t_1$  = início do crescimento;  $t_2$  = final do experimento) (Cahill, 2002). A resposta competitiva das plântulas das três espécies que cresceram sob influência da RMC originada de *B. brizantha*, *H. popayanensis* ou *C. estrellensis* juvenis foi calculada pela equação:  $RC = \ln (MSC/MSS)$ , no qual RC é a resposta competitiva, MSC é a massa seca da plântula crescida sob a influência da RMC originada de *B. brizantha*, de *H. popayanensis* ou de *C. estrellensis* juvenis, e MSS é a massa seca da plântula que cresceu isolada, sem a influência da RMC (Hunt, 1982).

Para estimar a colonização das raízes finas por FMA das espécies de plantas originadoras da RMC, uma porção de aproximadamente 1 g de raízes finas frescas de cada amostra foi clarificada em KOH 10%, acidificada em HCl 1%, lavada em água corrente e corada com azul de tripano 0,05% (Brundrett *et al.*, 1996). Para algumas raízes com forte pigmentação, foi utilizado H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 0,5% após o KOH. A taxa de colonização das raízes finas por FMA foi determinada pelo método de intersecção de quadrantes descrito por McGonigle *et al.* (1990), usando microscópio ótico (100×). Foi realizada uma comparação visual da ocorrência dos morfotipos de arbúsculos entre as diferentes espécies de plantas juvenis. Contudo, não foi realizada a quantificação desses arbúsculos.

Após secagem, a parte aérea das plântulas foi moída e peneirada em malhas de 1 mm de diâmetro para análise química dos tecidos. Os elementos determinados foram: N, P, K, Ca, Mg, Cu, Zn, B e Mn, utilizando um espectrômetro de absorção atômica - ICP, Thermo Jarrel Ash ICAP 61E (Miyazawa *et al.*, 1984). Os valores de concentração de nutrientes foram corrigidos pela massa seca para a obtenção do conteúdo total dos nutrientes nas diferentes espécies de plântulas. Também foram determinadas a massa seca da parte aérea e o conteúdo de nutrientes das três espécies de plantas juvenis originadoras da RMC.

Para as análises químicas do solo, as amostras foram secas ao ar e peneiradas em malhas de 2 mm de diâmetro. O conteúdo de carbono orgânico foi

determinado por oxidação úmida pelo método de Walkley & Black (1934). O pH foi determinado em solução de  $\text{CaCl}_2$   $0,01 \text{ mol L}^{-1}$  em proporção de 1:2,5 (massa:volume). Cálcio e magnésio foram extraídos com  $\text{KCl}$   $1 \text{ mol L}^{-1}$  em proporção 1:10 (massa:volume) e determinados por espectrofotometria de absorção atômica. Fósforo e potássio foram extraídos por Mehlich-I ( $\text{HCl}$   $0,05 \text{ mol L}^{-1}$  +  $\text{H}_2\text{SO}_4$   $0,025 \text{ mol L}^{-1}$ ) e determinados por espectrofotometria e fotometria de chama, respectivamente (Pavan *et al.*, 1992). O H + Al foi determinado pela solução tampão Shoemaker-McLean-Pratt (SMP), relatada como pH SMP (Quaggio *et al.*, 1985), a partir da curva de calibração de pH SMP x H + Al para solos do estado do Paraná. A CTC foi calculada a partir da soma de Ca, Mg, K e H + Al, a SB foi calculada pela soma de Ca, Mg e K e a V foi calculada pela razão entre SB:CTC multiplicada por 100.

### 2.3 Análises estatísticas

Foi testada a normalidade dos dados pelo teste de Shapiro-Wilk, e homocedasticidade, pelo teste de Levene. Os dados que não atenderam aos pressupostos foram transformados pelo método Box-Cox e dados expressos em porcentagem foram transformados em arco seno  $\sqrt{(x/100)}$ .

Foi realizada análise de variância (ANOVA) e para comparar as plântulas foi utilizado o teste de Tukey, porém para a resposta competitiva das plântulas conectadas com a RMC originada de *B. brizantha* juvenis foi utilizado o teste *t* de Student. Em ambos os testes foram adotados valores de 95% de confiança ( $p < 0,05$ ) e todas as análises estatísticas foram realizadas utilizando o programa R v 4.0.2 (R Core Team, 2020).

## 3 RESULTADOS

### 3.1 Influência da RMC na altura, número de folhas e área foliar das plântulas

Os efeitos da RMC originada de plantas juvenis na altura, número de folhas e área foliar das plântulas de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis*, durante 225 dias, são apresentados na Figura 1. As plântulas de *B. brizantha* foram

negativamente afetadas pela RMC originada de *B. brizantha* juvenis logo na primeira avaliação com 45 dias após a emergência, apresentando menor altura (Fig. 1A), número de folhas (Fig. 1B) e área foliar (Fig. 1C) quando comparadas com as plântulas de *B. brizantha* que cresceram conectadas com a RMC originada de *H. popayanensis* e *C. estrellensis* juvenis e de plântulas crescidas isoladas sem contato com a RMC. Após 225 dias, as plântulas de *B. brizantha* conectadas com a RMC originada de *B. brizantha* juvenis, apresentaram altura de 7,54 cm, valores menores em relação às plântulas conectadas com a RMC originada de *C. estrellensis* juvenis (57,08 cm), *H. popayanensis* juvenis (52 cm) e sem RMC (40,06 cm), representando supressão no crescimento em altura de 7,57; 6,9 e 5,31 vezes, respectivamente. Em relação ao número de folhas, as plântulas de *B. brizantha* conectadas com a RMC originada de *B. brizantha* juvenis apresentaram valores semelhantes às plântulas crescidas isoladas, com 3,4 e 17 folhas por planta, respectivamente. Ambas as plântulas, *B. brizantha* conectadas com a RMC originada de *B. brizantha* juvenis e *B. brizantha* isoladas, apresentaram menores valores comparadas com as *B. brizantha* crescidas conectadas com a RMC originada de *C. estrellensis* e *H. popayanensis* juvenis, com número de folhas de 30,8 e 30,5, respectivamente. As plântulas de *B. brizantha* conectadas com a RMC originada de *B. brizantha* juvenis apresentaram valores menores de área foliar (8,05 cm<sup>2</sup>), enquanto as plântulas crescidas sem contato com a RMC apresentaram valores intermediários de 267,04 cm<sup>2</sup>. As plântulas de *B. brizantha* conectadas com a RMC originada de *C. estrellensis* e *H. popayanensis* juvenis apresentaram os maiores valores com 595,53 e 534,79 cm<sup>2</sup> de área foliar, respectivamente.

Após 45 dias da emergência, as plântulas de *H. popayanensis* crescidas em contato com a RMC originada de plantas juvenis de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* apresentaram valores mais baixos de altura (Fig. 1D), número de folhas (Fig. 1E) e área foliar (Fig. 1F) em relação às plântulas crescidas isoladas sem contato com a RMC. As plântulas de *H. popayanensis* crescidas conectadas com a RMC originada de *B. brizantha* juvenis morreram em até 225 dias, permanecendo vivas as plântulas crescidas sem contato com a RMC e aquelas conectadas com a RMC originadas de *H. popayanensis* e *C. estrellensis* juvenis. Após 225 dias, as plântulas de *H. popayanensis* crescidas sem RMC apresentaram

os maiores valores de altura com 30,9 cm, seguidas pelas plântulas conectadas com a RMC originada de *C. estrellensis* juvenis com 19,68 cm, as quais foram superiores em relação às plântulas conectadas com a RMC originada de *H. popayanensis* juvenis, com altura de 10,88 cm. A RMC originada de *C. estrellensis* e *H. popayanensis* suprimiu o crescimento das plântulas de *H. popayanensis* em 1,57 e 2,84 vezes, respectivamente. Em relação ao número de folhas, as plântulas de *H. popayanensis* crescidas conectadas com a RMC originada de *C. estrellensis* juvenis apresentaram 11,2 folhas por plantas. Este valor foi superior quando comparado com as plântulas conectadas com a RMC originada de *H. popayanensis* juvenis, com 6,8 folhas por planta, representando uma supressão de 1,65 vezes no número de folhas. As plântulas de *H. popayanensis* conectadas com a RMC originada de *H. popayanensis* juvenis apresentaram menor área foliar (35,37 cm<sup>2</sup>) em relação às plântulas conectadas com a RMC originada de *C. estrellensis* juvenis, com 193,19 cm<sup>2</sup> e também com as plântulas crescidas isoladas sem contato com a RMC, com 143,55 cm<sup>2</sup>.

As plântulas de *C. estrellensis* foram negativamente afetadas pela RMC originada das três espécies de plantas juvenis, no qual as plântulas crescidas sem RMC apresentaram maior altura (Fig. 1G), número de folhas (Fig. 1H) e área foliar (Fig. 1I). As plântulas de *C. estrellensis* crescidas sem RMC apresentaram maior altura (29,62 cm), enquanto as plântulas conectadas com a RMC originada de *C. estrellensis* juvenis apresentaram 17,24 cm e supressão no crescimento em altura de 1,72 vezes. As plântulas de *C. estrellensis* conectadas com a RMC originada de *B. brizantha* juvenis apresentaram menor altura, com 8,74 cm, sendo suprimidas em 3,39 vezes. O maior número de folhas das plântulas de *C. estrellensis* foi observado no tratamento sem RMC, com 22,6 folhas e o menor foi observado nas plântulas conectadas com a RMC originada de *B. brizantha*, com 8,8 folhas por planta, representando supressão em 2,57 vezes. As plântulas de *C. estrellensis* conectadas com RMC originada de *H. popayanensis* juvenis apresentaram valores intermediários, com 17,2 folhas por planta, sendo suprimidas em 1,31 vezes. Em relação à área foliar, as plântulas de *C. estrellensis* crescidas isoladas sem contato com a RMC apresentaram 368,76 cm<sup>2</sup>, valor superior aos 213,62 cm<sup>2</sup> das plântulas conectadas a RMC originada de *C. estrellensis* juvenis, sendo suprimidas em 1,73

vezes. Estes valores foram mais elevados quando comparados com as plântulas crescidas conectadas com a RMC de *H. popayanensis* juvenis (109,41 cm<sup>2</sup>) e *B. brizantha* juvenis (19,35 cm<sup>2</sup>), refletindo em supressão na área foliar de 3,37 e 19,06 vezes, respectivamente.

### 3.2 Influência da RMC na resposta competitiva, conteúdo de nutrientes e massa seca das plantas

A resposta competitiva (RC) das plântulas que foram influenciadas pela RMC originada de cada uma das três espécies de plantas juvenis está representada na Figura 2. As plântulas de *C. estrellensis* apresentaram maior resposta competitiva (RC) (-0,44) do que as plântulas de *B. brizantha* (-1,83), quando conectadas com a RMC originada de *B. brizantha* juvenis, enquanto as plântulas de *H. popayanensis* morreram (Fig. 2A). Em relação a RMC originada de *H. popayanensis* juvenis, as plântulas de *B. brizantha* apresentaram maior RC (1,75), sendo superiores as plântulas de *C. estrellensis* (0,17), as quais foram superiores as plântulas de *H. popayanensis* (-0,55) (Fig. 2B). Quando RMC foi originada de *C. estrellensis* juvenis, as plântulas de *B. brizantha* apresentaram maior RC (2,09), em comparação com as plântulas de *H. popayanensis* e *C. estrellensis*, as quais apresentaram RC de 0,67 e 0,90, respectivamente (Fig. 2C).

O conteúdo de nutrientes na parte aérea das plântulas que foram influenciadas pela RMC originada das três espécies de plantas juvenis é mostrado na Tabela 1. De modo geral, as plântulas de *B. brizantha* apresentaram maior conteúdo de nutrientes quando crescidas conectadas com a RMC originada de *C. estrellensis* juvenis e o menor conteúdo dos nutrientes foi encontrado nas plântulas crescidas sem RMC, exceto para N que foi encontrado em menor quantidade nas plântulas conectadas com a RMC originada de *B. brizantha* juvenis. O B foi encontrado em maiores quantidades em plântulas de *B. brizantha* crescidas sem RMC, em relação aos demais tratamentos. As plântulas de *H. popayanensis* apresentaram maior conteúdo de todos os nutrientes quando crescidas isoladas sem contato com a RMC, apresentando valores intermediários nas plântulas conectadas com a RMC originada de *C. estrellensis* juvenis e os menores conteúdos de nutrientes foram encontrados nas plântulas crescidas conectadas com a RMC originada de *H.*

*popayanensis* juvenis. As plântulas de *C. estrellensis* apresentaram maior conteúdo de todos os nutrientes quando foram crescidas isoladas sem contato com a RMC. O conteúdo dos nutrientes diminuiu nas plântulas de *C. estrellensis* de acordo com a origem da RMC, sendo que essa diminuição foi maior quando a RMC foi originada por *B. brizantha* juvenis, seguido por *H. popayanensis* juvenis e pouco menor quando a RMC foi originada por *C. estrellensis* juvenis.

A assimilação líquida de CO<sub>2</sub> das plantas foi menor de acordo com o avanço do grupo sucessional, com a *B. brizantha* juvenil apresentando média 12,01 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, a pioneira *H. popayanensis* juvenil com 8,38 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> e a secundária tardia *C. estrellensis* juvenil com 3,43 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (Tabela 2). A morfologia predominante dos arbúsculos encontrados em *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* juvenis foram do tipo *Arum*, *Arum-Paris* e *Paris*, respectivamente. A porcentagem de colonização das raízes por FMA foi de 93,47% para *B. brizantha*, 67,29% para *H. popayanensis* e 35,35% para *C. estrellensis*.

A massa seca da raiz (MSR), massa seca da parte aérea (MSPA), razão raiz:parte aérea (R:PA) e taxa de crescimento relativo (TCR) das plântulas de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* que cresceram com a RMC originada das três espécies de plantas juvenis e com ausência de RMC, são apresentadas na tabela 3. As plântulas de *B. brizantha* crescidas isoladas sem contato com a RMC apresentaram maior MSR, R:PA e TCR, sendo que as plântulas de *B. brizantha* conectadas com a RMC originada de *B. brizantha* juvenis apresentaram valores menores para estas variáveis. A MSPA das plântulas de *B. brizantha* foi maior quando crescidas conectadas com a RMC originada de *C. estrellensis* juvenis e menor quando conectadas com a RMC de *B. brizantha* juvenis. As plântulas de *H. popayanensis* crescidas com *B. brizantha* juvenis morreram antes do final do experimento. As plântulas de *H. popayanensis* apresentaram maior MSR, MSPA, R:PA e TCR quando crescidas isoladas sem contato com a RMC e as plântulas que apresentaram os menores valores foram aquelas conectadas com a RMC originada de *H. popayanensis* juvenis, exceto para R:PA que foi menor nas plântulas conectadas com a RMC originada de *C. estrellensis* juvenis. As plântulas de *C. estrellensis* crescidas isoladas sem contato com a RMC apresentaram maior MSR, MSPA, R:PA e TCR e as plântulas conectadas com a RMC originada de *B. brizantha*

apresentaram os menores valores, exceto para a R:PA que foi menor nas plântulas conectadas com a RMC originada de *H. popayanensis* juvenis.

O conteúdo de nutrientes na parte aérea das plantas juvenis de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* originadoras da RMC, crescidas por 225 dias, é apresentado na Tabela 4. As plantas de *B. brizantha* juvenis que estavam conectadas com as plântulas de *B. brizantha* apresentaram maior conteúdo de N, K e B, enquanto o conteúdo de Cu e Mn foi maior nas plantas de *B. brizantha* juvenis conectadas pela RMC com as plântulas de *C. estrellensis* e *H. popayanensis*, respectivamente. As plantas de *H. popayanensis* juvenis originadoras da RMC apresentaram maior conteúdo de todos os nutrientes quando estavam conectadas com as plântulas de *C. estrellensis*, enquanto as plantas de *H. popayanensis* juvenis conectadas com as plântulas de *B. brizantha* apresentaram os menores conteúdos de nutrientes. As plantas de *C. estrellensis* juvenis originadoras da RMC foram negativamente afetadas quando as plântulas de *B. brizantha* estavam conectadas em sua rede, apresentando os menores conteúdos de nutrientes quando comparados com as plântulas de *H. popayanensis* e *C. estrellensis* conectadas em sua rede.

A MSPA das plantas juvenis de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* originadoras da RMC, crescidas por 225 dias, estão apresentadas na Tabela 5. Ao final do período de crescimento das plantas juvenis, a plântula de *B. brizantha* demonstrou forte influência negativa sobre as plantas juvenis de *H. popayanensis* e *C. estrellensis*, reduzindo o crescimento e influenciando negativamente na produção da MSPA. Por outro lado, as plântulas de *H. popayanensis* e *C. estrellensis* não influenciaram nas três espécies de plantas juvenis originadoras da RMC.

#### **4 DISCUSSÃO**

As duas hipóteses testadas neste estudo foram aceitas. Em relação à primeira, as três espécies de plantas juvenis originadoras da RMC suprimiram o crescimento das três espécies de plântulas dos diferentes grupos ecológicos da sucessão, especialmente nas fases iniciais de crescimento. A gramínea *B. brizantha* suprimiu fortemente as plântulas das três espécies durante 225 dias de crescimento. Quando

a RMC foi originada das duas espécies arbóreas juvenis de *H. popayanensis* e *C. estrellensis*, e a plântula conectada com a RMC foi a gramínea *B. brizantha*, ocorreu supressão inicial das plântulas dessa gramínea. Porém, de modo imprevisto, as plântulas da gramínea *B. brizantha* conectadas com as duas arbóreas juvenis apresentaram crescimento ao longo dos 225 dias, e ao final deste período, o crescimento das duas arbóreas juvenis foi negativamente afetado, e assim, a *B. brizantha* passou de plântula suprimida para planta supressora e as arbóreas juvenis passaram de plantas supressoras para plantas suprimidas. A plântula de *B. brizantha* conectada com as duas espécies arbóreas juvenis se beneficiou em tão alto grau da RMC formada pelas espécies arbóreas juvenis que apresentou maior crescimento do que as plântulas de *B. brizantha* crescidas isoladas sem contato com a RMC. A plântula da gramínea *B. brizantha* utilizou a RMC das arbóreas juvenis, inverteu o fluxo de nutrientes em sua direção, obteve aumento da área de exploração do solo e adquiriu nutrientes do local em que as espécies arbóreas cresciam.

A segunda hipótese também foi aceita, pois a força de supressão via RMC diminuiu de acordo com o avanço dos grupos ecológicos de plantas da sucessão, sendo verificado um gradiente de supressão no crescimento entre as espécies de plantas dos diferentes grupos. A força do gradiente de supressão foi relacionada diretamente com a intensidade da colonização das raízes pelos FMA, com a responsividade micorrízica e com o potencial fotossintético das espécies de plantas, e foi inversamente relacionada com o avanço dos grupos ecológicos de plantas da sucessão.

#### 4.1 Supressão de plântulas via RMC

A supressão exercida pela RMC originada de plantas juvenis de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* sobre as plântulas de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* apresentou relação com o mecanismo de recompensa recíproca (Kiers *et al.*, 2011; Fellbaum *et al.*, 2014). As plantas juvenis apresentaram maior parte aérea, maior área foliar e produziram mais folhas do que as plântulas e, dessa forma, forneceram maior quantidade de carbono para a RMC, recebendo em troca maior quantidade de nutrientes da rede. Nesse sentido, a

supressão ocorreu em indivíduos mais jovens e que contribuíram com menor quantidade de carbono para a RMC (Fellbaum *et al.*, 2014; Wyatt *et al.*, 2014). Alguns estudos relatam que o fluxo de nutrientes da RMC ocorreu preferencialmente em direção às plantas que apresentaram maior parte aérea e com maior quantidade de nitrogênio (Fellbaum *et al.*, 2014; Weremijewicz *et al.*, 2016), fósforo (Lekberg *et al.*, 2010; Merrild *et al.*, 2013) e manganês (Weremijewicz & Janos, 2013) em plantas de maior porte do que nas plântulas (He *et al.*, 2019). Neste estudo também foi verificado alto conteúdo de nitrogênio, fósforo e manganês nas plantas com maior parte aérea e originadoras da RMC, como também de outros nutrientes como potássio, cálcio, magnésio, cobre, zinco e boro.

É amplamente entendido que os FMA são capazes de distinguir as plantas pertencentes à uma RMC (Werner & Kiers, 2015; WANG *et al.*, 2019) e, dessa forma, os FMA podem alocar recursos (água e nutrientes) preferencialmente para as plantas hospedeiras capazes de fornecer maiores quantidades de fotoassimilados aos fungos formadores da rede. Estas plantas são denominadas de plantas hospedeiras de alta qualidade (Figueiredo *et al.*, 2021). No entanto, como os FMA são simbioses obrigatórios (Smith & Read, 2008), eles mantêm alguma quantidade de hifas que colonizam as raízes das plântulas hospedeiras de baixa qualidade (fornecem pouco C para a rede), mesmo que estas estejam suprimidas (Zangaro *et al.*, 2018). Os fungos da RMC podem fornecer recursos para os hospedeiros de baixa qualidade, porém em menores quantidades (Figueiredo *et al.*, 2021). Se por algum motivo o parceiro de alta qualidade for perdido, os hospedeiros de baixa qualidade são mantidos vivos para garantir a presença das hifas nas raízes e estimular o crescimento das plantas que estavam suprimidas e manter a simbiose (Bucking *et al.*, 2016; Zangaro *et al.*, 2018).

A capacidade dos FMA em direcionar o fluxo de nutrientes da RMC para as plantas juvenis com a consequente supressão de plântulas, pode estar relacionada com a intensidade da colonização dos FMA nas raízes e a quantidade de arbúsculos (sítios de troca de nutrientes entre os simbioses) formados pelos fungos nas células corticais das raízes (Lekberg *et al.*, 2010). Raízes de plantas com alta colonização por FMA geralmente apresentam alta formação de arbúsculos, comparado com as plantas com baixa colonização (Smith & Read, 2008; Wyatt *et al.*, 2014; Zangaro *et*

*al.*, 2018). Além disso, grandes quantidades de carboidratos acumulados nas raízes podem induzir ao aumento da formação de arbúsculos (Kiers *et al.*, 2011). No presente estudo, as plantas juvenis que apresentaram maior potencial fotossintético, como *B. brizantha*, também apresentaram maior força de supressão, possivelmente contribuíram com maior parcela de carbono para a RMC, apresentaram raízes com elevada colonização por FMA e possivelmente alta produção de arbúsculos (não quantificado neste estudo). Isto pode ter contribuído para facilitar o fornecimento de carbono e o recebimento de nutrientes pela RMC (Figueiredo *et al.*, 2021). Em contraste, as plantas juvenis que apresentaram menor potencial fotossintético, como *C. estrellensis*, apresentaram fraca força de supressão de plântulas, baixa intensidade de colonização das raízes por FMA e provável menor produção de arbúsculos, contribuindo com menor quantidade de carbono para a RMC. Assim, estas plantas foram menos eficientes em trocar substâncias com a RMC, ou seja, fornecer carbono e obter nutrientes.

As plântulas da arbórea pioneira *H. popayanensis*, conectadas com a RMC originada de *B. brizantha* juvenis, morreram ao final do experimento, o que também foi observado por Zangaro *et al.* (2018). Esta espécie de planta apresenta inerente tempo de vida curto e produzem plântulas pequenas e frágeis, com baixa concentração de nutrientes devido as sementes pequenas (Lay, 1949). As plântulas de *H. popayanensis* produzem raízes finas de pequeno diâmetro com alto influxo de fósforo, sendo muito ramificadas (muito córtex disponível) e densamente cobertas por longos pelos absorventes, o que aumenta a capacidade de interceptação de mais FMA no solo e assim podem apresentar raízes mais intensamente colonizadas (Zangaro *et al.*, 2003). É provável que a densidade de hifas nas raízes que estavam conectadas com a RMC originada por *B. brizantha* juvenis pode ter sido alta o suficiente para inibir totalmente a capacidade de obtenção de nutrientes pelas plântulas de *H. popayanensis*, culminando na sua morte. Em contraste, as plântulas da arbórea secundária tardia *C. estrellensis* sofreram forte supressão, porém permaneceram vivas quando conectadas pela RMC originada por *B. brizantha* juvenis. Esta espécie arbórea apresenta intrínseco longo tempo de vida, suas plântulas são grandes e robustas e com alto conteúdo de nutrientes devido as grandes sementes (Carvalho, 2003). As raízes finas apresentam poucas

ramificações e elevado diâmetro (pouco córtex disponível) com baixo influxo de fósforo e poucos pelos absorventes, o que proporciona pequena área superficial de contato com o solo e baixa intensidade de colonização por FMA (Zangaro *et al.*, 2005). É possível que a sobrevivência das plântulas de *C. estrellensis* pode ser devido a uma baixa intensidade da colonização das raízes por FMA, conduzindo a uma menor interferência negativa da RMC originada por *B. brizantha* juvenis. Portanto, as características morfofisiológicas do sistema de raízes finas das diferentes espécies arbóreas podem ser determinantes para a sobrevivência de plântulas que estão suprimidas via RMC conectadas com *B. brizantha* ou por outras espécies de plantas com alto potencial fotossintético e micotrófico.

#### 4.2 Inversão do fluxo de nutrientes na RMC

As plântulas conectadas via RMC com plantas juvenis apresentaram menor desenvolvimento inicial do que as plântulas crescidas isoladas sem contato com a rede. No entanto, as plântulas de *B. brizantha* conectadas com a RMC originadas pelas arbóreas juvenis da pioneira *H. popayanensis* e da secundária tardia *C. estrellensis* apresentaram supressão apenas nas fases iniciais de seu crescimento. Após o período de supressão inicial, as plântulas de *B. brizantha* se desenvolveram e, ao final de 225 dias de crescimento, produziram maior massa seca da parte aérea, mais folhas e maior área foliar do que as plântulas da própria *B. brizantha* que foram crescidas isoladas sem RMC. Deste modo, as plântulas de *B. brizantha* que estavam sendo suprimidas tornaram-se as hospedeiras de alta qualidade da RMC, fornecendo as maiores quantidades de carbono para os fungos da rede, e influenciaram negativamente o crescimento e o conteúdo de nutrientes das plantas arbóreas juvenis que foram as originadoras da RMC, comportando-se agora como plantas supressoras. Portanto, em algum momento, durante o período de crescimento das plântulas de *B. brizantha* que estavam sendo suprimidas pela RMC originada das arbóreas juvenis, ocorreu a inversão do fluxo de nutrientes para a sua direção e passaram a fornecer mais carbono e receber maiores quantidades de nutrientes da RMC. Como consequência, as plantas arbóreas juvenis originadoras da RMC, antes supressoras, tornaram-se mais limitadas para a obtenção de nutrientes da rede e apresentaram supressão no crescimento ao final dos 225 dias.

O maior crescimento das plântulas de *B. brizantha*, conectadas via RMC com as arbóreas juvenis, ocorreu provavelmente devido à obtenção de maior quantidade de nutrientes do sistema de raízes e da RMC das arbóreas juvenis, e assim a inversão do fluxo de nutrientes na sua direção proporcionou a ampliação da área de exploração do solo no qual as espécies arbóreas cresciam. Esta inversão no fluxo de nutrientes também foi encontrada por Philip *et al.* (2010) em diferentes períodos sazonais, sugerindo que a direção do fluxo do carbono da RMC é dinâmica. Neste estudo, foi observado que a plântula da gramínea *B. brizantha* inverteu o fluxo de nutrientes da RMC originada das arbóreas juvenis, passando de planta suprimida para supressora, indicando que o direcionamento do fluxo de nutrientes da RMC pode estar mais relacionado com as características intrínsecas das espécies de plantas, como taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> e produção de carboidratos, e menos relacionado com a hierarquia do tamanho da planta como encontrado por Gao *et al.* (2021).

#### 4.3 Gradiente de supressão das plantas dos diferentes grupos ecológicos da sucessão

As gramíneas tropicais e outras espécies de plantas herbáceas apresentam elevadas taxas metabólicas, altos requerimentos nutricionais, alta demanda por luz, crescimento rápido, alta taxa de colonização das raízes pelos FMA e alta responsividade micorrízica. Além disso, estas plantas utilizam grandes quantidades de fotoassimilados para a manutenção da simbiose (Rondina *et al.*, 2014; Zangaro *et al.*, 2012). Por outro lado, as espécies arbóreas apresentam taxas metabólicas mais baixas, crescimento lento ou moderado, baixa colonização de raízes por FMA, baixa responsividade micorrízica e menor gasto de carbono para manter a simbiose (Zangaro *et al.*, 2012; Zangaro *et al.*, 2013). Como consequência, os solos das áreas dominadas por gramíneas apresentam maior potencial de inóculo de FMA do que os solos das florestas secundárias e primárias (Zangaro *et al.*, 2000; Rondina *et al.* 2014). A quantidade de carbono que é disponibilizada para a RMC pode estar relacionada com o grupo ecológico da sucessão da qual uma espécie de planta pertence, conduzindo os FMA formadores da RMC a priorizar as plantas que possuem maiores taxas fotossintéticas (Merrild *et al.*, 2013; Wyatt *et al.*, 2014). De

acordo com o mecanismo de recompensa recíproca, é possível que os fungos da RMC possam dar preferência do fluxo de nutrientes na direção das plantas de *B. brizantha*, com menor preferência para as plantas de *H. popayanensis* e ainda menor para *C. estrellensis*.

Como visto, as plântulas das três espécies estudadas foram fortemente suprimidas pela RMC originada das plantas juvenis de *B. brizantha*, moderadamente suprimidas pela RMC originada das arbóreas pioneiras de *H. popayanensis* juvenis e fracamente suprimidas pela RMC originada das secundárias tardias *C. estrellensis* juvenis. Assim, as características intrínsecas das diferentes espécies de plantas pertencentes aos diferentes grupos ecológicos da sucessão, que apresentam diferentes taxas fotossintéticas, diferentes intensidades de colonizações das raízes por FMA e diferentes responsabilidades micorrízicas, podem ser características que controlam tanto a amplitude de atuação do mecanismo de recompensa recíproca como a amplitude dos efeitos negativos da RMC das plantas juvenis sobre as plântulas. Dessa forma, o grupo ecológico da sucessão da qual determinada espécie de planta pertence, pode interferir em sua capacidade de suprimir plântulas via RMC, indicando a ocorrência de um gradiente de supressão. Este gradiente perde força de acordo com o avanço dos grupos ecológicos de plantas da sucessão, no qual as plantas que pertencem as fases iniciais apresentam elevado poder de supressão de plântulas, enquanto que as plantas das fases tardias da sucessão apresentam baixo poder de supressão. Portanto, a relação supressão e sucessão mostra ser inversamente relacionada, visto que conforme a sucessão avança a força de supressão enfraquece. De acordo com o gradiente de supressão, as plantas juvenis com maior capacidade de suprimir plântulas via RMC, ocorre na seguinte ordem: *B. brizantha* > *H. popayanensis* > *C. estrellensis*.

A quantidade e o morfotipo do arbúsculo formado nas células do córtex das raízes podem dar indicação da força de supressão das diferentes espécies de plantas juvenis sobre as plântulas, visto que o morfotipo do arbúsculo formado pode facilitar a troca de carbono e nutrientes disponíveis na RMC (Lekberg *et al.*, 2010). De acordo com nossas observações e comparações visuais entre as diferentes espécies de plantas, a gramínea *B. brizantha* apresentou grande presença de arbúsculos e predomínio do morfotipo *Arum*, que são estruturas muito finas,

ramificadas e altamente eficientes na troca de substâncias entre a planta e os fungos da RMC (Tominaga *et al.*, 2022). A arbórea pioneira *H. popayanensis* apresentou moderada presença de arbúsculos, além de proporções equivalentes dos morfotipos *Arum* e *Paris*. A arbórea secundária tardia *C. estrellensis* apresentou baixa presença de arbúsculos e predomínio do morfotipo *Paris*, que são estruturas mais grossas, com menos ramificações e menos eficientes para a troca de substâncias do que o morfotipo *Arum* (Ahulu *et al.*, 2005). Portanto, a alta presença de arbúsculo associada ao predomínio do morfotipo *Arum* na gramínea *B. brizantha* pode ter contribuído para facilitar a troca de substâncias na RMC e potencializar a sua capacidade de supressão. Em contraste, a baixa capacidade de supressão apresentada pela arbórea secundária tardia *C. estrellensis* pode estar relacionada com a baixa presença de arbúsculos, além do predomínio do morfotipo *Paris*.

#### 4.4 Influência da RMC na competição e sobrevivência de plântulas

Neste estudo, foi observado que a origem da RMC a partir de uma planta que possui maior desenvolvimento da parte aérea influencia fortemente a capacidade de absorção de nutrientes pelas plântulas conectadas, influenciando negativamente a formação do seu sistema de raízes e da parte aérea. Além de distribuir os nutrientes de forma assimétrica entre as plantas pertencentes à rede (Janos *et al.*, 2013; Weremijewicz *et al.*, 2018; Awaydul *et al.*, 2019; Gao *et al.*, 2021), os fungos da RMC podem absorver grande parte dos nutrientes disponíveis do solo ao redor das raízes das plântulas e transportá-los para as plantas de maior parte aérea, impossibilitando que as plântulas absorvam e utilizem os nutrientes do solo (Janoušková *et al.*, 2011; Merrild *et al.*, 2013; Mickan *et al.*, 2021). Isto conduz ao aprofundamento na limitação dos nutrientes para as plântulas, principalmente em relação ao fósforo (Li *et al.*, 1991) e ao nitrogênio (Johansen *et al.*, 1992). Além disso, a colonização por FMA nas raízes das plantas, pode inibir ou reduzir a expressão de genes relacionados com a absorção e transporte de fósforo pelas próprias raízes absorventes, tornando as plântulas ainda mais dependentes da RMC (Grønlund *et al.*, 2013).

Outro benefício atribuído à utilização do mecanismo de recompensa recíproca envolve a possibilidade das plantas que recebem a direção do fluxo de nutrientes da RMC também poder receber quantidades significativas de carbono de outras plantas

pertencentes a essa rede. O carbono assimilado pela planta suprimida pode ser disponibilizado para a planta supressora via RMC, devido à forma com que o fungo fornece nitrogênio para essas plantas. A glutamina, composta por cinco átomos de carbono para cada dois átomos de nitrogênio, é a molécula primária de transferência de nitrogênio dos FMA para a planta hospedeira (Martin *et al.*, 1986). Dessa forma, quando o fungo da RMC fornece nitrogênio para a planta que domina a direção do fluxo, ele também está transferindo quantidades significativas de carbono, os quais muitas vezes pode ser o carbono fornecido pela planta suprimida conectada com a RMC (Merrild *et al.*, 2013).

Em uma comunidade vegetal as plântulas e plantas tendem a estar conectadas entre si pela RMC (Lekberg *et al.*, 2010; Kiers *et al.*, 2011). A grande capacidade da gramínea *B. brizantha* de controlar o fluxo de nutrientes da RMC, tanto de maneira direta como pela inversão de fluxo, impõe forte pressão supressora sobre as suas próprias plântulas, e sobre as plântulas e plantas juvenis das espécies arbóreas, bem como na condução da morte da arbórea pioneira *H. popayanensis*. Isto coloca esta gramínea como uma espécie que possui o mais alto grau de agressividade competitiva, dificultando a instalação e crescimento das plântulas pertencentes aos diferentes grupos ecológicos da sucessão, especialmente nas fases iniciais da formação das florestas secundárias, quando esta gramínea pode ainda estar atuante. As gramíneas invasoras, como *B. brizantha*, são consideradas as principais responsáveis pela mortalidade de plântulas em áreas de restauração ecológica, que invadem e competem fortemente com as espécies nativas (Carey *et al.*, 2004; Silveira *et al.*, 2013). Awaydul *et al.* (2019) e Mickan *et al.* (2021) também confirmaram a capacidade que as gramíneas possuem em suprimir outras plantas, sobretudo via RMC e utilizam deste mecanismo para aumentar sua habilidade competitiva (Zangaro *et al.*, 2018; Řezáčová *et al.*, 2020). Portanto, o controle do fluxo de nutrientes ou a sua inversão, realizada por *B. brizantha*, emerge como um fator biológico importante que pode contribuir para o aumento da mortalidade de plântulas e de plantas juvenis de diferentes espécies arbóreas em condições de campo. A mortalidade pode ser relevante tanto para aquelas espécies que foram plantadas como mudas em áreas de revegetação ou como aquelas plantas, que de maneira espontânea instalaram-se a partir da germinação de sementes no campo.

Considerando as diferentes espécies de plantas em uma comunidade, a determinação da direção do fluxo de nutrientes e a intensidade da força de supressão poderá ser controlada pela intensidade das interconexões via RMC, pelo estado fisiológico relacionado ao potencial fotossintético das espécies, pela demanda por nutrientes e pelos diferentes estágios de desenvolvimento das diferentes espécies de plantas. O mecanismo de recompensa recíproca foi considerado como um dos mecanismos que podem estar envolvidos na supressão do crescimento de plantas que possuem baixa responsividade micorrízica (Collins & Foster, 2009; Veiga *et al.*, 2011), como também verificado aqui com a espécie secundária tardia *C. estrellensis*, com baixa taxa de colonização das raízes por FMA. Nas condições de floresta tropical secundária e primária, a extensão da influência negativa da RMC controlada por plantas adultas que possuem maior parte aérea, sobre a supressão do crescimento e da mortalidade de plântulas de diferentes espécies arbóreas conectadas com a rede, permanece desconhecida.

## 5 CONCLUSÃO

A supressão de plântulas via RMC ocorreu de acordo com o mecanismo de recompensa recíproca, no qual a RMC direciona o fluxo de nutrientes a favor da planta que fornece maior quantidade de carbono para a rede. Desse modo, a intensidade da supressão de plântulas foi relacionada com o potencial fotossintético, com a intensidade da colonização das raízes por FMA e com a responsividade micorrízica, assim como a quantidade e o morfotipo de arbúsculos formados nas células do córtex das raízes finas das diferentes espécies de plantas.

As plantas juvenis dos diferentes grupos ecológicos da sucessão suprimiram em diferentes graus, via RMC, as plântulas das diferentes espécies, inclusive as plântulas da própria espécie. A intensidade da força de supressão de plântulas via RMC diminuiu de acordo com o avanço do grupo ecológico da sucessão da qual a espécie de planta juvenil originadora da RMC pertence, ocorrendo na seguinte ordem: *B. brizantha* > *H. popayanensis* > *C. estrellensis*. A intensidade da supressão via RMC pode ser um fator importante que contribui para a supressão do crescimento e do aumento da mortalidade de plântulas e plantas juvenis em condições de campo.

## AGRADECIMENTOS

"O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001."

## REFERÊNCIAS

**Ahulu EM, Nakata M, Nonaka M. 2005.** *Arum* and *Paris*-type of arbuscular mycorrhiza in a mixed pine forest on sand dune soil in Niigata Prefecture, central Honshu, Japan. *Mycorrhiza* **15**: 129-136.

**Andrino A, Guggenberger G, Sauheitl L, Burkart S, Boy, J. 2021.** Carbon investment into mobilization of mineral and organic phosphorus by arbuscular mycorrhiza. *Biology and Fertility of Soils* **57**: 47-64.

**Awaydul A, Zhu W, Yuan Y, Xiao J, Hu H, Chen X, Koide R, Cheng L. 2019.** Common mycorrhizal networks influence the distribution of mineral nutrients between an invasive plant, *Solidago canadensis*, and a native plant, *Kummerowa striata*. *Mycorrhiza* **29**: 29-38.

**Barto EK, Weidenhamer JD, Cipollini D, Rillig MC. 2012.** Fungal superhighways: do common mycorrhizal networks enhance below ground communication? *Trends in Plant Science* **17**(11): 633-637.

**Bertagnoli BGP, Oliveira JF, Barbosa GMC, Colozzi A. 2020.** Poultry litter and liquid swine slurry applications stimulate glomalin, extraradicular mycelium production, and aggregation in soils. *Soil & Tillage Research* **202**: 104657.

**Bever JD, Dickie IA, Facelli E, Facelli JM, Klironomos J, Moora M, Rillig MC, Stock WD, Tibbett M, Zobel M. 2010.** Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions. *Trends in Ecology & Evolution* **25**: 468-478.

**Brundrett MC, Beegher N, Dell B, Groove T, Malajczuk N. 1996.** Working with mycorrhizas in forestry and agriculture. ACIAR Monograph, Canberra.

**Bücking H, Mensah JA, Fellbaum CR. 2016.** Common mycorrhizal networks and their effect on the bargaining power of the fungal partner in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Communicative & integrative biology* **9**(1): 1107684.

**Burke DJ, Klenkar MK, Medeiros JS. 2018.** Mycorrhizal network connections, water reduction, and neighboring plant species differentially impact seedling performance of two forest wildflowers. *International Journal of Plant Sciences* **179**: 314-324.

**Cabral C, Wollenweber B, António C, Rodrigues AM, Ravnskov S. 2018.** Aphid infestation in the phyllosphere affects primary metabolic profiles in the arbuscular mycorrhizal hyphosphere. *Scientific Reports* **8**: 14442.

**Cahill JR. 2002.** Interactions between root and shoot competition vary among species. *Oikos* **99**: 101-112.

**Carey EV, Marler MJ, Callaway RM. 2004.** Mycorrhizae transfer carbon from a native grass to an invasive weed: evidence from stable isotopes and physiology. *Plant Ecology* **172**: 133-141.

**Carvalho PER. 2003.** Jequitibá-Branco. *Circular Técnica*, **73**: 13.

**Collins CD, Foster BL. 2009.** Community-level consequences of mycorrhizae depend on phosphorus availability. *Ecology* **90**(9): 2567-2576.

**Fang L, He X, Zhang X, Yang Y, Liu R, Shi S, Shi X, Zhang Y. 2021.** A small amount of nitrogen transfer from White Clover to Citrus seedling via common arbuscular mycorrhizal networks. *Agronomy* **11**(1) 1-15.

**Fellbaum CR, Mensah JA, Cloos AJ, Strahan GE, Pfeffer PE, Kiers ET, Bücking**

**H. 2014.** Fungal nutrient allocation in common mycorrhizal networks is regulated by the carbon source strength of individual host plants. *New Phytologist* **203**: 646-656.

**Fernandez M, Malagoli P, Vernay A, Ameglio T, Balandier P. 2020.** Below-ground nitrogen transfer from oak seedlings facilitates *Molinia* growth: 15 N pulse-chase labelling. *Plant and Soil* **423**: 59-85.

**Figueiredo AF, Boy J, Guggenberger G. 2021.** Common mycorrhizae network: a review of the theories and mechanisms behind underground interactions. *Frontiers in Fungal Biology* **2**: 48.

**García De León D, Moora M, Öpik M, Neuenkamp L, Gerz M, Jairus T, Vasar M, Bueno CG, Davison J, Zobel M. 2016.** Symbiont dynamics during ecosystem succession: co-occurring plant and arbuscular mycorrhizal fungal communities. *FEMS Microbiology Ecology* **92**(7): fiw097.

**Gao D, Pan X, Khashi U Rahman M, Zhou X, Wu F. 2021.** Common mycorrhizal networks benefit to the asymmetric interspecific facilitation via K exchange in an agricultural intercropping system. *Biology and Fertility of Soils* **57**: 959-971.

**Gorzelak MA, Asay AK, Pickles BJ, Simard SW. 2015.** Inter-plant communication through mycorrhizal networks mediates complex adaptive behaviour in plant communities. *AoB Plants* **7**: plv050.

**Grønlund M, Albrechtsen M, Johansen IE, Hammer EC, Nielsen TH, Jakobsen I. 2013.** The interplay between P uptake pathways in mycorrhizal peas: A combined physiological and gene-silencing approach. *Physiologia Plantarum* **149**(2): 234–248.

**He Y, Cornelissen JH, Wang P, Dong M, Ou J. 2019.** Nitrogen transfer from one plant to another depends on plant biomass production between conspecific and heterospecific species via a common arbuscular mycorrhizal network. *Environmental Science and Pollution Research* **26**: 8828-8837.

**Hunt R. 1982.** Plant growth curves: the functional approach to plant growth analysis. University Park Press, Baltimore 248.

**Janos DP, Scott J, Aristizábal C, Bowman DMJS. 2013.** Arbuscular-mycorrhizal networks inhibit *Eucalyptus tetradonta* seedlings in rain forest soil microcosms. PLoS ONE **8**: e57716.

**Janoušková M, Rydlová J, Püschel D, Száková J, Vosátka M. 2011.** Extraradical mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi radiating from large plants depresses the growth of nearby seedlings in a nutrient deficient substrate. Mycorrhiza **21**(7): 641-650.

**Johansen A, Jakobsen I, Jensen ES. 1992.** Hyphal transport of <sup>15</sup>N-labelled nitrogen by a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus and its effect on depletion of inorganic soil N. New Phytologist **122**: 281-288.

**Kiers ET, Duhamel M, Beesetty Y, Mensah JA, Franken O, Verbruggen E, Fellbaum CR, Kowalchuk GA, Hart MM, Bago A. 2011.** Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. Science **333**(6044): 880-882.

**Köppen W. 1948.** Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra. Fondo de Cultura Económica. México 479.

**Koziol L, Bever JD. 2016.** AMF, phylogeny, and succession: specificity of response to mycorrhizal fungi increases for late-successional plants. Ecosphere **7**: 1-11.

**Lay KK. 1949.** "A Revision of the *Genus Heliocharis* L." Annals of the Missouri Botanical Garden **36**(4): 507-541.

**Lekberg Y, Hammer EC, Olsson PA. 2010.** Plants as resource islands and storage units – adopting the mycocentric view of arbuscular mycorrhizal networks. FEMS

Microbiology Ecology **74**: 336-345.

**Liang M, Shi L, Burslem DF, Johnson D, Fang M, Zhang X, Yu S. 2021.** Soil fungal networks moderate density-dependent survival and growth of seedlings. *New Phytologist* **230**: 1688-1689.

**Li XL, George E, Marschner H. 1991.** Extension of the phosphorus depletion zone in va-mycorrhizal white clover in a calcareous soil. *Plant and Soil* **136**(1): 41-48.

**Martin F, Stewart GR, Genetet I, Le Tacon F. 1986.** Assimilation of  $^{15}\text{NH}_4^+$  by beech (*Fagus sylvatica* L.) ectomycorrhizas. *New Phytologist* **102**: 85-94.

**Mcgonigle TP, Evans DG, Miller MH. 1990.** Effect of degree of soil disturbance on mycorrhizal colonization and phosphorus absorption by maize in growth chamber and field experiments. *New Phytologist* **116**: 629-636.

**Merrild MP, Ambus P, Rosendahl S, Jakobsen I. 2013.** Common arbuscular mycorrhizal networks amplify competition for phosphorus between seedlings and established plants. *New Phytologist* **200**(1): 229-240.

**Mickan BS, Hart M, Solaiman ZM, Renton M, Siddique KHM, Jenkins SN, Abbott L. 2021.** Arbuscular mycorrhizal fungus-mediated interspecific nutritional competition of a pasture legume and grass under drought-stress. *Rhizosphere* **18**: 100349.

**Mikkelsen BL, Rosendahl S, Jakobsen I. 2008.** Underground resource allocation between individual networks of mycorrhizal fungi. *New Phytologist* **180**(4): 890-898.

**Miyazawa M, Pavan MA, Bloch MFM. 1984.** Determination of Ca, Mg, K, Mn, Cu, Zn and P in coffee, soybean, corn, sunflower and pasture grass leaf tissues by a HCl extraction method. *Communication in Soil Science and Plant Analysis* **15**: 141-147.

**Montesinos-Navarro A, Valiente-Banuet A, Verdú M. 2019.** Plant facilitation

through mycorrhizal symbiosis is stronger between distantly related plant species. *New Phytologist* **224**(2): 928-935.

**Newman EI. 1988.** Mycorrhizal links between plants: their functioning and ecological significance. *Advances in Ecological Research* **18**: 243-270.

**Oelmüller R. 2019.** Interplant communication via hyphal networks. *Plant Physiology Reports* **24**(4): 463-473.

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

**Philip LJ, Simard S, Jones MD. 2010.** Pathways for belowground C transfer between paper birch and Douglas-fir seedlings. *Plant Ecology and Diversity* **3**(3): 221-233.

**Quaggio JA, Van Raij B, Malavolta E. 1985.** Alternative use of the SMP-buffer solution to determine lime requirement of soils. *Communication in Soil Science and Plant Analysis* **16**: 245-260.

**R Core Team. 2020.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

**Řezáčová V, Řezáč M, Gryndlerová H, Wilson GWT, Michalová T. 2020.** Arbuscular mycorrhizal fungi favor invasive *Echinops sphaerocephalus* when grown in competition with native *Inula conyzae*. *Scientific Reports* **10**: 20287.

**Rog I, Rosenstock NP, Körner C, Klein T. 2020.** Share the wealth: Trees with greater ectomycorrhizal species overlap share more carbon. *Molecular Ecology* **29**(13): 2321-2333, 2020.

**Rondina ABL, Lescano LEAM, Alves RA, Matsuura EM, Nogueira MA, Zangaro W. 2014.** Arbuscular mycorrhizas increase survival, precocity and flowering of herbaceous and shrubby species of early stages of tropical succession. *Journal of Tropical Ecology* **30**: 599-614.

**Schüßler A, WALKER C. 2011.** "Evolution of the 'plant-symbiotic' fungal phylum, glomeromycota," in *The Mycota XIV - Evolution of Fungi and Fungal-like Organisms*, eds S. Pöggeler and J. Wöstemeyer (Berlin: Springer), 163-185.

**Selosse MA, Richard F, He X, Simard SW. 2006.** Mycorrhizal networks: Des liaisons dangereuses? *Trends in Ecology & Evolution* **21**(11): 621-628.

**Silveira ER, Melo ACG, Contiéri WA. 2013.** Controle de gramíneas exóticas em plantio de restauração do Cerrado. *In: Durigan, G.; Ramos, V. S. Manejo adaptativo: primeiras experiências na restauração de ecossistemas. 1.ed. São Paulo: Páginas & Letras 5-7.*

**Smith SE, Read DJ. 2008.** *Mycorrhizal symbiosis. 3.ed. London: Academic Press.*

**Song YY, Ye M, Li C, He X, Salman KZ, Su YJ, Luo SM, Zeng RS. 2014.** Hijacking common mycorrhizal networks for herbivore-induced defense signal transfer between tomato plants. *Scientific Reports* **4**: 3915.

**Stürmer SL, Siqueira JO. 2013.** Fungos micorrízicos. *In: MOREIRA, F. M. S. (Ed.). O ecossistema solo. Lavras: UFLA, p. 291-310.*

**Tominaga T, Yao L, Saito H, Kaminaka H. 2022.** Conserved and Diverse Transcriptional Reprogramming Triggered by the Establishment of Symbioses in Tomato Roots Forming Arum-Type and Paris-Type Arbuscular Mycorrhizae. *Plants* **11**(6): 747.

**Veiga RSL, Jansa J, Frossard E, Van Der Heijden MG. 2011.** Can arbuscular

mycorrhizal fungi reduce the growth of agricultural weeds? PloS one, 6. e27825.

**Walkley A, Black IA. 1934.** An examination of the Degtjareff method for determining organic carbon in soils: effect of variation in digestion conditions and of inorganic soil constituents. *Soil Science* **63**: 251-263.

**Wang G, Ye C, Zhang J, Koziol L, Bever JD, Li X. 2019.** Asymmetric facilitation induced by inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi leads to overyielding in maize/faba bean intercropping. *Journal of Plant Interactions* **14**: 10-20.

**Weremijewicz J, Janos DP. 2013.** Common mycorrhizal networks amplify size inequality in *Andropogon gerardii* monocultures. *New Phytologist* **198**(1): 203-213.

**Weremijewicz J, O'reilly LSL, Janos DP. 2018.** Arbuscular common mycorrhizal networks mediate intra-and interspecific interactions of two prairie grasses. *Mycorrhiza* **28**: 71-83.

**Weremijewicz J, Sternberg LSLOR, Janos DP. 2016.** Common mycorrhizal networks amplify competition by preferential mineral nutrient allocation to large host plants. *New Phytologist* **212**: 461-471.

**Werner GD, Kiers ET. 2015.** Partner selection in the mycorrhizal mutualism. *New Phytologist* **205**: 1437-1442.

**Wipf D, Krajinski F, Van Tuinen D, Recorbet G, Courty PE. 2019.** Trading on the arbuscular mycorrhiza market: from arbuscules to common mycorrhizal networks. *New Phytologist* **223**: 1127-1142.

**Wyatt GAK, Kiers ET, Gardner A, West SA. 2014.** A biological market analysis of the plant-mycorrhizal symbiosis. *Evolution* **68**(9): 2603-2618.

**Zangaro W, Ansaleno AP, Lescano, LEAM, Alves RA, Rondina ABL, Nogueira**

**MA. 2012.** Infection intensity, spore density and inoculum potential of arbuscular mycorrhizal fungi decrease during secondary succession in tropical Brazilian ecosystems. *Journal of Tropical Ecology* **28**: 453-462.

**Zangaro W, Bononi VLR, Trufen SB. 2000.** Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody species in South Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **16**(4): 603-622.

**Zangaro W, Lescano LEAM, Matsuura EM, Rondina ABL, Nogueira MA. 2018.** Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and exotic grasses differentially affect the establishment of seedlings of early- and late-successional woody species. *Applied Soil Ecology* **124**: 394-406.

**Zangaro W, Nishidate FR, Camargo FRS, Romagnoli GG, Vandresen J. 2005.** Relationships among arbuscular mycorrhizas, root morphology and seedling growth of tropical native woody species in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **21**: 529-540.

**Zangaro W, Nisizaki SMA, Domingos JCB, Nakano EM. 2003.** Mycorrhizal response and successional status in 80 woody species from south Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **19**: 315-324.

**Zangaro W, Rostiola LV, Souza PB, Alves RA, Lescano LEAM, Rondina ABL, Nogueira MA, Carrenho R. 2013.** Root colonization and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi in distinct successional stages from an Atlantic rainforest biome in southern Brazil. *Mycorrhiza* **23**(3): 221-233.

## LISTA DE FIGURAS

Fig 1. Altura, número de folhas e área foliar de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* crescidas durante 225 dias sob influência da rede micorrízica comum (RMC) originada de *B. brizantha* (—■—), *H. popayanensis* (-▲-) e *C. estrellensis* (.....●.....) juvenis ou com ausência de RMC (—◆—). Médias seguidas verticalmente de pelo menos uma mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 95% ( $p < 0,05$ ). Barras indicam erro padrão e † indica morte da planta.

Fig 2. Resposta competitiva de plântulas de *B. brizantha* (□), *H. popayanenses* (■) e *C. estrellensis* (▣) crescidas sob influência da rede micorrízica comum (RMC) originada de *B. brizantha* juvenis (A), *H. popayanensis* juvenis (B) e *C. estrellensis* juvenis (C). Médias seguidas pela mesma letra nas colunas não diferem entre si pelo teste *t* de Student (A) e de Tukey (B e C) a 95% ( $p < 0,05$ ). Barras indicam erro padrão e † indica morte da planta.

Fig 1.

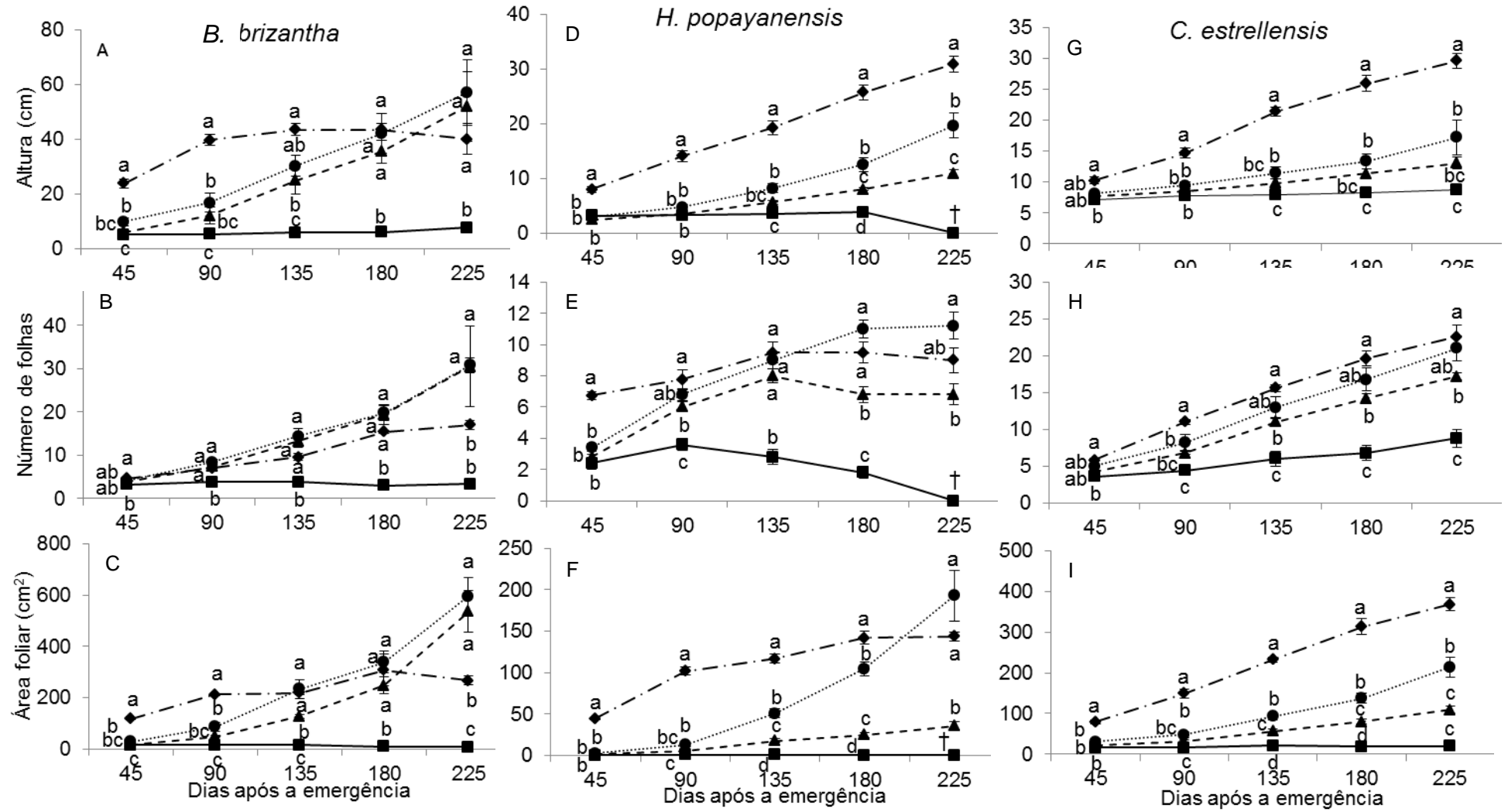
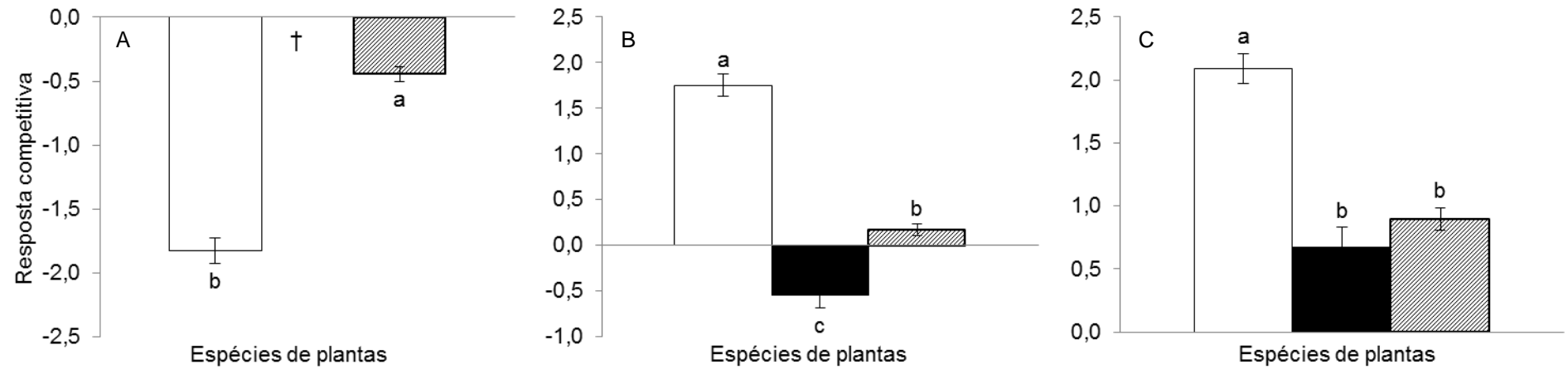


Fig 2.





<i>H. popayanensis</i>	<i>Hp</i>	1,74 c (0,18)	1,46 c (0,10)	4,60 c (0,34)	4,12 c (0,26)	1,40 c (0,09)	0,61 c (0,07)	13,62 c (1,04)	10,87 c (0,52)	22,70 c (1,56)
<i>H. popayanensis</i>	<i>Ce</i>	9,81 b (0,37)	6,73 b (0,26)	22,90 b (0,43)	21,70 b (1,10)	7,86 b (0,38)	4,70 b (0,37)	69,50 b (4,11)	40,89 b (1,55)	177,16 b (7,82)
<i>H. popayanensis</i>	- RMC	14,20 a (0,58)	9,67 a (0,24)	44,57 a (1,00)	42,18 a (1,65)	10,57 a (0,32)	9,31 a (0,62)	90,94 a (3,80)	122,02 a (5,53)	305,64 a (16,99)
	CV (%)	8,32	6,15	4,59	8,72	7,48	14,51	9,69	9,87	10,99
<i>C. estrellensis</i>	<i>Bb</i>	1,23 d (0,05)	1,00 d (0,04)	3,76 d (0,10)	3,78 d (0,01)	1,72 d (0,05)	3,00 d (0,17)	4,65 d (0,19)	22,37 d (0,09)	17,81 d (0,58)
<i>C. estrellensis</i>	<i>Hp</i>	2,80 c (0,34)	2,60 c (0,06)	10,33 c (0,07)	7,38 c (0,04)	3,45 c (0,06)	11,11 c (0,63)	13,99 c (0,43)	48,57 c (0,95)	35,48 c (1,12)
<i>C. estrellensis</i>	<i>Ce</i>	6,78 b (0,68)	4,39 b (0,15)	18,28 b (0,36)	14,21 b (0,53)	6,32 b (0,11)	22,21 b (0,60)	31,62 b (1,01)	61,30 b (1,66)	104,30 b (3,14)
<i>C. estrellensis</i>	- RMC	14,75 a (1,31)	4,72 a (0,15)	43,06 a (1,27)	47,94 a (0,73)	12,95 a (0,41)	32,63 a (1,25)	44,63 a (2,37)	256,59 a (4,49)	287,80 a (1,39)
	CV (%)	17,21	7,04	5,86	5,47	7,51	9,80	12,15	4,56	5,13

---

Tab 2. Assimilação líquida de CO<sub>2</sub> de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* juvenis crescidas sem influência de RMC, morfologia dos arbúsculos e porcentagem de colonização das raízes por FMA. Médias seguidas pela mesma letra nas linhas não diferem entre si pelo teste de Tukey a 95% (p<0,05). O erro padrão está dentro dos parênteses e CV indica coeficiente de variação.

	<i>B. brizantha</i>	<i>H. popayanensis</i>	<i>C. estrellensis</i>	CV (%)
Assimilação líquida de CO <sub>2</sub> (μmol CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	12,01 a (1,67)	8,38 b (0,54)	3,43 c (0,39)	18,47
Morfologia dos arbúsculos	<i>Arum</i>	<i>Arum-Paris</i>	<i>Paris</i>	-
Colonização micorrízica (%)	93,47 a (4,45)	67,29 b (3,59)	35,35 c (1,78)	6,98

Tab 3. Massa seca da raiz (MSR), massa seca da parte aérea (MSPA), razão raiz:parte aérea (R:PA) e taxa de crescimento relativo (TCR) das plântulas de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis* crescidas sob influência da rede micorrízica comum (RMC) originada de *B. brizantha* (*Bb*), *H. popayanensis* (*Hp*) e *C. estrellensis* (*Ce*) juvenis e com ausência de RMC (- RMC). Para cada espécie separadamente, médias seguidas pela mesma letra nas linhas não diferem entre si pelo teste de Tukey a 95% ( $p < 0,05$ ). O erro padrão está dentro dos parênteses, CV indica coeficiente de variação e † indica à morte da planta.

	<i>B. brizantha</i>					<i>H. popayanensis</i>					<i>C. estrellensis</i>				
	<i>Bb</i>	<i>Hp</i>	<i>Ce</i>	- RCM	CV (%)	<i>Bb</i>	<i>Hp</i>	<i>Ce</i>	- RCM	CV (%)	<i>Bb</i>	<i>Hp</i>	<i>Ce</i>	- RCM	CV (%)
MSR (g)	0,08 c (0,01)	1,66 b (0,29)	2,46 b (0,38)	4,63 a (0,46)	33,67	†	0,31 c (0,05)	0,71 b (0,12)	2,26 a (0,07)	17,89	0,36 c (0,04)	0,48 c (0,04)	1,23 b (0,10)	3,26 a (0,26)	23,74
MSPA (g)	0,08 c (0,02)	4,28 ab (0,51)	5,88 a (0,76)	3,28 b (0,34)	32,25	†	0,29 c (0,03)	1,34 b (0,24)	2,39 a (0,08)	24,32	0,28 d (0,01)	0,71 c (0,04)	1,26 b (0,15)	2,89 a (0,07)	14,55
R:PA	1,16 ab (0,38)	0,40 b (0,05)	0,47 b (0,06)	1,44 a (0,25)	56,68	†	1,02 a (0,06)	0,51 b (0,06)	0,97 a (0,06)	15,38	1,30 a (0,12)	0,69 b (0,04)	1,05 ab (0,08)	1,13 a (0,10)	19,90
TCR (mg g <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> )	15,43 b (0,00)	31,55 a (0,00)	33,08 a (0,00)	32,96 a (0,00)	3,96	†	0,03 b (0,00)	0,03 ab (0,00)	0,04 a (0,00)	12,03	0,01 d (0,00)	0,01 c (0,00)	0,02 b (0,00)	0,02 a (0,00)	8,68

Tab 4. Conteúdo de nutrientes das plantas juvenis de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis*, originadoras da rede micorrízica comum (RMC), ao final de 225 dias de crescimento, conectadas pela RMC com as plântulas de *B. brizantha* (*Bb*), *H. popayanensis* (*Hp*) e *C. estrellensis* (*Ce*). Médias seguidas de pelo menos uma mesma letra nas colunas não diferem entre si pelo teste de Tukey a 95% ( $p < 0,05$ ). O erro padrão está dentro dos parênteses e CV indica coeficiente de variação.

Plantas juvenis originadoras da RMC	Plântulas que receberam a RMC	mg planta <sup>-1</sup>					µg planta <sup>-1</sup>				
		N	P	K	Ca	Mg	Cu	Zn	B	Mn	
<i>B. brizantha</i>	<i>Bb</i>	49,40 a (1,93)	36,88 a (0,74)	199,08 a (2,78)	33,89 a (1,31)	32,49 a (0,99)	1,69 c (0,08)	297,06 a (13,11)	71,40 a (3,83)	539,48 ab (23,41)	
<i>B. brizantha</i>	<i>Hp</i>	42,15 b (1,37)	39,09 a (2,15)	179,56 b (4,90)	35,18 a (2,17)	35,10 a (2,27)	3,77 b (0,26)	325,69 a (33,18)	51,57 b (0,49)	591,50 a (12,81)	
<i>B. brizantha</i>	<i>Ce</i>	45,16 ab (0,65)	36,41 a (0,48)	181,58 b (2,33)	33,13 a (1,30)	33,28 a (0,25)	9,46 a (0,29)	298,36 a (14,30)	32,39 c (2,59)	502,85 b (7,12)	
	CV (%)	5,34	6,18	3,27	8,40	7,33	8,03	12,53	9,02	5,07	
<i>H. popayanensis</i>	<i>Bb</i>	46,72 b (0,33)	18,45 c (0,42)	101,53 b (0,04)	142,30 b (5,46)	28,21 b (1,19)	1,20 b (0,15)	197,20 b (7,43)	235,71 b (4,74)	964,04 c (37,42)	
<i>H. popayanensis</i>	<i>Hp</i>	69,19 a (5,67)	37,46 b (1,30)	156,20 a (7,94)	198,34 a (8,43)	42,34 a (2,36)	9,85 a (0,54)	312,16 a (15,39)	422,51 a (19,67)	1505,48 b (63,50)	

<i>H. popayanensis</i>	<i>Ce</i>	83,64 a (2,03)	44,17 a (0,38)	172,69 a (2,67)	223,93 a (3,43)	47,90 a (0,64)	11,41 a (0,63)	336,88 a (5,44)	443,12 a (2,96)	2013,77 a (29,97)
	CV (%)	8,99	4,20	5,80	5,64	6,88	11,29	6,35	5,54	5,32
<i>C. estrellensis</i>	<i>Bb</i>	37,24 b (1,07)	11,08 c (0,40)	77,96 b (2,87)	94,65 b (3,48)	28,68 b (0,98)	53,20 b (1,67)	85,01 b (4,99)	393,07 b (7,96)	472,46 b (2,62)
<i>C. estrellensis</i>	<i>Hp</i>	65,69 a (2,76)	20,06 a (0,48)	107,56 a (0,95)	136,02 a (3,29)	42,48 a (0,94)	108,96 a (5,93)	139,11 a (4,43)	574,82 a (14,85)	704,51 a (7,63)
<i>C. estrellensis</i>	<i>Ce</i>	71,20 a (1,05)	17,63 b (0,22)	109,94 a (1,34)	144,31 a (3,24)	42,59 a (0,60)	117,47 a (3,23)	151,29 a (1,68)	604,98 a (15,01)	713,11 a (17,65)
	CV (%)	5,39	4,19	3,37	4,63	3,93	7,44	5,50	4,30	3,08

---

Tab 5. Massa seca da parte aérea (MSPA) das plantas juvenis de *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis*, originadoras da rede micorrízica comum (RMC), ao final de 225 dias de crescimento, conectadas pela RMC com as plântulas de *B. brizantha* (*Bb*), *H. popayanensis* (*Hp*) e *C. estrellensis* (*Ce*). Para cada espécie separadamente, médias seguidas pela mesma letra na linha não diferem entre si pelo teste de Tukey a 95% ( $p < 0,05$ ). O erro padrão está dentro dos parênteses e CV indica coeficiente de variação.

	<i>B. brizantha</i>				<i>H. popayanensis</i>				<i>C. estrellensis</i>			
	<i>Bb</i>	<i>Hp</i>	<i>Ce</i>	CV %	<i>Bb</i>	<i>Hp</i>	<i>Ce</i>	CV %	<i>Bb</i>	<i>Hp</i>	<i>Ce</i>	CV %
MSPA (g)	10,29 a (1,15)	10,47 a (0,99)	11,40 a (1,36)	34,66	7,75 b (0,99)	9,13 a (0,83)	9,43 a (0,99)	33,55	6,92 b (0,65)	10,45 ab (0,97)	10,60 a (1,34)	34,72

## 6 CONCLUSÃO GERAL

De acordo com os dois capítulos desenvolvidos nesta tese, conclui-se que a rede micorrízica comum (RMC) é amplamente utilizada pelas plantas como via de competição, provocando supressão de plântulas dos diferentes grupos ecológicos. A RMC originada da gramínea *B. brizantha* adulta suprimiu fortemente o crescimento da plântula arbórea pioneira *H. popayanensis*, inclusive provocando sua morte, da plântula arbórea secundária tardia *C. estrellensis* e da plântula da própria *B. brizantha*. No entanto, com a poda da parte aérea da *B. brizantha* adulta originadora da RMC, a supressão no crescimento das plântulas foi interrompida temporariamente quando ocorreu o rebrotamento e o reestabelecimento da parte aérea da gramínea. Inclusive, nesse período, as plântulas que antes estavam suprimidas apresentaram elevada taxa de crescimento no mesmo período em que a *B. brizantha* adulta esteve com a parte aérea podada. Além disso, quando a RMC foi interrompida, os efeitos negativos exercidos via RMC pela *B. brizantha* adulta sobre as plântulas das três espécies também foram interrompidos.

A RMC originada da arbórea pioneira *H. popayanensis* juvenil suprimiu moderadamente o crescimento das plântulas da *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis*. Por outro lado, a RMC originada da arbórea secundária tardia *C. estrellensis* juvenil suprimiu fracamente o crescimento das plântulas da *B. brizantha*, *H. popayanensis* e *C. estrellensis*. Entretanto, em ambos os casos, quando a plântula de *B. brizantha* sobreviveu à força de supressão inicial exercida pela RMC originada da *H. popayanensis* ou *C. estrellensis* juvenis, as plântulas da gramínea passaram de plântulas suprimidas e se tornaram supressoras, afetando negativamente o crescimento das plantas juvenis originadoras da RMC.

A intensidade da força de supressão de plântulas, via RMC, diminuiu de acordo com o avanço do grupo ecológico da sucessão da qual a espécie de planta juvenil originadora da RMC pertence, ocorrendo na seguinte ordem: *B. brizantha* > *H. popayanensis* > *C. estrellensis*. A força de supressão foi relacionada com as características intrínsecas das diferentes espécies de plantas pertencentes aos diferentes grupos ecológicos da sucessão, tal como as diferentes taxas fotossintéticas, as diferentes intensidades de colonizações das raízes por FMA, as diferentes responsabilidades micorrízicas e ao tipo de arbúsculo formado.

**ANEXOS**

## ANEXO A – Fotos dos experimentos

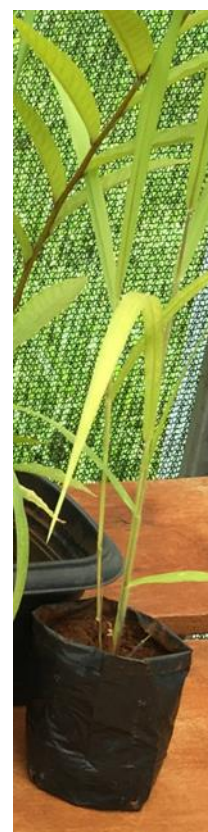
Plântula de *B. brizantha*, 45 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (foto à esquerda) e plântula de *B. brizantha*, 45 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com RMC (foto à direita).



Plântula de *B. brizantha*, 90 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (foto à esquerda) e plântula de *B. brizantha*, 90 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com RMC (foto à direita).



Plântula de *B. brizantha*, 135 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (foto à esquerda) e plântula de *B. brizantha*, 135 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com RMC (foto à direita).



Plântula de *B. brizantha*, 180 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (foto à esquerda) e plântula de *B. brizantha*, 180 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com RMC (foto à direita).



Plântula de *B. brizantha*, 225 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (foto à esquerda) e plântula de *B. brizantha*, 225 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com RMC (foto à direita).



Plântula de *H. popayanensis*, 45 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à direita) e plântula de *H. popayanensis*, 45 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com RMC (à esquerda).



Plântula de *H. popayanensis*, 90 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à direita) e plântula de *H. popayanensis*, 90 dias após sua emergência, crescida isoladas, sem contato com RMC (à esquerda).



Plântula de *H. popayanensis*, 135 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à direita) e plântula de *H. popayanensis*, 135 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com RMC (à esquerda).



Plântula de *H. popayanensis*, 180 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à direita) e plântula de *H. popayanensis*, 180 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com RMC (à esquerda).



Plântula de *H. popayanensis*, 225 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à direita) e plântula de *H. popayanensis*, 225 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com RMC (à esquerda).



Plântula de *C. estrellensis*, 45 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à direita) e plântula de *C. estrellensis*, 45 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com RMC (à esquerda).



Plântula de *C. estrellensis*, 90 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à direita) e plântula de *C. estrellensis*, 90 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com RMC (à esquerda).



Plântula de *C. estrellensis*, 135 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à direita) e plântula de *C. estrellensis*, 135 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com RMC (à esquerda).



Plântula de *C. estrellensis*, 180 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à direita) e plântula de *C. estrellensis*, 180 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com RMC (à esquerda).



Plântula de *C. estrellensis*, 225 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à direita) e plântula de *C. estrellensis*, 225 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com RMC (à esquerda).



Plântula de *H. popayanensis*, 90 dias após sua emergência, crescida 0 dias após a interrupção da RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *H. popayanensis*, 90 dias após sua emergência, crescida com a RMC originada de *B. brizantha* adultas (ao centro) e plântula de *H. popayanensis*, 90 dias após sua emergência, crescida 0 dias após a poda das *B. brizantha* adultas originadoras da RMC (à direita).



Plântula de *H. popayanensis*, 120 dias após sua emergência, crescida 30 dias após a interrupção da RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *H. popayanensis*, 120 dias após sua emergência, crescida com a RMC originada de *B. brizantha* adultas (ao centro) e plântula de *H. popayanensis*, 120 dias após sua emergência, crescida 30 dias após a poda das *B. brizantha* adultas originadoras da RMC (à direita).



Plântula de *H. popayanensis*, 150 dias após sua emergência, crescida 60 dias após a interrupção da RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *H. popayanensis*, 150 dias após sua emergência, crescida com a RMC originada de *B. brizantha* adultas (ao centro) e plântula de *H. popayanensis*, 150 dias após sua emergência, crescida 60 dias após a poda das *B. brizantha* adultas originadoras da RMC (à direita).



Plântula de *H. popayanensis*, 180 dias após sua emergência, crescida 90 dias após a interrupção da RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *H. popayanensis*, 180 dias após sua emergência, crescida com a RMC originada de *B. brizantha* adultas (ao centro) e plântula de *H. popayanensis*, 180 dias após sua emergência, crescida 90 dias após a poda das *B. brizantha* adultas originadoras da RMC (à direita).



Plântula de *H. popayanensis*, 210 dias após sua emergência, crescida 120 dias após a interrupção da RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *H. popayanensis*, 210 dias após sua emergência, crescida com a RMC originada de *B. brizantha* adultas (ao centro) e plântula de *H. popayanensis*, 210 dias após sua emergência, crescida 120 dias após a poda das *B. brizantha* adultas originadoras da RMC (à direita).



Plântula de *H. popayanensis*, 240 dias após sua emergência, crescida 150 dias após a interrupção da RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda) e plântula de *H. popayanensis*, 240 dias após sua emergência, crescida 150 dias após a poda das *B. brizantha* adultas originadoras da RMC (à direita).



Plântula de *H. popayanensis*, 270 dias após sua emergência, crescida 180 dias após a interrupção da RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda) e plântula de *H. popayanensis*, 270 dias após sua emergência, crescida 180 dias após a poda das *B. brizantha* adultas originadoras da RMC (à direita). Nesse dia foi realizada uma segunda poda nas *B. brizantha* adultas originadoras da RMC.



Plântula de *H. popayanensis*, 300 dias após sua emergência, crescida 210 dias após a interrupção da RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda) e plântula de *H. popayanensis*, 300 dias após sua emergência, crescida 30 dias após a segunda poda das *B. brizantha* adultas originadoras da RMC (à direita).



Plântula de *H. popayanensis*, 330 dias após sua emergência, crescida 240 dias após a interrupção da RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda) e plântula de *H. popayanensis*, 330 dias após sua emergência, crescida 60 dias após a segunda poda das *B. brizantha* adultas originadoras da RMC (à direita).



Plântula de *H. popayanensis*, 360 dias após sua emergência, crescida 270 dias após a interrupção da RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda) e plântula de *H. popayanensis*, 360 dias após sua emergência, crescida 90 dias após a segunda poda das *B. brizantha* adultas originadoras da RMC (à direita).



Plântula de *C. estrellensis*, 90 dias após sua emergência, crescida 0 dias após a interrupção da RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *C. estrellensis*, 90 dias após sua emergência, crescida com a RMC originada de *B. brizantha* adultas (ao centro) e plântula de *C. estrellensis*, 90 dias após sua emergência, crescida 0 dias após a poda das *B. brizantha* adultas originadoras da RMC (à direita).



Plântula de *C. estrellensis*, 120 dias após sua emergência, crescida 30 dias após a interrupção da RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *C. estrellensis*, 120 dias após sua emergência, crescida com a RMC originada de *B. brizantha* adultas (ao centro) e plântula de *C. estrellensis*, 120 dias após sua emergência, crescida 30 dias após a poda das *B. brizantha* adultas originadoras da RMC (à direita).



Plântula de *C. estrellensis*, 150 dias após sua emergência, crescida 60 dias após a interrupção da RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *C. estrellensis*, 150 dias após sua emergência, crescida com a RMC originada de *B. brizantha* adultas (ao centro) e plântula de *C. estrellensis*, 150 dias após sua emergência, crescida 60 dias após a poda das *B. brizantha* adultas originadoras da RMC (à direita).



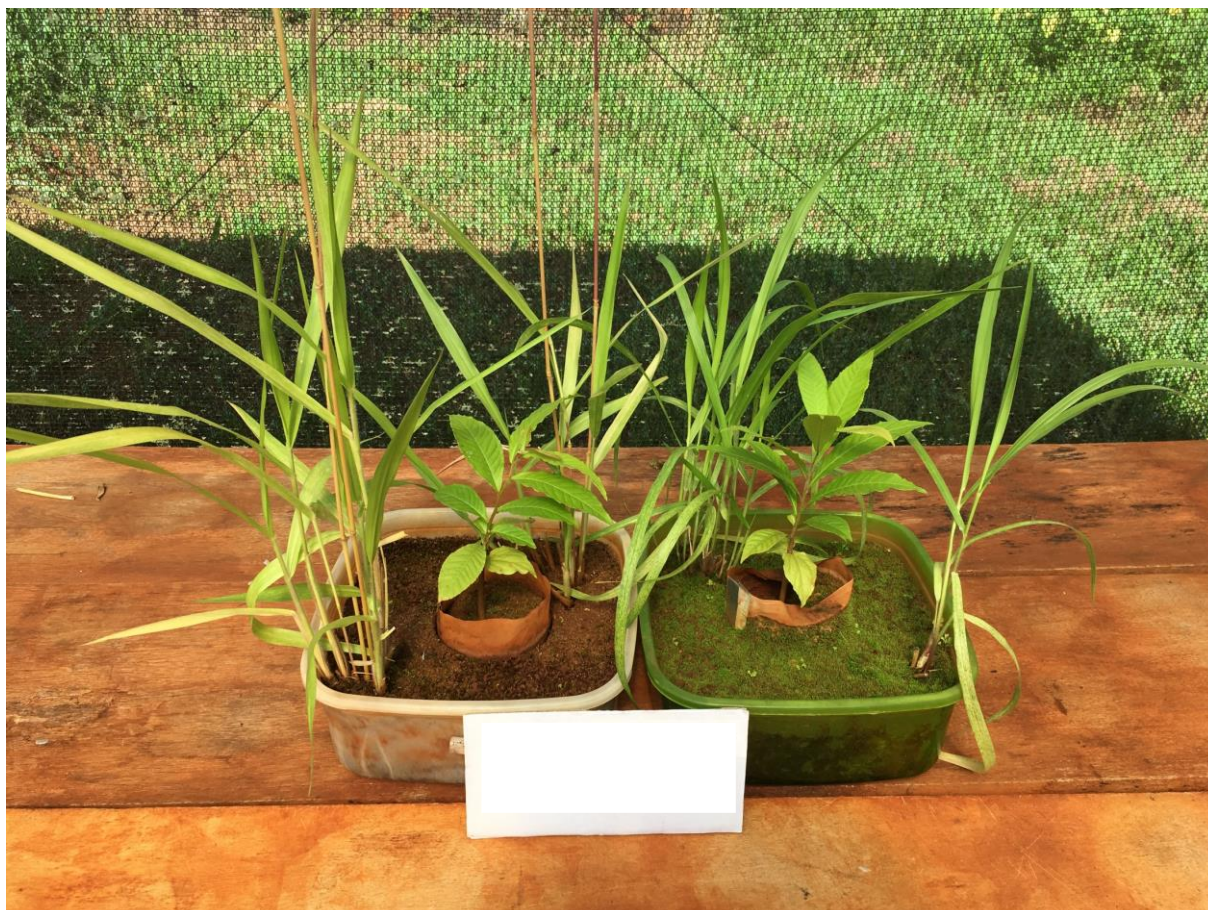
Plântula de *C. estrellensis*, 180 dias após sua emergência, crescida 90 dias após a interrupção da RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *C. estrellensis*, 180 dias após sua emergência, crescida com a RMC originada de *B. brizantha* adultas (ao centro) e plântula de *C. estrellensis*, 180 dias após sua emergência, crescida 90 dias após a poda das *B. brizantha* adultas originadoras da RMC (à direita).



Plântula de *C. estrellensis*, 210 dias após sua emergência, crescida 120 dias após a interrupção da RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *C. estrellensis*, 210 dias após sua emergência, crescida com a RMC originada de *B. brizantha* adultas (ao centro) e plântula de *C. estrellensis*, 210 dias após sua emergência, crescida 120 dias após a poda das *B. brizantha* adultas originadoras da RMC (à direita).



Plântula de *C. estrellensis*, 240 dias após sua emergência, crescida 150 dias após a interrupção da RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda) e plântula de *C. estrellensis*, 240 dias após sua emergência, crescida 150 dias após a poda das *B. brizantha* adultas originadoras da RMC (à direita).



Plântula de *C. estrellensis*, 270 dias após sua emergência, crescida 180 dias após a interrupção da RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda) e plântula de *C. estrellensis*, 270 dias após sua emergência, crescida 180 dias após a poda das *B. brizantha* adultas originadoras da RMC (à direita). Nesse dia foi realizada uma segunda poda nas *B. brizantha* adultas originadoras da RMC.



Plântula de *C. estrellensis*, 300 dias após sua emergência, crescida 210 dias após a interrupção da RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda) e plântula de *C. estrellensis*, 300 dias após sua emergência, crescida 30 dias após a segunda poda das *B. brizantha* adultas originadoras da RMC (à direita).



Plântula de *C. estrellensis*, 330 dias após sua emergência, crescida 240 dias após a interrupção da RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda) e plântula de *C. estrellensis*, 330 dias após sua emergência, crescida 60 dias após a segunda poda das *B. brizantha* adultas originadoras da RMC (à direita).



Plântula de *C. estrellensis*, 360 dias após sua emergência, crescida 270 dias após a interrupção da RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda) e plântula de *C. estrellensis*, 360 dias após sua emergência, crescida 90 dias após a segunda poda das *B. brizantha* adultas originadoras da RMC (à direita).



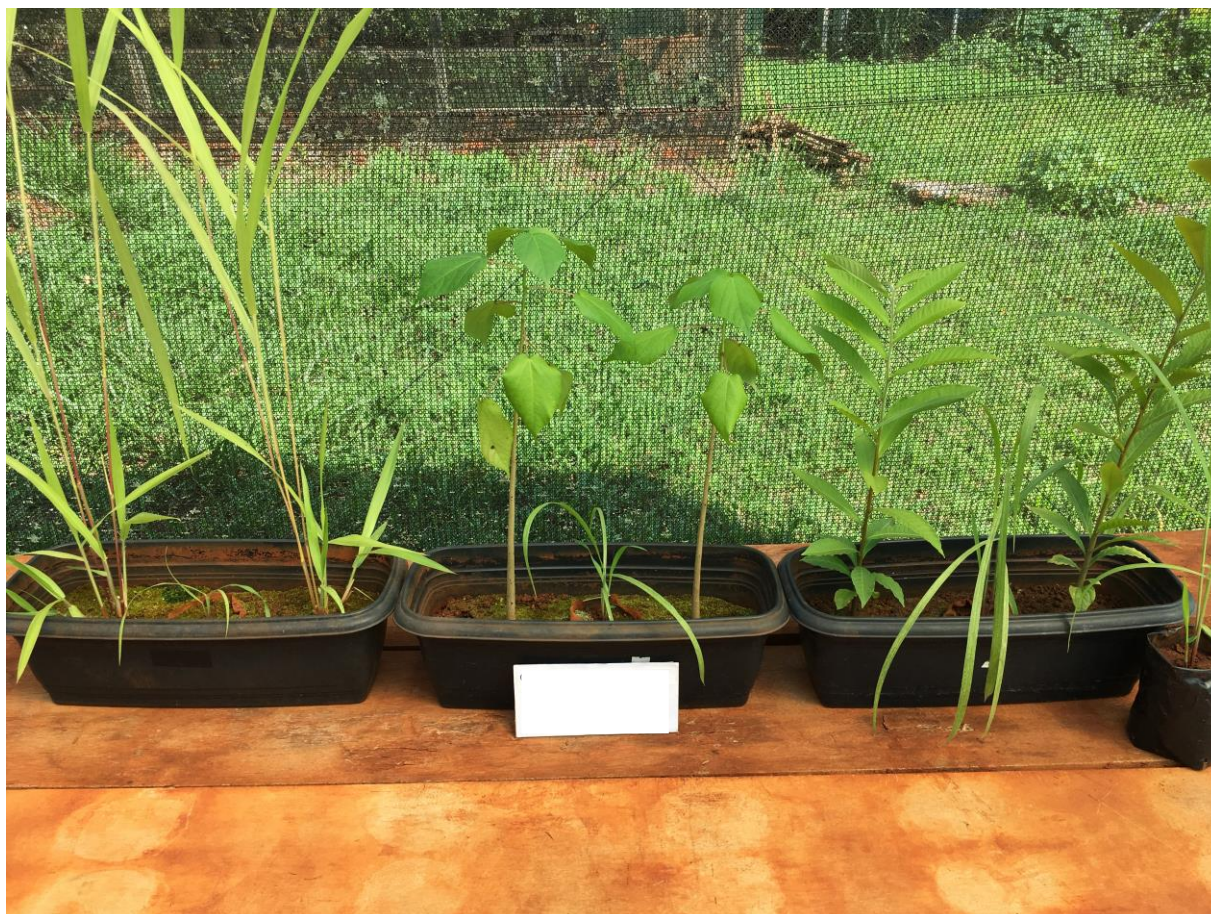
Plântula de *B. brizantha*, 20 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *B. brizantha*, 20 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *H. popayanensis* juvenis (ao centro), plântula de *B. brizantha*, 20 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *C. estrellensis* juvenis (à direita) e plântula de *B. brizantha*, 20 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com a RMC (em sacos de cultivo).



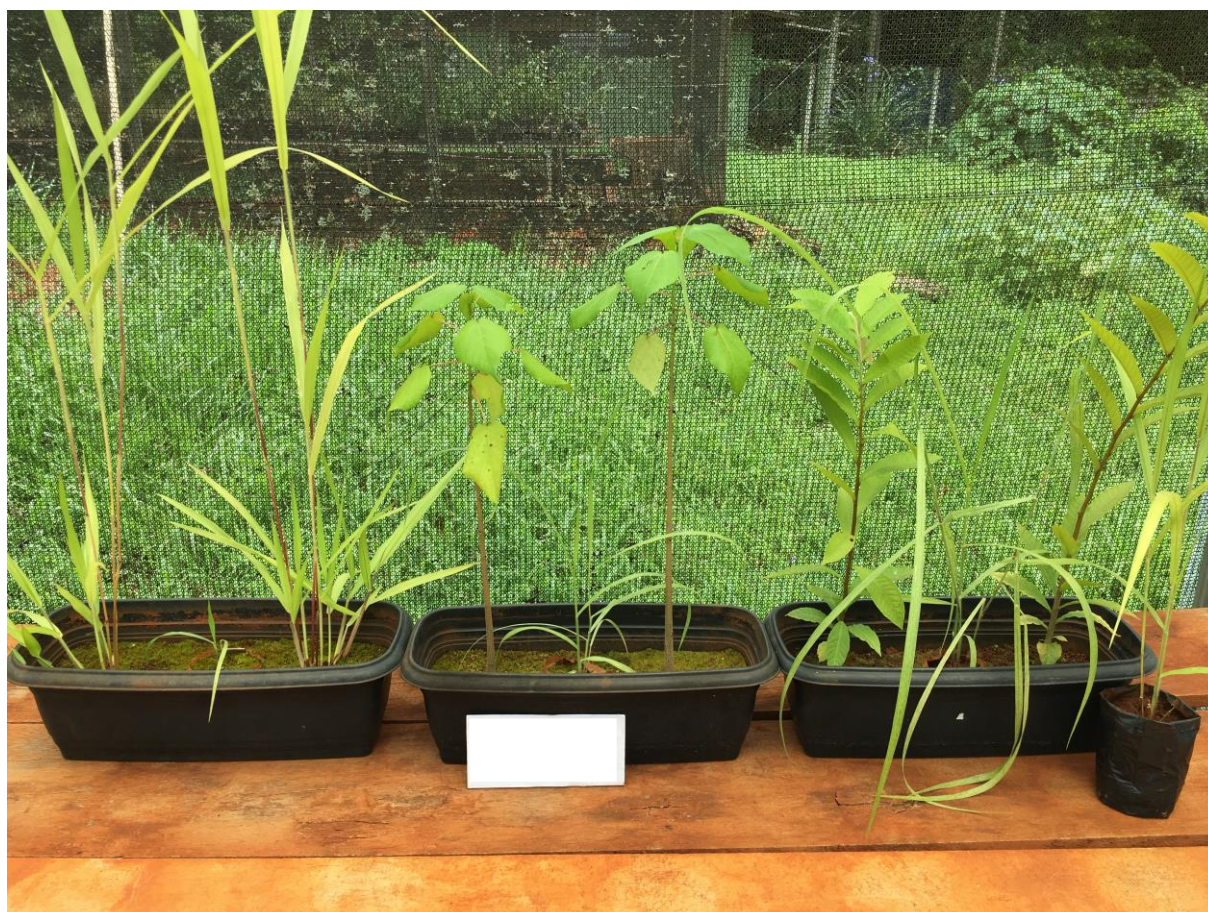
Plântula de *B. brizantha*, 45 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *B. brizantha*, 45 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *H. popayanensis* juvenis (ao centro), plântula de *B. brizantha*, 45 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *C. estrellensis* juvenis (à direita) e plântula de *B. brizantha*, 45 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com a RMC (em sacos de cultivo).



Plântula de *B. brizantha*, 90 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *B. brizantha*, 90 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *H. popayanensis* juvenis (ao centro), plântula de *B. brizantha*, 90 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *C. estrellensis* juvenis (à direita) e plântula de *B. brizantha*, 90 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com a RMC (em sacos de cultivo).



Plântula de *B. brizantha*, 135 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *B. brizantha*, 135 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *H. popayanensis* juvenis (ao centro), plântula de *B. brizantha*, 135 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *C. estrellensis* juvenis (à direita) e plântula de *B. brizantha*, 135 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com a RMC (em sacos de cultivo).



Plântula de *B. brizantha*, 180 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *B. brizantha*, 180 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *H. popayanensis* juvenis (ao centro), plântula de *B. brizantha*, 180 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *C. estrellensis* juvenis (à direita) e plântula de *B. brizantha*, 180 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com a RMC (em sacos de cultivo).



Plântula de *B. brizantha*, 225 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *B. brizantha*, 225 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *H. popayanensis* juvenis (ao centro) e plântula de *B. brizantha*, 225 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *C. estrellensis* juvenis (à direita).



Plântula de *H. popayanensis*, 20 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *H. popayanensis*, 20 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *H. popayanensis* juvenis (ao centro), plântula de *H. popayanensis*, 20 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *C. estrellensis* juvenis (à direita) e plântula de *H. popayanensis*, 20 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com a RMC (em sacos de cultivo).



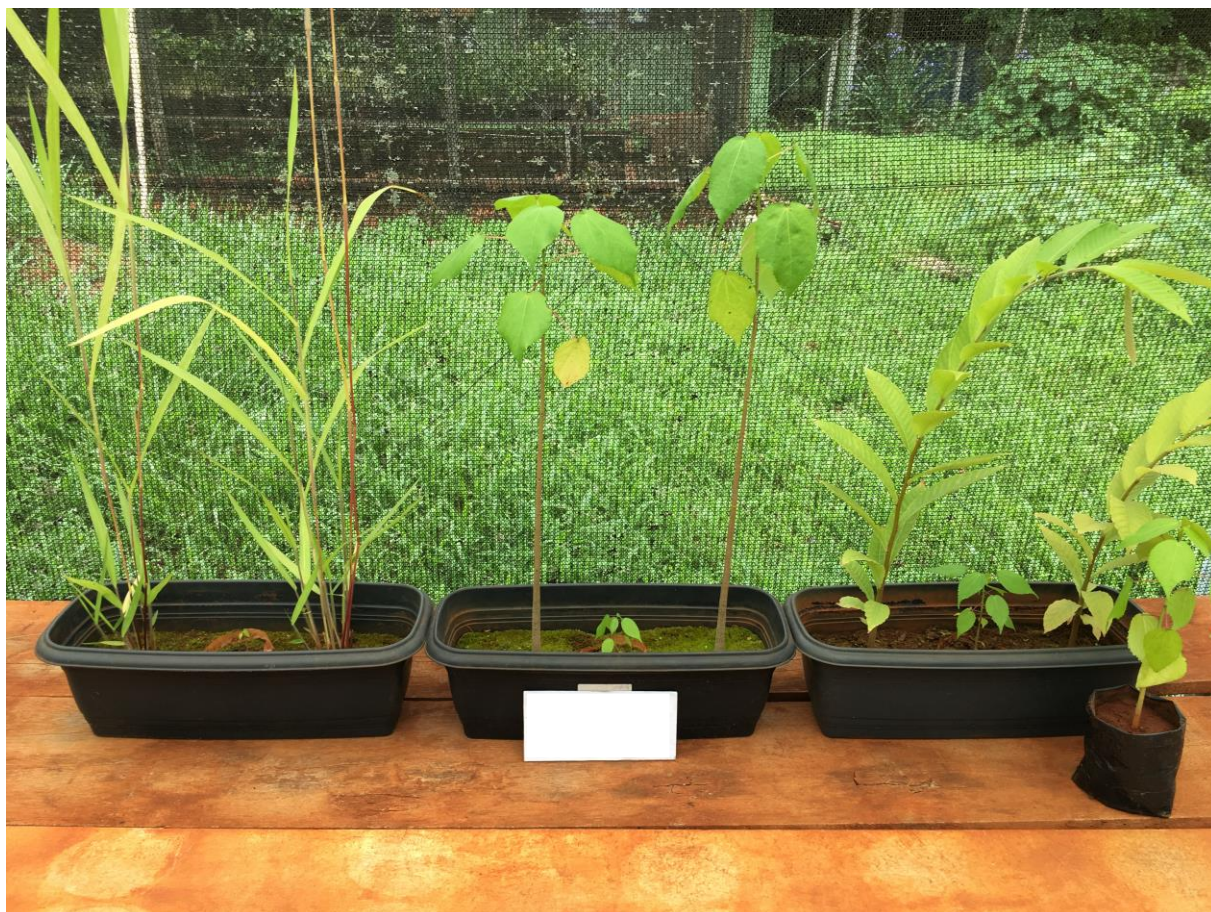
Plântula de *H. popayanensis*, 45 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *H. popayanensis*, 45 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *H. popayanensis* juvenis (ao centro), plântula de *H. popayanensis*, 45 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *C. estrellensis* juvenis (à direita) e plântula de *H. popayanensis*, 45 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com a RMC (em sacos de cultivo).



Plântula de *H. popayanensis*, 90 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *H. popayanensis*, 90 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *H. popayanensis* juvenis (ao centro), plântula de *H. popayanensis*, 90 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *C. estrellensis* juvenis (à direita) e plântula de *H. popayanensis*, 90 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com a RMC (em sacos de cultivo).



Plântula de *H. popayanensis*, 135 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *H. popayanensis*, 135 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *H. popayanensis* juvenis (ao centro), plântula de *H. popayanensis*, 135 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *C. estrellensis* juvenis (à direita) e plântula de *H. popayanensis*, 135 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com a RMC (em sacos de cultivo).



Plântula de *H. popayanensis*, 180 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *H. popayanensis*, 180 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *H. popayanensis* juvenis (ao centro), plântula de *H. popayanensis*, 180 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *C. estrellensis* juvenis (à direita) e plântula de *H. popayanensis*, 180 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com a RMC (em sacos de cultivo).



Plântula de *H. popayanensis*, 225 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *H. popayanensis*, 225 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *H. popayanensis* juvenis (ao centro) e plântula de *H. popayanensis*, 225 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *C. estrellensis* juvenis (à direita).



Plântula de *C. estrellensis*, 20 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *C. estrellensis*, 20 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *H. popayanensis* juvenis (ao centro), plântula de *C. estrellensis*, 20 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *C. estrellensis* juvenis (à direita) e plântula de *C. estrellensis*, 20 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com a RMC (em sacos de cultivo).



Plântula de *C. estrellensis*, 45 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *C. estrellensis*, 45 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *H. popayanensis* juvenis (ao centro), plântula de *C. estrellensis*, 45 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *C. estrellensis* juvenis (à direita) e plântula de *C. estrellensis*, 45 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com a RMC (em sacos de cultivo).



Plântula de *C. estrellensis*, 90 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *C. estrellensis*, 90 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *H. popayanensis* juvenis (ao centro), plântula de *C. estrellensis*, 90 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *C. estrellensis* juvenis (à direita) e plântula de *C. estrellensis*, 90 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com a RMC (em sacos de cultivo).



Plântula de *C. estrellensis*, 135 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *C. estrellensis*, 135 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *H. popayanensis* juvenis (ao centro), plântula de *C. estrellensis*, 135 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *C. estrellensis* juvenis (à direita) e plântula de *C. estrellensis*, 135 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com a RMC (em sacos de cultivo).



Plântula de *C. estrellensis*, 180 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *C. estrellensis*, 180 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *H. popayanensis* juvenis (ao centro), plântula de *C. estrellensis*, 180 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *C. estrellensis* juvenis (à direita) e plântula de *C. estrellensis*, 180 dias após sua emergência, crescida isolada, sem contato com a RMC (em sacos de cultivo).



Plântula de *C. estrellensis*, 225 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *B. brizantha* adultas (à esquerda), plântula de *C. estrellensis*, 225 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *H. popayanensis* juvenis (ao centro) e plântula de *C. estrellensis*, 225 dias após sua emergência, crescida na RMC originada de *C. estrellensis* juvenis (à direita).



Folhas retorcidas da plântula de *H. popayanensis*, sinal indicativo de que a plântula estava sendo suprimida.



Nectários de plântulas de *H. popayanensis*. Coloração normal (foto à esquerda) e coloração escura anormal (foto à direita), sinal indicativo de que a plântula estava sendo suprimida.



ANEXO B – Normas da revista *New Phytologist***Aims and scope**

*New Phytologist* publishes excellent, novel, rigorous and timely research and scholarship in plant science and its applications.

Falling within four sections – **Physiology & Development, Environment, Interaction** and **Evolution** – articles cover topics that range from intracellular processes through to global environmental change. Cross-disciplinary approaches are particularly encouraged but for guidance, the journal is organized as below. We recognize that techniques from molecular and cell biology, and functional genomics through to modelling and system-based approaches will be applied across the whole spectrum of plant science:

- **Physiology & Development:** intra/inter-cellular signalling, long-distance signalling, physiology, development, eco-devo, phenotypic plasticity, transport, biochemistry.
- **Environment:** global change and Earth system functioning, environmental stress, ecophysiology, plant–soil interactions, heavy metals.
- **Interaction:** plant–biotic interactions (including viruses, prokaryotes, oomycetes, fungi/mycorrhizas, viruses, nematodes and insects), symbionts, endophytes, pathogens, plant microbiome, fungal genomics, multitrophic systems, plant–microbe–soil interactions.
- **Evolution:** molecular evolution, population or quantitative genetics, mating systems, phylogenetics, speciation, plant–enemy coevolution, evo-devo.

Submissions will be assessed across the following broad criteria:

Robustness of experimental design and statistical analyses, including adequate replication.

Completeness of description of samples, libraries, and analyses.

Findings that significantly extend our knowledge of plant sciences, e.g. a biological, developmental or evolutionary process.

Overall methods and scale of experiments should be on a par with or extend published experiments for similar species or biological processes.

**The following policies on scope apply:**

- **Fungal papers:** *New Phytologist* accepts papers that deal with the interactions between fungi and living plants (essentially mycorrhizal fungi, plant pathogens, endophytes, rhizosphere/phylosphere organisms and lichens) or with the biology/molecular biology/genetics/evolution of those fungi relevant to their interactions with plants. Papers on general mycological topics (e.g. databasing, bioinformatics, fungal evolution), which are of particular relevance to those working with plant-associated fungi, are also accepted.
- **Fungal and microbial decomposition:** we will consider work that focuses on microbial and fungal decomposition of plant materials, where the work is considered in the context of the plant ecosystem and/or explicitly linked to a core aspect of plant biology.
- **Plant-relevant soil processes:** *New Phytologist* considers studies in soil microbiology and biogeochemical cycling, where these are explicitly linked to an aspect of plant performance or plant community processes.
- **Use of transgenic organisms:** *New Phytologist* expects transgenic studies to generate at least 10 independent lines for preliminary characterisation. From these lines, data from two or more independent lines that show a common and stable phenotype should be analysed and presented.

## Preparing your submission and initial submission format

### Presubmissions

If you are unsure whether your paper falls within the scope of *New Phytologist* you may submit a **presubmission enquiry**. Send the abstract of your paper, together with a covering letter that includes answers to the three questions below, to the Managing Editor ([np-managing@lancaster.ac.uk](mailto:np-managing@lancaster.ac.uk)).

1. What hypotheses or questions does this work address?
2. How does this work advance our current understanding of plant science?
3. Why is this work important and timely?

Please note that we cannot guarantee your manuscript will be accepted for publication or sent for external peer review following a presubmission enquiry, as this will depend on the assessment of the full article. Upon submission, please indicate in your cover letter if you have made a presubmission enquiry.

### Preprints

*New Phytologist* will consider articles that have been submitted in part or in full to a preprint server, such as bioRxiv. Please contact Central Office if you have any queries regarding this ([np-managinged@lancaster.ac.uk](mailto:np-managinged@lancaster.ac.uk)).

### Initial submission format

To facilitate speedy peer review, upon initial submission we are happy to consider work that has been prepared according to the following formatting requirements.

- Text should be 1.5-line spaced
- A consistent font should be used throughout
- Lines and pages should be numbered (to aid review, use continuous numbering for lines)
- American and British English are acceptable if used consistently
- Research papers should be arranged under the headings Summary, Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Data availability, Acknowledgements, Conflict of interest, Author contributions and References, Supporting Information (brief legends)
- In the case of Modelling/Theory papers, include a heading of Description in place of Materials and Methods, which should include a description of the model or theoretical framework
- References in the text should follow the Harvard reference system, i.e. Author (date)
- Figures and Tables may be embedded in the appropriate point within the text where referenced to facilitate review
- The following elements must be included in each manuscript:
  - Title
  - Author list, including full names, institutional affiliations
  - Author for correspondence details, including email address
  - ORCIDs
  - Summary
  - 5–8 key words
- We welcome submissions that include Supporting information (SI), embedded rich media, and translated summaries. Full instructions on how to prepare these elements can be found below.

Authors invited to submit a revised version of their work **must** submit a version formatted to conform with the full style guidelines, outlined [below](#).

### English-language editing service

Authors for whom English is a second language may choose to have their manuscript professionally edited before submission to improve the English (see [Wiley Editing Services](#), for example). All services are paid for and arranged by the author, and use of a language-editing service does not guarantee acceptance or preference for publication.

### Cover letters

Authors should include answers to the following questions (max. 50 words per question) in a covering letter as part of their submission, to help the Editors decide whether to send the manuscript for peer review:

1. What hypotheses or questions does this work address?
2. How does this work advance our current understanding of plant science?
3. Why is this work important and timely?

### Article types

*New Phytologist* publishes several types of articles. Where appropriate, these may include supporting information which will be published in addition to the full text article.

- **Full papers** report complete studies that provide new and valuable insights into plant science; they should not exceed 6,500 words (see Style guidelines) and those that do will be returned without review.
- **Priority reports** are articles that present highly novel, time-sensitive research. These should be no longer than 4,500 words, and include up to six display items. Priority reports will undergo a fast-track peer review and publication, therefore authors must provide a statement within their cover letter to support priority publication.

- **Modelling/Theory** and **Methods** papers should still typically focus, as with any other submission, on timely research that addresses fundamental questions in plant science. However, the novel or improved methodology/analytical approach will form an important component, and description and proper evaluation will be a significant proportion of the paper. Papers which only evaluate a new method/analytical approach or critically examine existing practice, will also be considered, where the conclusion is of wide interest to plant scientists.
- **Research reviews** should be in the range of 3,500–4,000 words, with up to 60 references and six figures/tables. Following a short introduction, putting the area into context, and providing a ‘way in’ for the non-specialist, these will concentrate on the most recent developments in the field.

*New Phytologist* also considers pieces for our **Forum** section. All Forum pieces are subject to peer review, and are freely available to all readers upon publication. **Forum** pieces should focus on timely, research, comment and debate. The following article types are considered:

- **Correspondence.** We encourage the exchange of ideas and open debate, and welcome such contributions to the **Forum**. Up to 1,500 words is usual, with 1–2 figures/tables as appropriate. Please submit a presubmission enquiry, as above, if you wish to submit a correspondence piece.
- **Letters** are our most free-ranging type of article, and we welcome short pieces that report novel research findings. Letters should be in the region of 1,500–2,000 words, with 1–2 figures/tables, but there are no specific restrictions. Materials and Methods should be provided as a separate section, and do not contribute to the word limits.
- **Viewpoints** provide a bridge between a research article and a review. They should be forward-looking and offer a novel view on a field of study. **Viewpoints** that put forward a new research agenda are particularly encouraged. **Viewpoints** should usually be in the region of 1,500 words in length with a 200-word summary. We strongly encourage potential **Viewpoint** authors to submit a presubmission enquiry. In exceptional circumstances, **Viewpoint** submissions up to 6,500 words in length with up to six figures and 40 references will be considered.

- **Community resources** are designed to provide a detailed methodological overview of a topic, or to report a project or dataset that will be of significant use and interest to the plant science community. We will also consider work under this category that acts as a significant reference work. As with all submissions to *New Phytologist*, a Community resource article should be characterised by novelty and will be likely to have a significant impact on research in plant sciences.  
See <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/nph.17727> for more details.

We also commission content, such as Commentaries, Meeting reports, Community resources, Tansley reviews and Tansley insights. Enquiries or suggestions about these or other types of article are always welcome. Please contact [np-managed@lancaster.ac.uk](mailto:np-managed@lancaster.ac.uk).

## Editorial policies and ethical considerations

### Peer review

All manuscripts are allocated to a relevant member of the Editorial board, who decides whether the paper should go forward to peer review. Those that do not will be returned at this stage; we make every effort to do this as quickly as possible (usually within 6 days) so that the authors can take their work forward without delay. Papers sent out for review will, typically, be assessed by two or three independent reviewers.

### Author nominated/excluded reviewers

Authors may nominate potential reviewers, but we do not guarantee that these individuals will be invited to review. These should not generally have been co-authors or collaborators within the past three years, nor should they have any other conflict of interest. If authors wish to request the exclusion of certain reviewers, specific justification **must** be provided in the covering letter for the Editor's consideration.

### Decisions

Editors make a final decision, based on the reviewers' advice, balanced with the editorial policy of the journal. The decision categories are: **accept subject to revision**; **major revision** (where it is likely that substantial revisions will bring the paper up to *New Phytologist* standards); **reject with resubmission encouraged** (where further work is likely to bring the paper up to *New Phytologist* standards); or **reject** (where the work typically has technical problems and/or fails to meet our standards regarding novelty, insight and significance).

Revised manuscripts must be received by the date stated by the Editor in the decision letter; if received after this date, the manuscript will be treated as a new submission. Revised manuscripts may be sent for further review, at the Editor's

discretion. All **resubmitted manuscripts** will be treated as new submissions and **undergo the full review** process. *New Phytologist* is **committed to rapid publishing**. To this end, we strive to return the Editor's decision and reviewer comments within 28 days of submission, on average, and to publish papers within two months of the acceptance date.

Please note our **policy restricting the length of articles**: regular research papers that exceed 6,500 words (including Introduction, Materials and Methods, Results and Discussion) will be returned to authors without review.

### **Publication ethics**

Authors are required to ensure that articles submitted to *New Phytologist* meet the ethical standards required of scholarly research. These ethical standards include, but are not limited to, the rights of any author to be associated with his or her own work; submitted papers should be the work of the submitting author(s) and authors should ensure that the work of others is properly cited and full credit is given where appropriate. Submitted articles should not be under review or previously published elsewhere. Submitting authors will be asked to confirm that all individuals entitled to authorship have been named, and have approved the final version of the submitted manuscript during the submission process; email addresses should be provided for all authors, and all listed authors will be sent confirmation of the submission. Any allegations of unethical or fraudulent publishing practices will be fully investigated by the journal.

*New Phytologist* is a member of **CrossCheck**, and reserves the right to screen all submitted articles against the **CrossCheck** database, used to identify overlaps between submissions and previously published works.

*New Phytologist* is a member of COPE (Committee on Publication Ethics, <https://publicationethics.org>). Wiley's guidelines on Publication Ethics Guidelines can be found here: <https://authorservices.wiley.com/ethics-guidelines/index.html>.

### **Authorship**

Each article should include an **Author contributions** section detailing the contribution of each author to the submitted manuscript including their input into the following aspects of the work: design of the research; performance of the research; data analysis, collection, or interpretation; and writing the manuscript. Please include this section after the Acknowledgements section.

Individuals listed as authors should meet the following criteria:

- Substantial contributions to the conception or design of the work; or the acquisition, analysis, or interpretation of data for the work;
- Drafting of the work or revising it critically for important intellectual content;
- Final approval of the version to be published;

- Agreement to be accountable for all aspects of the work in ensuring that questions related to the accuracy or integrity of any part of the work are appropriately investigated and resolved.

Individuals who contribute to the work, but who do not meet the above criteria, should be listed in the Acknowledgements section. Please note that authors should seek permission from the individual they wish to acknowledge in advance of listing them.

We are happy to consider joint first or senior authorship.

Please note that any requests to change the author list after submission need to be submitted to Central Office in writing and the agreement of all co-authors will be sought.

### **Submissions by an Editor**

Any submissions by a member of the Editorial Board will be assessed by another editor in collaboration with the Editor-in-Chief, subject to neither parties holding a conflict of interest. The handling Editor will select referees and make the final decision on the paper in consultation with the Editor-in-Chief. Submissions by the Editor-in-Chief will be assessed by a member of the Editorial board in collaboration with the Chair of the Trustees of the New Phytologist Foundation. *New Phytologist* Central Office staff will retain oversight of all manuscripts and in all cases, no Editor will have access to confidential review material relating to their own submissions.

### **Data and materials policies**

#### **Data availability statement**

Authors are required to provide a Data availability statement describing the availability of data. Example text you may consider using for your specific dataset can be found at the following link: <https://authorservices.wiley.com/author-resources/Journal-Authors/open-access/data-sharing-citation/data-sharing-policy.html>

*New Phytologist* requires authors to ensure that data and materials integral to the paper are available to readers in a form that allows for verification and replication of the results in the paper. Where feasible, data should be included as part of the article or as supporting information. If this is not possible, we expect authors to make use of public data repositories and include the appropriate links and identifiers within the article. It is the strict requirement of the journal that authors will agree to make their data and materials available, and corresponding authors will be reminded of this at acceptance stage. Please note that this policy also applies to any custom software described in the paper.

### **New sequence data**

New sequence data **must** be deposited in the EMBL/GenBank/DDBJ/National Genomics Data Center Nucleotide Sequence Databases, and the appropriate accession numbers included in the article. Authors will be asked to provide this information at submission and reminded once again about this requirement at acceptance stage. Authors including microarray data should comply with MIAME recommendations (for guidance see <http://fged.org/projects/miame>).

### General submission policies

- Submissions focusing on biotechnology, plant breeding, rice QTL work or other work in a specific crop plant will be considered, but as with all studies they must provide a significant breakthrough.
- All studies must have sufficient independent replication.
- For genomic studies, two replicates are acceptable, but cDNA platforms require more than this.
  - Studies using transgenic organisms that employ a single transgenic primary event will not be considered (i.e. multiple independent lines are required). This is particularly the case in primary transformation events and applies in T-DNA, transposon insertion or chemically induced mutants and transgenics including RNAi lines and overexpressors. Single lines may be acceptable where the line has been selected from previously published studies which did include well-characterised multiple independent lines and the line is clearly representative of the gene's average effect. Other cases where a single line may be acceptable are:
    - where the line is shown to have an expression pattern that clearly resembles that of the native gene (or native promoter) intended, and if there are controls for *in vitro* (somaclonal) or gene insertion based mutagenesis (assuming other molecular or morphological phenotypes that could be affected are under study).
    - where a well-characterised reporter line (GUS or LUC) is used to screen for de-regulated mutants which are subsequently analysed.
    - in certain systems approaches concerning gene families – as long as conclusions are limited to that gene family and not to specific functions of individual genes.
- Routine microarray or other transcriptomic studies are not suitable. However, papers that make inferences on mechanisms and/or gene function in non-

model species or organisms which cannot be genetically manipulated easily will be considered. Microarray or transcriptome data should be supported by other detailed functional analysis, for example detailed biochemical or physiological studies that are directly relevant to the gene in question.

- Short studies that lack depth or rigour of presentation and analyses, for example, simple characterisation of gene expression in a limited sample of treatments, or papers based on over-expression without showing loss of function are not appropriate.
- Use of short-term growth chamber experiments for larger-scale questions are not generally acceptable.
- Studies in Evolution that are narrowly focused, in particular taxon-specific studies, are not appropriate. Submissions should be conceptual in nature and question-driven, rather than taxon-driven.

### **Legal requirements, disclosure and conflicts of interest**

Submissions must not have been published in, or accepted for publication by, any other journal.

*New Phytologist* requires that all Editors, authors, and peer reviewers disclose any potential sources of conflict of interest. Any interest or relationship, financial or otherwise that might be perceived as influencing objectivity is considered a potential source of conflict of interest. These must be disclosed when directly relevant or indirectly related to the work that the authors describe in their manuscript. The existence of a conflict of interest does not preclude publication in this journal. It is the responsibility of the corresponding author to review this policy with all authors and to collectively list ALL pertinent commercial and other relationships, including the provision of material or services.

### **Licensing, funder compliance and Open Access**

#### **Licensing**

The policy of the New Phytologist Foundation is to acquire an exclusive licence for all contributions (an Exclusive Licence Form (ELF) will need to be signed after any article is accepted for publication. However, the Foundation will not put any limitation on the personal freedom of the author(s) to use material contained in the article in other works. We recognize the need for activities such as posting preprints or the actual published text on personal or departmental web pages, copying in full or after adaptation for teaching purposes, and reproduction in full or after adaptation in any

volume of which they are Editor or author. Permission will automatically be given for these subject to normal acknowledgement.

Where copyright is held by the contributor's employer, the Foundation requires non-exclusive permission to deal with requests from third parties.

If your contribution includes material not in your copyright and not covered by fair use/fair dealing, permission must be obtained from the relevant copyright owner (usually the publisher or via the publisher) for the non-exclusive right to reproduce the material worldwide in all forms and media, including electronic publication. A copy of the permission granted should be supplied to Central Office before publication.

### **Funder compliance**

Certain funders require deposit of the Accepted Version in a repository after an embargo period. Details of funding arrangements are set out at the following website: <http://www.wiley.com/go/funderstatement>.

Please contact the Managing Editor ([np-managinged@lancaster.ac.uk](mailto:np-managinged@lancaster.ac.uk)) if you have additional funding requirements.

The New Phytologist Foundation also facilitates this via the policies outlined below:

#### **Upon submission:**

- Authors are free to post the submitted version (the version that has not been peer-reviewed) on any website, provided that you give appropriate acknowledgement to the Journal, the New Phytologist Foundation and Wiley, and full bibliographic reference for the Article when it is published

#### **After acceptance:**

- You may post the final version of the article (the version accepted following peer review) on your own personal website or on your employer's or funder website/repository.
- You may share print or electronic copies of the Article with colleagues.
- Contributors may use all or part of the Article and abstract, without revision or modification, in personal compilations or other publications of their own work.
- You may use the Article within your employer's institution or company for educational or research purposes, including use in course packs/

#### **12 months after issue publication:**

- You may post the final published version to free public servers in your subject area. Electronic versions of the published article must include a link to the

article published at Wiley Online Library together with the following text: 'The definitive version is available at [www.newphytologist.com](http://www.newphytologist.com)'.

### **Post-publication**

As soon as any *New Phytologist* paper is complete and final, it is published via Wiley Online Library. A unique DOI number (see [www.doi.org/faq.html](http://www.doi.org/faq.html) for information) allows the article to be cited at this point, although once the article is included in an issue, volume and page numbers can be used as usual. Please note that articles published in this way are complete and final, therefore no changes can be made after online publication.

### **Open Access**

Open Access publication is available to authors who wish to make their article freely available on publication. With Open Access the author, the author's funding agency, or the author's institution pays a fee (US\$3,000) to ensure that the article is made available to non-subscribers upon publication via Wiley Online Library, as well as deposited in the funding agency's preferred archive. For the full list of terms and conditions, see <https://authorservices.wiley.com/author-resources/Journal-Authors/open-access/hybrid-open-access.html>.

Authors who wish to make their paper Open Access will be required to complete the payment form available via Wiley's Author Services.

For more information on specific funder policies please visit: <http://www.wiley.com/go/funderstatement> or contact the Managing Editor ([np-managinged@lancaster.ac.uk](mailto:np-managinged@lancaster.ac.uk)).

There is no requirement to inform Central Office that you intend to publish your paper Open Access until after acceptance. All Open Access articles are treated in the same way as any other article. They go through the journal's standard peer-review process and will be accepted or rejected based on their own merit.

### **Detailed submission procedure and style notes**

- Go to the *New Phytologist* ScholarOne Manuscripts site (<http://mc.manuscriptcentral.com/newphytologist/>) to make a submission. Please note that submission must be done from the *New*

*Phytologist* ScholarOne Manuscripts account belonging to the Corresponding Author.

- To facilitate review of initial submissions we encourage authors to upload a single PDF, with Tables, Figures and their legends embedded in the text where referenced. This can be submitted under the 'combined manuscript file' designation.
- Enter the Author Centre and click 'submit a new manuscript'. Progress through the screens, inputting your manuscript information. There are instructions to guide you all the way through, and you can break off at any point in the process and come back to it later. Everything is saved automatically whenever you click on 'next'.
- When you are asked to upload the manuscript files, please upload:
  - **A single PDF**, with Tables, Figures and their legends embedded in the text where referenced. Alternatively you may upload a **Main document** (text, tables and figure legends) in Microsoft Word or Rich Text Format, with **Figures** (separate figure files), preferably in EPS or TIFF formats.
  - **Supporting Information** to be published in addition to the full text article (see the Supporting Information section for further information).
- It is possible to upload other file types such as LaTeX files and QuickTime movies, but ScholarOne Manuscripts will not convert these. Journal staff and reviewers will only be able to view these files if they have the relevant software. For more information on file types see the '**Author File Upload Tips**' provided by ScholarOne (<http://mchelp.manuscriptcentral.com/gethelpnow/guides.htm>).
- All main document and figure files uploaded will be combined into a single PDF and also into a tagged HTML proof for peer review. The original files that you upload will be saved and can be accessed by the journal office if necessary. Note: if the manuscript text and figures are submitted as PDF files, the HTML tags will not work and figures will not be labelled.
- Note: authors submitting revised articles or resubmitted articles, should ensure that a version with tracked changes visible is submitted, accompanied by a 'clean' version where changes have been accepted.
- Complete the submission process by clicking '**Submit**', after which you will receive an automatic Submission Confirmation email, which includes your manuscript number.

Any problems? If you encounter any technical difficulties, click on '**Get Help Now**' when in ScholarOne Manuscripts or simply contact [np-centraloffice@lancaster.ac.uk](mailto:np-centraloffice@lancaster.ac.uk).

## Detailed style notes

Authors invited to submit a revised manuscript will be expected to ensure their manuscript conforms to the points below. Please note it is not necessary to follow these guidelines for initial submissions, and you should refer to the initial submission format [above](#).

- Text should be 1.5-line spaced with settings for letter (8.5 by 11 inches) or A4 (210 by 297 mm) paper with wide margins. Use a consistent font throughout, for example Times New Roman 12-point (symbol palette for additional characters). Lines and pages should be numbered (to aid review use continuous numbering for lines). Both American and British English are acceptable if used consistently.
- On the first page, include a concise and informative title (for research papers this should ideally state the key finding or frame a question), authors and addresses. Where authors have different addresses, use numbered superscripts to refer to each address provided. State the author for correspondence and include their email details. Note: in certain circumstances, *New Phytologist* permits the listing of multiple (up to three) corresponding authors. Total word count for the main body of the text (Summary, Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion), word counts for each section plus the number of figures (indicating which figures should be published in colour), tables and supporting information must also be stated on the front page.
- The main body of the text for Regular research papers should not exceed 6,500 words. Manuscripts over this limit will be returned without review. Please be as concise as possible and consistent with an appropriate level of explanation for the science presented, with the Discussion in research papers not exceeding 30% of the total word count. Authors should also consider the use of online supporting information where appropriate.
- Arrange research papers under the headings Summary, Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Acknowledgements, Author contributions, Data availability and References. In the case of Modelling/Theory papers, include a heading of Description in place of Materials and Methods, which should include a description of the model or theoretical framework.
- The Summary for research papers, which must be usable as a stand-alone document, must not exceed 200 words and should be organized using four bullet points to indicate: (1) the research conducted, including the rationale, (2) methods, (3) key results, and (4) the main conclusion, including the key points of discussion. It should not contain citations of other papers. For reviews, keep to the word limit, but bullet points do not apply.
- A full Summary is not required for most Forum submissions, however, all Forum articles should contain a two- to three-line introduction (up to 75 words)

that details the highlights and significance of the work presented. A full summary as per the point above is required for Viewpoints.

- Five to eight key words/short phrases (in alphabetical order) must be given at the end of the Summary (research papers, reviews) or after the References (Forum submissions) to enable efficient searching online. Words that are in the title can, and should, be among these. Very short phrases and scientific names with their common equivalents (e.g. *Nicotiana tabacum* (tobacco)) are acceptable.
- Any Materials and Methods section should allow replication of all experiments described and demonstrate the validity of those experiments for the research being conducted.

## Tables and figures

### Tables

These must be self-explanatory and each presented on a separate page after the main text, but as part of the same document. Following a concise (single-sentence), informative heading, each table should be fully understandable either through column headings or, if these are insufficient in themselves, through a footnote.

### Figures

- Refer to all diagrams, graphs and photographs as 'Figures'.
- Present at approximately twice the size that they will appear. Ensure that, after reduction, they will be compatible with the double-column format of the journal.
- Subdivisions of figures should be labelled with lower case, bold letters (e.g. **(a)**, **(b)**) and referred to in the text in the form (Fig. **1a**), (Fig. **1a,b**). Avoid including explanatory material in the figure itself – this should be in the legend.
- Present diagrams and graphs on a white background, with lines approx. 0.5 mm thick, any shading inserted as lines or dots, and symbols should be approx. 3 mm across. The preferred symbols, in order, are open circles, closed circles, open and closed squares, and open and closed triangles. The same symbol should be used for the same entity in different figures. Axes should be clearly marked with units in brackets after the axis title.
- With photographs, include any scale bars on the picture. Where a figure is made up of several photographs, these should be abutted unless this affects the clarity.
- Figure legends should be included with the main text of the paper, after the References. Key information describing each figure should be in the first sentence; the legend should be a self-contained, full explanation of the figure, with the species under investigation and all abbreviations defined.

- In general, figures should be kept to a minimum consistent with scientific necessity.
- We recommend that you consult the **Electronic Artwork Guidelines** at <http://authorservices.wiley.com/bauthor/illustration.asp>.

## Colour

There are no colour charges and colour figures are encouraged. All colour figures will be published in full colour. Figures submitted in black-and-white will be published as such in the online article. Please ensure where colour figures are submitted that their legends refer to colour where necessary. To ensure optimal reproduction of your colour figure, please ensure that the file is provided in RGB format.

To ensure that your figures are widely accessible, please design your figures so that your images can be easily understood by colour-blind and visually-impaired readers. Some brief guidelines for preparing your figures can be found below:

- Use a colour-blind safe palette
- Ensure figures are prepared with sufficiently high contrast
- Where fluorescent red-green images are presented, replacing red with magenta will aid accessibility
- Use tools to check how your figures look to colour-blind readers, e.g. online tools such as [Coblis](#) or the “Proof setup” feature in Adobe Photoshop
- Consider whether colour is required to represent your data and whether different monochrome colour schemes or figure formats can be used instead.

More information can be found [here](#).

## References

Citations in the text should take the following format:

Single author (Porter, 2019); two-author (Abraham & Elbaum, 2020); and three or more authors (Sinkkonen *et al.*, 2021). Where different references would appear identical when cited in this manner, use letters after the date in the citations and reference list (Secco *et al.*, 2019a,b). Where two authors have the same last name, add their initials (F. J. Zhao *et al.*, 2010). **Order lists of references in date order (oldest first), and alphabetically when of the same date:** (Rokas *et al.*, 2003; Kocot *et al.*, 2019; Smith *et al.*, 2020; Struck *et al.*, 2022).

Cite references ‘in press’ only if accepted by a named journal. Articles submitted to preprint servers can be cited as per the example below:

*Preprint repository*

**Steidinger B, Bhatnagar J, Vilgalys R, Taylor J, Bruns T, Peay KG. 2018.** Global

climate changes will lead to regionally divergent trajectories for ectomycorrhizal communities in North American Pinaceae forests. *bioRxiv*. doi: 10.1101/393009

All other references (including submitted papers and abstracts, personal communications and personal observations) must be cited in the text as unpublished (C. J. Frost & H. Liang, unpublished; R. J. Norby, pers. comm.; A. H. Fitter, pers. obs.) and should not be included in the reference list.

**Reference list:** At the end of the text, list references alphabetically (up to a maximum of 10 authors per citation) using these standard forms:

- **Regular research articles:**
  - **Amselem J, Cuomo CA, van Kan JAL, Viaud M, Benito EP, Couloux A, Coutinho PM, de Vries RP, Dyer PS, Fillinger S et al. 2011.** Genomic analysis of the necrotrophic fungal pathogens *Sclerotinia sclerotiorum* and *Botrytis cinerea*. *PLoS Genetics* **7**: e1002230.
  - **Smith S, Rausher MD. 2011.** Gene loss and parallel evolution contribute to species difference in flower color. *Molecular Biology and Evolution* **28**: 2799–2810.
  - **Strader LC, Chen GL, Bartel B. 2010.** Ethylene directs auxin to control root cell expansion. *Plant Journal* **64**: 874–884.
- **Research report:**
  - **IPCC. 2007.** Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL, eds. *Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, UK & New York, NY, USA: Cambridge University Press.
- **Book:**
  - **Smith SE, Read DJ. 2008.** *Mycorrhizal symbiosis*. Cambridge, UK: Academic Press.
- **Book chapter:**
  - **Eckert CG, Samis KE, Dart S. 2006.** Reproductive assurance and the evolution of uniparental reproduction in flowering plants. In: Harder LD, Barrett SCH, eds. *The ecology and evolution of flowering*. Oxford, UK: Oxford University Press, 183–203.
- **Software:**

- **R Development Core Team. 2016.** *R: a language and environment for statistical computing, v.3.3.2.* Vienna, Austria: R foundation for Statistical Computing. URL <http://www.r-project.org>.
- **Thesis:**
  - **Darbah JNT. 2007.** *Impacts of elevated atmospheric CO2 and/or O3 on carbon gain and reproductive capacity in northern forest ecosystems.* PhD thesis, Michigan Technological University, Houghton, MI, USA.
- **Web document:**
  - **Webb C, Ackerly D, Kembel S. 2009.** *Phylocom. Software for the analysis of phylogenetic community structure and character evolution.* [WWW document] URL <http://phylodiversity.net/phylocom/>. [accessed 1 September 2011].
- **In press article:**
  - **Schowalter TD. 2012.** Insect herbivore effects on forest ecosystem services. *Journal of Sustainable Forestry*, in press.
- **References that are available online** to be listed as:
  - **Schulze S, Kay S, Büttner D, Egler M, Eschen-Lippold L, Hause, G, Krüger A, Lee J, Müller O, Scheel D et al. 2012.** Analysis of new type III effectors from *Xanthomonas* uncovers XopB and XopS as suppressors of plant immunity. *New Phytologist*. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04210.x

If work that is 'in press' from the authors' own lab(s) forms a close companion to the paper submitted, then an electronic version should be included with the submission. We recommend the use of a tool such as **Zotero** (<http://www.zotero.org/>), **EndNote** (<http://www.endnote.com/support/enstyles.asp>) or **Reference Manager** (<https://www.refman.com/support/rmstyles.asp>) for reference management and formatting.

### Embedded rich media

*New Phytologist* encourages authors to include video and audio within their final article. These files should be uploaded using either the 'Embedded Video' or 'Embedded Audio' file designation. Authors should upload a transcript of any speech within the video and/or audio files, using the 'Transcription' file designation. If you have additional video or audio files, which are not intended to be part of the final article, these can be uploaded using the 'Supporting Information' file designation. The maximum file size is 350 MB. For further instructions about embedded rich media, please see Wiley's guidance here: <https://authorservices.wiley.com/author->

[resources/Journal-Authors/Prepare/manuscript-preparation-guidelines.html/embedded-rich-media.html](https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/resources/Journal-Authors/Prepare/manuscript-preparation-guidelines.html/embedded-rich-media.html).

## Translated summaries

Authors may supply abstracts in languages other than English. These summaries will be displayed in the HTML version of articles, and should be provided in a complete and final form. Central Office and Wiley cannot provide translation services, so it is the responsibility of the authors to ensure translated summaries are accurate and complete.

## Supporting Information

Data that is integral to the manuscript, but impractical to include within the full text and typeset article (e.g. large-scale data sets and videos), may be presented as Supporting Information (SI). All data that is directly relevant to, and necessary for support of the central claims and conclusions of the article, must be presented in the manuscript itself. Please note the following points:

- A Microsoft Word **template for SI is available here**.
- SI should take the form of Datasets, Figures, Tables, Methods, Notes or Videos.
- SI must be referred to in the main text in the following format: Supporting Information Fig. S1, Table S1, Video S1, etc., and cited in order numerically by type (Fig. S1, Fig. S2, etc.).
- A brief, single sentence legend for each item of SI should be given at the end of the References.
- Full legends should be included in the SI files, and all text should be consistent with *New Phytologist* style.
- SI will NOT be copy-edited and must be submitted in final form, ready for publication.
- Citations are not encouraged in SI.
- SI will be reviewed.
- SI cannot be altered after acceptance. Where possible authors should provide a single file containing all the SI, using the template referred to above as a guide.
- Files should be as small as possible and in accessible formats to allow rapid download.
- SI is subject to the same copyright restrictions as published manuscripts.

- SI should not be used to reduce article length.
- Data and information that are peripheral to the conclusions may, subject to Editor approval, be provided as SI.
- Contact [np-managed@lancaster.ac.uk](mailto:np-managed@lancaster.ac.uk) for any SI queries

## Abbreviations

All non-standard abbreviations must first appear in parentheses, following their meaning written in full at first mention in the Summary, main text and each table and figure legend. Avoid abbreviations if possible in the title, headings and Summary.

New *Phytologist* standard and preferred abbreviations can be found in the [Submission guide for Authors](#).

## Scientific names

If the species is in very common usage then the common name will suffice, although the scientific name should still be given at first mention (e.g. soybean (*Glycine max*)) in the Summary and main text. Otherwise, give the genus and species names at first mention in the Summary, main text and in each table and figure. For subsequent uses, abbreviate genera to their initial letters, except where this could result in confusion between species. In all cases, give the genus, species and authority of species under study in the Materials and Methods section. Cultivars should be preceded by cv. Use a standard regional flora; for non-vascular plants and other organisms, cite standard or local works of reference. When referring to articles containing old nomenclature, the currently accepted forms should still be used; the old name should be given at first mention (e.g. *Pulsatilla vulgaris* (formerly *Anemone pulsatilla*)).

## Statistics

When appropriate, a statistical treatment of data, stating what methods have been used, must be given. As a minimum, give some measure of variability, such as standard error or confidence interval, together with the mean. In presenting error bars on figures, make clear whether the bars represent one or two standard errors, or confidence limits. If necessary, present results of tests of significance, such as analysis of variance, in addition to tests of variability. After an analysis of variance, comparisons of treatment means that are restricted to specific comparisons planned before the collection of data are preferable to simultaneous tests of all treatment means. Present the number of degrees of freedom for error with all statistical analyses. The following are standard statistical parameters that require no definition:  $F$ ,  $P$ ,  $r$ ,  $R^2$ ,  $t$ .

## Units and symbols

The journal uses SI units wherever possible, but accepts that other units may on occasion have to be used. Products of two units must be written with a space between the units (e.g. 10 g m<sup>-2</sup>). Units derived by division must be written using the appropriate index (e.g. m s<sup>-1</sup> (not m/s)). Note the placing of the name of a substance in, for example, 10 g mg<sup>-1</sup> protein. Use the appropriate prefix for units and thus avoid using multipliers on axes of graphs or in headings of tables. When these have to be used, because no SI prefix is appropriate, apply the multiplier to the physical quantity, not to the unit. Thus, 135,000 cells should be written as cells × 10<sup>-5</sup> = 1.35. The multiplier is that by which the original number has to be multiplied to yield the number given in the table or figure.

For **volume**, units based either on the litre (e.g. l, ml, µl) or on the cubic metre (e.g. m<sup>3</sup>, mm<sup>3</sup>, cm<sup>3</sup>, dm<sup>3</sup>) will be accepted, provided that consistent use is made of one system only. For **concentration** the same applies, as well as units such as µM, mM and M.

Use units based on energy for **heat** or **energy balance**, and units based on photons for **photochemical processes** such as photosynthesis or photomorphogenesis. The waveband over which measurements are made should be specified (e.g. energy fluence rate (irradiance) of 650 W m<sup>-2</sup> over the waveband 300–1000 nm; photosynthetic photon fluence rate (PPFR) of 720 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> over the waveband 400–700 nm).

For **radioactivity** use the becquerel (Bq, disintegrations s<sup>-1</sup>) in preference to counts per minute (cpm) or disintegrations per minute (dpm). For simple molecules, indicate labelling by writing the isotope in the chemical formula (e.g. <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>, <sup>15</sup>NH<sub>4</sub>). For other molecules, place the isotope in square brackets directly in front of the name without a hyphen or space (e.g. [<sup>3</sup>H]alanine). Indicate the positions of isotopic labelling by numbers or prefixes placed within the bracket and followed by a hyphen (e.g. [6-<sup>14</sup>C]glucose). The symbol U indicates uniform labelling (e.g. [U-<sup>14</sup>C]glucose).