



UNIVERSIDADE  
ESTADUAL DE LONDRINA

---

RICARDO DE ALMEIDA ALVES

**PRODUÇÃO, MORFOLOGIA E COLONIZAÇÃO POR  
MICORRIZA ARBUSCULAR DE RAÍZES ABSORVENTES  
EM DIFERENTES ESTÁDIOS DA SUCESSÃO NA REGIÃO  
DE LONDRINA, PR, BRASIL.**

RICARDO DE ALMEIDA ALVES

**PRODUÇÃO, MORFOLOGIA E COLONIZAÇÃO POR  
MICORRIZA ARBUSCULAR DE RAÍZES ABSORVENTES  
EM DIFERENTES ESTÁDIOS DA SUCESSÃO NA REGIÃO  
DE LONDRINA, PR, BRASIL.**

Dissertação Apresentada ao Curso de Pós-graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração Botânica, da Universidade Estadual de Londrina, Como Parte dos Requisitos para Obtenção do Título de Mestre.

Orientador: Prof. Dr. Waldemar Zangaro Filho.

Londrina  
2012

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

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

A474p	<p>Alves, Ricardo de Almeida. Produção, morfologia e colonização por micorriza arbuscular de raízes absorventes em diferentes estádios da sucessão na região de Londrina, PR, Brasil / Ricardo de Almeida Alves. – Londrina, 2012. 77f. : il.</p> <p>Orientador: Waldemar Zangaro Filho. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, 2012. Inclui bibliografia.</p> <p>1. Raízes (Botânica) – Teses. 2. Raízes (Botânica) – Absorção – Nutrientes – Teses. 3. Fungos micorrízicos – Teses. 4. Morfologia vegetal – Teses. I. Zangaro Filho, Waldemar. II. Universidade Estadual de Londrina. Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas. III. Título.</p> <p style="text-align: right;">CDU 581.144.2</p>
-------	--

RICARDO DE ALMEIDA ALVES

**PRODUÇÃO, MORFOLOGIA E COLONIZAÇÃO POR MICORRIZA  
ARBUSCULAR DE RAÍZES ABSORVENTES EM DIFERENTES  
ESTÁDIOS DA SUCESSÃO NA REGIÃO DE LONDRINA, PR, BRASIL.**

Dissertação Apresentada ao Curso de Pós-graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração Botânica, da Universidade Estadual de Londrina, Como Parte dos Requisitos para Obtenção do Título de Mestre.

**BANCA EXAMINADORA**

---

Prof. Dr. Waldemar Zangaro Filho  
Universidade Estadual de Londrina

---

Prof. Dr. Marco Antonio Nogueira  
IAPAR/ Londrina

---

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

Londrina, \_\_\_\_ de \_\_\_\_\_ de 2012.

COORDENADORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
DIRETORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO  
Divisão de Admissão e Registro

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS  
BIOLÓGICAS

DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Discente: Ricardo de Almeida Alves

Título: "Produção, morfologia e colonização por micorriza arbuscular de raízes absorventes em diferentes estádios da sucessão na região de Londrina, PR., Brasil"

Data da Defesa: 24 de fevereiro de 2012 - 08:30 hs, na sala de aula do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas do Centro de Ciências Biológicas, desta Universidade.

Banca Examinadora

Parecer

Dr. Waldemar Zangaro Filho

Aprovado

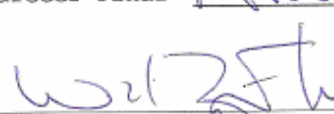
Dr. Marco Antonio Nogueira

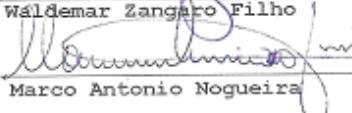
Aprovado

Dr. José Marcelo Domingues Torezan

APROVADO

Parecer Final Aprovado

  
Dr. Waldemar Zangaro Filho

  
Dr. Marco Antonio Nogueira

  
Dr. José Marcelo Domingues Torezan

À mulher que me ensinou sobre a vida, e  
à mulher que ensinou a ela

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço em primeiro lugar ao meu orientador, Waldemar, não só pela constante orientação neste trabalho, mas sobretudo pela sua amizade ao longo de quase seis anos. Hoje, o considero praticamente como um mestre.

Aos demais professores, sem a contribuição dos quais eu não teria chegado até o término deste mestrado, e que certamente me inspiram na vida e na profissão de biólogo.

Aos colegas de trabalho, Luiz e Artur, que estiveram presentes desde o início, e ao longo de toda a produção deste trabalho. Agradeço também a Pricila, Leila e a Adriely, que também cotribuíram muito.

Gostaria de agradecer também algumas pessoas que contribuíram indiretamente para a minha formação e a de muitos outros alunos, e se dedicam cotidianamente a este ofício em suas secretarias, departamentos, protocolos, almoxarifados, pelos corredores, banheiros e laboratórios, na casa de vegetação e nos trabalhos de coleta de campo, no R.U. e na biblioteca, nos gramados de todo o campus. Cordialmente, a todos aqueles que fazem a UEL funcionar, obrigado.

E finalmente, agradeço pela oportunidade concedida pelo programa de pós-graduação desta Universidade, por todo o suporte técnico e físico, além do indispensável apoio concedido pela CAPES.

ALVES, Ricardo de Almeida. **Produção, Morfologia e Colonização por Micorriza Arbuscular de Raízes Absorventes em Diferentes Estádios da Sucessão na Região de Londrina, PR, Brasil.** 2012. 77 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2012.

## RESUMO

As raízes absorventes são as responsáveis pela aquisição de recursos do solo para as plantas. A produção primária abaixo da superfície do solo é frequentemente maior que a da parte aérea e a competição abaixo do solo exerce papel crucial na estruturação de comunidades vegetais. Embora as raízes finas sejam responsáveis por considerável parte da produção primária em florestas, resultados sobre sua produção nos trópicos são discrepantes. Nas florestas tropicais secundárias, as espécies de plantas exploram o solo de maneira mais eficiente comparadas às florestas maduras, e apresentam alta produção de raízes, fixando parte do carbono e nutrientes liberados após o desmatamento de florestas primárias. Assim, a dinâmica das raízes absorventes constitui um processo chave no ciclo do carbono e dos nutrientes em florestas. Alterações na arquitetura das raízes podem ocorrer sem alterações na massa, onde a superfície influencia mais a absorção de nutrientes do que a massa total das raízes. A dinâmica das raízes está associada tanto a fatores bióticos quanto abióticos, incluindo diferenças entre espécies vegetais, ordem e diâmetro das raízes, intensidade luminosa, temperatura, além da disponibilidade de água e nutrientes no solo. Plantas que se desenvolvem em ambientes tropicais são adaptadas a solos com baixa fertilidade, devido a um aumento na capacidade de competição por recursos através da associação com fungos micorrízicos arbusculares (FMA), que favorece a absorção de água e nutrientes. As adaptações das raízes que maximizam a aquisição de nutrientes, tais como o aumento em superfície e colonização por FMA, estão relacionadas a espécies de crescimento rápido, que dominam os primeiros estádios da sucessão ecológica. As espécies do final da sucessão exibem baixo metabolismo, que por sua vez está associado a características do sistema de raízes desfavoráveis à rápida aquisição de nutrientes, como menor superfície, além de baixa colonização por FMA. Além disso, florestas maduras apresentam maior sombreamento, elevada fertilidade do solo, maior alocação de carbono para a construção de órgãos estruturais, o que desfavorece manutenção de FMA associados às raízes. Neste estudo foram determinadas a dinâmica e as características morfológicas das raízes absorventes e sua colonização por fungos micorrízicos arbusculares em quatro áreas que representam diferentes estádios da sucessão ecológica. Foram realizadas amostragens de solo entre 0 e 5 cm de profundidade, durante 13 meses consecutivos, incluindo dois períodos sazonais climáticos distintos, em áreas dominadas por gramíneas, capoeira, floresta secundária e floresta madura. O comprimento total e específico das raízes e o comprimento e a incidência de pelos absorventes decresceram conforme o progresso da sucessão. A colonização das raízes por FMA diminuiu ao longo da sucessão e foi ligeiramente afetada pela sazonalidade. Os resultados sugerem que as características das raízes e a simbiose com FMA representam adaptações das espécies do início da sucessão para aquisição de nutrientes para suprir as intensas taxas de crescimento, ao contrário do que pode ser observado para as espécies que dominam as fases finais da sucessão.

**Palavras-chave:** Aquisição de nutrientes. Dinâmica de raízes. Economia de carbono. Fertilidade do solo. Floresta tropical. Morfologia das raízes.

ALVES, Ricardo de Almeida. **Morphology and Colonization by Arbuscular Mycorrhizal of Absorbers Roots in Different Stages of Succession in the Region of Londrina, PR, Brazil. 2012.** 77 f. Dissertation (Mastrer's degree in Biological Science) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2012.

## ABSTRACT

The absorbent roots are responsible for the acquisition of soil resources to plants. The primary production below the soil surface is often greater than the aerial, and below-ground competition plays an important role in structuring plants communities. Although the fine roots are responsible for a considerable portion of primary production in forest, results on its production in the tropics are discrepant. In secondary tropical forest, plant species exploit the soil more efficiently compared to mature forests, have high root production, fixing of the carbon and nutrients released during deforestation of primary forest. Thus, the dynamics of absorbent roots is a key process in the carbon cycle and nutrients in forests. Changes in the architecture of the roots can occur without changes in mass, were the surface influences the absorption of nutrients more than total mass of roots. The dynamics of the roots is associated with both biotic and abiotic factors, including differences between plant species, order and root diameter, light intensity, temperature, and the availability of water and nutrients in the soil. Plants that thrive in tropical environments are adapted to soil with low fertility due to an increased ability to compete for resources through the association with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), which favors the absorption of water and nutrients. Adaptations of roots that maximize nutrient acquisition, such as the increase in surface and colonization by AMF, are related to fast-growing species that dominate the early stages of ecological succession. The species of the end of succession exhibit low metabolism, which in turn is associated with the root system characteristics unfavorable to rapid acquisition of nutrients such as low surface, and low colonization by AMF. Moreover, mature forests have higher shading, high fertility, and larger amount of carbon for the construction of structural bodies, which disadvantage maintenance of AMF associated with roots. This study determined the dynamics and morphology of absorbent roots and its colonization by arbuscular mycorrhizal fungi in four areas that represent different stages ecological succession. Soil samples were collected between 0 and 5 cm deep, for 13 consecutive months, including two distinct climatic seasons, in areas dominated by grasses, scrub, secondary forest and mature forest. The length and specific roots and the length and incidence of the absorbent root hairs decreased according to the progress of the succession. Root colonization by AMF decreased along the succession and was slightly affected by seasonality. The results suggest that the characteristics of the roots and symbiosis which AMF represent adaptations of species of early successional stages for acquisition of nutrients to meet the intense growths rates, contrary to what can be observed for the species that dominate the final stages of succession.

**Key words:** Acquisition of nutrients. Root dynamics. Carbon savings. Soil fertility. Rain Forest. Morphological root traits.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** - Mapa da região do município de Londrina, indicando as quatro áreas de coleta de solo e raízes, que representam diferentes estádios da sucessão ecológica, denominadas como Gramíneas, Capoeira, Floresta Secundária e Floresta Madura..... 63
- Figura 2** - Variação média da temperatura, duração do dia e precipitação durante os meses de coleta de outubro de 2006 a outubro 2007..... 64
- Figura 3** - Variação média do conteúdo de água no solo (%), medido ao longo dos meses de coleta de outubro de 2006 a outubro de 2007 ..... 65
- Figura 4** - Massa seca das raízes finas coletadas entre 0-5 cm de profundidade do solo, nas áreas de gramíneas, capoeira, floresta secundária e floresta madura. As barras verticais nas colunas representam o erro padrão (n = 15). Diferentes letras indicam diferenças significativas pelo teste de Tukey a 5%. Letras minúsculas comparam as médias mensais dentro de cada grupo sucessional; letras maiúsculas comparam as médias anuais entre os grupos successionais..... 66
- Figura 5** - Comprimento total das raízes finas coletadas entre 0-5 cm de profundidade do solo, nas áreas de gramíneas, capoeira, floresta secundária e floresta madura. As barras verticais nas colunas representam o erro padrão (n = 15). Diferentes letras indicam diferenças significativas pelo teste de Tukey a 5%. Letras minúsculas comparam as médias mensais dentro de cada grupo sucessional; letras maiúsculas comparam as médias anuais entre os grupos successionais ..... 67
- Figura 6** - Comprimento específico das raízes finas coletadas entre 0-5 cm de profundidade do solo, nas áreas de gramíneas, capoeira, floresta secundária e floresta madura. As barras verticais nas colunas representam o erro padrão (n = 15). Diferentes letras indicam diferenças significativas pelo teste de Tukey a 5%. Letras minúsculas comparam as médias mensais dentro de cada grupo sucessional; letras maiúsculas comparam as médias anuais entre os grupos successionais ..... 68

- Figura 7** - Incidência de pêlos absorventes das raízes finas coletadas entre 0-5 cm de profundidade do solo, nas áreas de gramíneas, capoeira, floresta secundária e floresta madura. As barras verticais nas colunas representam o erro padrão (n = 15). Diferentes letras indicam diferenças significativas pelo teste de Tukey a 5%. Letras minúsculas comparam as médias mensais dentro de cada grupo sucessional; letras maiúsculas comparam as médias anuais entre os grupos sucessionais ..... 69
- Figura 8** - Comprimento de pêlos absorventes em raízes finas coletadas entre 0-5 cm de profundidade do solo, nas áreas de gramíneas, capoeira, floresta secundária e floresta madura. As barras verticais nas colunas representam o erro padrão (n = 15). Diferentes letras indicam diferenças significativas pelo teste de Tukey a 5%. Letras minúsculas comparam as médias mensais dentro de cada grupo sucessional; letras maiúsculas comparam as médias anuais entre os grupos sucessionais ..... 70
- Figura 9** - Medidas do diâmetro das raízes finas coletadas entre 0-5 cm de profundidade do solo, nas áreas de gramíneas, capoeira, floresta secundária e floresta madura. As barras verticais nas colunas representam o erro padrão (n = 15). Diferentes letras indicam diferenças significativas pelo teste de Tukey a 5%. Letras minúsculas comparam as médias mensais dentro de cada grupo sucessional; letras maiúsculas comparam as médias anuais entre os grupos sucessionais ..... 71
- Figura 10** - Colonização por FMA das raízes finas coletadas entre 0-5 cm de profundidade do solo, nas áreas de gramíneas, capoeira, floresta secundária e floresta madura. As barras verticais nas colunas representam o erro padrão (n = 15). Diferentes letras indicam diferenças significativas pelo teste de Tukey a 5%. Letras minúsculas comparam as médias mensais dentro de cada grupo sucessional; letras maiúsculas comparam as médias anuais entre os grupos sucessionais ..... 72

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** - Coeficientes de correlação de Pearson entre as características morfológicas das raízes finas (MSR massa seca das raízes, CR comprimento total das raízes, CER comprimento específico das raízes, DTR densidade do tecido das raízes, DR diâmetro das raízes, IPA incidência de pêlos absorventes, CPA comprimento dos pêlos absorventes); nas áreas de gramínea, capoeira, floresta secundária e floresta madura..... 59
- Tabela 2** - Coeficientes de correlação de Pearson entre as características das raízes finas (MSR massa seca das raízes, CR comprimento total das raízes, CER comprimento específico das raízes, DTR densidade do tecido das raízes, DR diâmetro das raízes, IPA incidência de pêlos absorventes, CPA comprimento dos pêlos absorventes) e os parâmetros ambientais para as áreas de gramínea, capoeira, floresta secundária, floresta madura e sucessão ..... 59
- Tabela 3** - Valores médios ( $\pm DP$ ,  $n=13$ ) dos resultados da análise química do solo nas áreas de gramíneas, capoeira, floresta secundária e floresta madura, na profundidade de 0-5 cm..... 60
- Tabela 4** - Coeficientes de correlação de Pearson entre as características das raízes finas (MSR massa seca das raízes, CR comprimento total das raízes, CER comprimento específico das raízes, DTR densidade do tecido das raízes, DR diâmetro das raízes, IPA incidência de pêlos absorventes, CPA comprimento dos pêlos absorventes) com as propriedades químicas do solo nas áreas de gramínea, capoeira, floresta secundária e floresta madura..... 60
- Tabela 5** - Valores médios ( $\pm DP$ ,  $n=13$ ) para as concentrações de nutrientes nas raízes finas durante o período favorável (F,  $n=8$ ) e desfavorável (D,  $n=5$ ) ao crescimento das plantas, nas áreas de gramíneas, capoeira, floresta secundária e floresta madura. F/D razão entre a concentração no período favorável e no período desfavorável ao crescimento das plantas ..... 61

**Tabela 6** - Coeficientes de correlação de Pearson entre as características das raízes finas (MSR massa seca das raízes, CR comprimento total das raízes, CER comprimento específico das raízes, DTR densidade do tecido das raízes, DR diâmetro das raízes, IPA incidência de pêlos absorventes, CPA comprimento dos pêlos absorventes) com as concentrações de nutrientes nas raízes nas áreas de gramínea, capoeira, floresta secundária e floresta madura..... 62

**Tabela 7** - Coeficientes de correlação de Pearson entre a colonização das raízes por FMA e as características das raízes finas (MSR massa seca das raízes, CR comprimento total das raízes, CER comprimento específico das raízes, DTR densidade do tecido das raízes, DR diâmetro das raízes, IPA incidência de pêlos absorventes, CPA comprimento dos pêlos absorventes); as concentrações de nutrientes nas raízes; atributos químicos do solo e as variáveis ambientais, considerando os diferentes estádios da sucessão. .... 62

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO</b> .....	12
<b>2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA</b> .....	15
2.1. PRODUÇÃO DE RAÍZES FINAS.....	16
2.2. MORFOLOGIA DE RAÍZES FINAS.....	19
2.3. FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES .....	22
<b>3 REFERÊNCIAS</b> .....	27
<b>4 PRODUÇÃO, MORFOLOGIA E COLONIZAÇÃO POR MICORRIZA ARBUSCULAR DE RAÍZES ABSORVENTES EM DIFERENTES ESTÁDIOS DA SUCESSÃO NA REGIÃO DE LONDRINA, PR, BRASIL.</b> .....	34
Introdução.....	35
Materiais e Métodos .....	37
Resultados.....	41
Discussão .....	46
Conclusão .....	52
Referências .....	53
<b>ANEXOS</b> .....	73
<b>ANEXO A – Normas da Revista Biotropica</b> .....	74

## 1 INTRODUÇÃO

As raízes finas representam o principal meio para absorção de água e nutrientes pelas plantas, correspondendo à fonte primária de carbono para o solo (Norby 1994, Ostertag e Hobbie 1999, Hertel *et al.* 2003).

As diferentes adaptações das raízes das plantas que aumentam a competitividade demonstram que as espécies de crescimento rápido possuem raízes com alta capacidade de absorção quando comparadas com espécies de crescimento lento (Tilman 1994, Wright e Westoby 1999, Comas *et al.* 2002). As espécies de crescimento rápido alocam o carbono de maneira mais eficiente para produzirem raízes com grande comprimento específico (Zangaro *et al.* 2003), que se estendem mais rapidamente do que as plantas com raízes de baixo comprimento específico (Eissenstat 1992). No primeiro caso, o menor diâmetro associado a longos pelos absorventes proporciona maior área para exploração dos nutrientes no solo (Zangaro *et al.* 2005).

Espécies de crescimento rápido, típicas de fases iniciais da sucessão ecológica, apresentam metabolismo mais intenso e maior exigência nutricional, geralmente com raízes finas apresentando maior capacidade de absorção, ao contrário do que pode ser observado para as espécies que compõem os estádios tardios da sucessão (Comas e Eissenstat 2004, Zangaro *et al.* 2012). O sistema de raízes finas é diretamente influenciado pela disponibilidade dos nutrientes no solo durante o desenvolvimento vegetal, apresentando alta plasticidade morfológica, que difere entre os grupos ecológicos que compõem os diferentes estádios da sucessão (Eissenstat *et al.* 2000, Powers *et al.* 2005, Zangaro *et al.* 2008). Nesse caso a produção e a superfície de absorção aumentam à medida que diminui a fertilidade do solo (Hodge 2004), tanto dentro (Gower 1987), como entre as florestas tropicais (Maycock e Congdon 2000), como também entre as diferentes espécies de plantas (Zangaro *et al.* 2007).

O aumento na área de absorção das raízes para aquisição de nutrientes pode também ser obtido pela associação entre raízes de plantas e fungos do solo, como os formadores de micorrizas (Marschner 1998, Moreira e Siqueira 2002, Muthukumar *et al.* 2003). As hifas dos fungos micorrízicos são consideradas como caminho alternativo para diminuir a distância dos nutrientes do solo para as estruturas de absorção das plantas (Schweiger *et al.* 1995, Moreira e Siqueira 2002). As hifas dos fungos micorrízicos arbusculares (FMA) apresentam pequeno diâmetro e penetram em pequenos poros do solo onde as raízes finas e os pelos absorventes não conseguem alcançar, permitindo maior exploração de nutrientes, que são transferidos para a planta hospedeira (Peterson e Farquhar

1996). Em sentido oposto, os fungos são simbioses obrigatórios, e dependem do fornecimento de fotossintatos produzidos pela planta hospedeira, resultando na utilização de considerável quantidade de carbono assimilável da planta (Smith e Read 1997). Devido ao seu pequeno diâmetro, a produção das hifas dos FMA é menos custosa em termos de carbono e energia, do que a produção das raízes finas (Fitter 1991), sendo também mais eficiente na obtenção de nutrientes do que as raízes (Smith e Read 1997).

No entanto, as relações entre os fungos e as plantas hospedeiras não envolve apenas a nutrição, mas também influenciam a estruturação de comunidades vegetais ao longo do processo de sucessão ecológica (Hertel *et al.* 2003; Zangaro *et al.* 2008, 2012). As grandes diferenças na composição e tipos funcionais de espécies de plantas, que representam as diferentes fases da sucessão ecológica, provavelmente são relacionadas com a composição química das raízes, seu conteúdo de açúcar e conteúdo de nutrientes do solo, influenciando a colonização das raízes por fungos simbioses.

As espécies de plantas das fases iniciais da sucessão ecológica, que tipicamente apresentam raízes absorventes com rápido crescimento e elevado potencial de exploração do solo (Comas *et al.* 2002, Zangaro *et al.* 2005), geralmente são mais colonizadas pelos FMA, quando comparadas com as espécies das fases finais da sucessão, que apresentam crescimento lento (Zangaro *et al.* 2003, Matsumoto *et al.* 2005).

Zangaro *et al.* (2000, 2003) propuseram que a colonização das raízes e as respostas das plantas à inoculação com FMA diminuem com o avanço entre os diferentes grupos ecológicos de plantas durante o processo da sucessão. As espécies do início da sucessão alocam mais carbono para a construção de tecidos envolvidos na obtenção recursos, como as folhas e raízes finas (Eissenstat *et al.* 2000, Guariguata e Ostertag 2001). Além disso, a alta luminosidade do ambiente onde ocorrem estas espécies, aliada às altas taxas fotossintéticas, pode colocar à disposição grandes quantidades de açúcares solúveis para serem utilizados pelos FMA, aumentando sua incidência nas raízes (Zangaro *et al.* 2008). Nos estádios mais tardios da sucessão, o conteúdo orgânico, de nutrientes e os organismos decompositores aumentam no solo (Brown e Lugo 1994). A maior taxa de decomposição da matéria orgânica permite maior disponibilização de nutrientes para imediata absorção pelas plantas. Como estas espécies vegetais apresentam taxas de crescimento e demanda por nutrientes mais baixas, a incidência de fungos simbioses nas raízes é uma estratégia pouco utilizada pelas plantas da floresta madura (Zangaro *et al.* 2012).

O desenvolvimento do sistema de raízes finas também pode ser diretamente influenciado por mudanças ambientais, como variações na temperatura, precipitação pluvial e

luminosidade (Brown e Lugo 1994, Hendrick e Pregitzer 1996, McMichael e Burke 1998, Dress e Boerner 2001).

As mudanças sazonais do clima e o estado fenológico da planta hospedeira devem ser também considerados, uma vez que influenciam a colonização das raízes finas por FMA (Giovannetti 1985, Gould *et al.* 1996, Guadarrama e Álvarez-Sánchez 1999). A sazonalidade climática influencia na dinâmica das raízes em relação ao potencial de exploração de recursos do solo, representada por variações na produção, morfologia e micotrofia das raízes, em comparação a períodos favoráveis e desfavoráveis ao crescimento das plantas. Neste estudo foram considerados dois períodos distintos: o primeiro compreende condições ambientais menos favoráveis para o crescimento das plantas, enquanto o segundo período compreende a estação de crescimento das plantas.

O objetivo geral deste estudo foi verificar se existe relação entre a produção, morfologia e a colonização das raízes por FMA, que favorecem o aumento do potencial de exploração das raízes, durante dois períodos sazonais climáticos distintos, em quatro áreas que representam diferentes estádios da sucessão ecológica.

Os objetivos específicos envolvem: (1) Determinar a dinâmica das raízes finas, com base em dados da sua produção entre dois períodos climáticos distintos, em áreas que representam diferentes fases da sucessão ecológica; (2) Investigar como varia o potencial de exploração das raízes absorventes ao longo da sucessão ecológica e períodos sazonais climáticos, a partir da morfologia das raízes finas e sua colonização por FMA; (3) Investigar a diminuição da micotrofia das plantas ao longo da sucessão, a partir de observações da colonização das raízes por FMA; e (4) Verificar a provável relação entre as características morfológicas das raízes dos diferentes grupos ecológicos de plantas e a colonização por FMA, para investigar a possível influência de variações associadas à sazonalidade climática sobre o potencial de exploração das raízes.

A partir destes atributos, três hipóteses são propostas: (1) Plantas de fases iniciais da sucessão ecológica apresentam morfologia do sistema de raízes absorventes que proporciona maior potencial de exploração de nutrientes do solo em comparação com as espécies tardias; (2) Nas fases iniciais da sucessão ecológica, as raízes absorventes são altamente colonizadas por FMA, aumentando a área de atuação dessas raízes, enquanto o oposto é esperado para plantas das fases tardias; e (3) A sazonalidade climática influencia tanto a morfologia quanto a colonização das raízes absorventes por FMA, nas diferentes fases da sucessão ecológica.

## 2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

As raízes finas representam o principal meio de aquisição de água e nutrientes pelas plantas (Comas *et al.* 2002). Tal importância é ilustrada pela substancial proporção de fotoassimilados alocados na produção anual de raízes finas (Caldwell 1987, Eissenstat *et al.* 2000). A produção primária alocada abaixo da superfície do solo é frequentemente maior do que aquela alocada para a parte aérea, e o aporte de carbono e nutrientes para o solo provenientes da troca das raízes pode ser equivalente ou mesmo exceder o aporte correspondente à parte aérea (Jackson *et al.* 1997). A disponibilidade de água e nutrientes representa importantes recursos que podem limitar o crescimento das plantas em solos tropicais, aumentando a competição por recursos do solo entre as plantas (Hertel *et al.* 2003). Essa competição tem papel crucial no desenvolvimento e na estruturação de comunidades vegetais (Casper e Jackson 1997), podendo ser mais acirrada do que a competição por recursos relacionados à parte aérea, mesmo em solos férteis, devido à formação de uma zona de depleção de nutrientes ao redor das raízes absorventes devido à sua intensa atividade (Wilson 1988, Aerts *et al.* 1991).

A biologia de raízes inevitavelmente envolve questões metodológicas, uma vez que observações *in situ*, tanto qualitativas quanto quantitativas, constituem um fator limitante, quando comparado com informações sobre a parte aérea das plantas. A maioria das pesquisas envolvendo características funcionais em plantas é concentrada principalmente em processos relacionados à parte aérea, como aqueles que influenciam as folhas, além de características associadas à capacidade fotossintética, devido às dificuldades logísticas de investigação do sistema de raízes (Holdaway *et al.* 2011). Como consequência, a base de dados sobre os processos que influenciam a dinâmica das raízes no solo é muito menor do que para os processos relacionados à parte aérea, e sem métodos de referência para pesquisadores, grande parte dos dados que existe é confundida por diferenças metodológicas (Norby e Jackson 2000).

Um problema muito recorrente é a substancial confusão criada pelo uso inconsistente de termos importantes, tais como raízes finas e “turnover”, definido como uma medida da produção e mortalidade das raízes efêmeras (Gill e Jackson 2000, Eissenstat *et al.* 2000). A maioria dos estudos não reporta ou quantifica a produção de raízes entre diferentes classes de tamanho, havendo considerável variação dentro da categoria das “raízes pequenas e efêmeras”, e a palavra “fina” é variavelmente utilizada, para todas ou para partes desta categoria (Cairns *et al.* 1997, Wells e Eissenstat 2001). Em estudos destinados a tratar de

questões florestais, é particularmente importante diferenciar as respostas de grandes raízes lenhosas, que podem ser importantes no armazenamento de carbono, daquelas de raízes finas, que são importantes na absorção de água e nutrientes e no fluxo de carbono (Norby 1994). Além disso, as florestas são muito difíceis de serem incluídas em experimentos de manipulação, e os dados disponíveis sobre dinâmica de raízes em florestas são muito limitados (Fitter *et al.* 1997).

## 2.1 PRODUÇÃO DE RAÍZES FINAS

As raízes estruturais grossas, de maneira geral, contribuem mais para a produção total de raízes em florestas maduras do que as raízes finas (Jaramillo *et al.* 2003), entretanto as raízes grossas correspondem apenas a uma fração da produção anual de raízes (Eamus *et al.* 2002). Análises aprofundadas revelam que raízes finas podem ser responsáveis por quase 40 por cento da produção primária líquida total em ecossistemas florestais (Vogt *et al.* 1996, Jackson *et al.* 1997), e particularmente em florestas tropicais, podem representar mais de 25 por cento da biomassa vegetal (Cairns *et al.* 1997). Existe grande variação entre as raízes menores ou iguais a 2 mm de diâmetro, em relação à sua forma e função (Wells e Eissenstat 2001). Nesse sentido, avaliações precisas sobre a dinâmica e ciclagem de nutrientes em ecossistemas terrestres estão subordinadas a uma melhor compreensão dessas variações.

Sob condições naturais, as concentrações de nutrientes geralmente são maiores nas camadas superiores do solo, devido à contínua deposição de serapilheira e sua decomposição posterior (Guariguata e Ostertag 2001, Zangaro *et al.* 2003). Conseqüentemente, devido ao desenvolvimento natural do sistema de raízes finas, estas geralmente estão mais concentradas nas camadas superiores do solo (Jackson *et al.* 1996, Leuschner *et al.* 2001, Hertel *et al.* 2003, Jaramillo *et al.* 2003, Zangaro *et al.* 2012), mas em alguns casos a distribuição das raízes não está diretamente relacionada à distribuição de nutrientes (Caldwell *et al.* 1996).

As raízes de menor diâmetro são mais concentradas próximas à superfície do solo, em comparação às raízes mais espessas, que apresentam tendência de concentração em maiores profundidades. Muthukumar *et al.* (2003), investigando a produção tanto de raízes grossas quanto finas em uma floresta secundária, em uma área caracterizada por terrenos íngremes e solo rochoso, comparadas a uma floresta primária tropical úmida, no sudeste da China, observaram que o diâmetro das raízes grossas entre 10 e 20 cm de profundidade do

solo foi aproximadamente 40 por cento maior que na profundidade de 0 a 10 cm. De maneira similar, o diâmetro das raízes finas foi em torno de 36 por cento maior na profundidade 10 a 20 cm de do solo em relação à superfície. Em um estudo comparando a produção de raízes finas de até 1,0 mm de diâmetro, além de raízes grossas, distribuídas entre diferentes faixas de diâmetro variando de 4 a 20 mm, entre uma floresta primária, florestas secundárias e áreas de pastagem, Jaramillo *et al.* (2003) observaram que tanto as raízes finas quanto as grossas foram mais concentradas entre 0 e 10 cm de profundidade do solo em todas as áreas. Na floresta primária, a produção de raízes finas na superfície do solo foi bem próxima à produção das raízes grossas, entretanto, as raízes grossas representaram a maior fração da produção total das raízes conforme o aumento de profundidade do solo. Nas florestas secundárias e áreas de pastagem, as raízes finas também foram mais concentradas na superfície do solo, correspondendo à maior porcentagem da biomassa total de raízes nestas áreas, decrescendo consideravelmente em áreas mais antigas, onde as raízes mais grossas foram mais abundantes. Hertel *et al.* (2003), observaram que em uma floresta madura as raízes finas foram mais concentradas na camada rica em matéria orgânica do solo, que foi mais espessa em comparação às florestas secundárias, onde as raízes foram mais concentradas na superfície do solo.

Cairns *et al.* (1997) e Vogt *et al.* (2006), sugerem que a idade, a categoria latitudinal de distribuição das formações florestais associada às diferentes condições climáticas e geológicas, além da diversidade de espécies, juntas explicariam grande parte da variação observada na produção de raízes finas em florestas primárias de diferentes partes do mundo. Contudo, investigações sobre produção de raízes finas em florestas tropicais têm mostrado resultados discrepantes. Gower (1987) encontrou apenas entre 37 e 73 g/m<sup>2</sup> de raiz em solo de floresta de terra baixa seca na Costa Rica. Cavelier e Estevez (1996) e Sundarapandian e Swamy (1996) obtiveram entre 200 e 300 g/m<sup>2</sup> de raízes finas em solo de floresta úmida da Colômbia e uma floresta Montana do oeste da Índia, respectivamente. Elevadas produções de raízes finas corresponderam a 840 e 880 g/m<sup>2</sup> de solo, sendo reportadas por Klinge (1973) em uma floresta úmida de terra baixa no Brasil, e por Vance e Nadkarni (1992) em uma floresta Montana menos úmida na Costa Rica, respectivamente. Os maiores valores de produção de raízes finas foram obtidos em floresta tropical submontana na Venezuela, onde Priess *et al.* (1999) reportaram altas taxas para a produção de raízes, correspondendo a 1000 g/m<sup>2</sup> de solo por ano.

Em uma floresta madura na Costa Rica e em duas florestas tropicais secundárias, uma em estágio inicial com 10 anos e outra em estágio intermediário com 40

anos, o tamanho, a estrutura e a produção do sistema de raízes finas apresentou incremento entre as áreas de floresta secundária inicial, intermediária e madura, equivalendo a 31, 337 e 1128 g/m<sup>2</sup>, respectivamente (Hertel *et al.* 2003). Jaramillo *et al.* (2003) quantificaram a produção tanto de raízes finas quanto grossas, distribuídas entre diferentes faixas de diâmetro, em uma floresta primária tropical no México, além de duas florestas secundárias e áreas de pastagem de diferentes idades. Determinaram que a produção total de raízes foi maior na floresta primária, variando entre 19 e 27 Mg/ha, decrescendo gradativamente a partir das florestas secundárias, onde a produção de raízes variou entre 5,5 e 22,5 Mg/ha, até as áreas de pastagem, que apresentaram uma variação entre 3,1 e 5,4 Mg/ha, correspondendo a apenas 20 por cento da produção total de raízes da floresta primária. Em estudo investigando a distribuição tanto de raízes grossas quanto finas, em uma floresta secundária, uma área caracterizada por terrenos íngremes e solo rochoso, comparadas a uma floresta primária tropical úmida marcada por forte sazonalidade, no sudeste da China, Muthukumar *et al.* (2003) reportaram produção total de raízes correspondendo a 8,10; 3,76 e 11,27 mg/cm<sup>3</sup> de solo, respectivamente. As raízes grossas corresponderam à maior proporção da produção total de raízes, enquanto as raízes finas foram mais representativas em relação ao comprimento total das raízes. Foi sugerido que as plantas da floresta secundária exploram o solo de maneira mais eficiente à custa de uma menor alocação de biomassa para as raízes, em comparação às espécies que compõem florestas maduras.

A contínua substituição de florestas tropicais maduras por florestas secundárias resulta em grande redução da produção de raízes finas, substancial decréscimo da camada orgânica do solo, alterando a distribuição das raízes finas que se concentram nestas camadas, além de considerável perda de nutrientes e carbono do solo (Hertel *et al.* 2003, Jaramillo *et al.* 2003, Holdaway *et al.* 2011). Florestas secundárias apresentam altas taxas de produção de raízes durante os estádios iniciais da sucessão ecológica, além de potencial para fixar e armazenar relativamente grande fração do carbono e dos nutrientes que são perdidos durante o desmatamento e ocupação de áreas constituídas originalmente por florestas (Hughes *et al.* 1999, Kauffman *et al.* 1998). Grande fração de carbono e de nutrientes acumulados no solo se origina da morte de raízes finas (Hertel *et al.* 2003). Assim, a produção e renovação das raízes constituem processos chave no ciclo do carbono e dos nutrientes em florestas (Ostertag e Hobbie 1999). Nesse sentido, as variações de determinadas características do sistema de raízes, que acompanham as mudanças na disponibilidade de nutrientes no solo, assumem considerável importância na compreensão de processos que determinam o

estabelecimento da vegetação durante os estádios de desenvolvimento de um ecossistema (Holdaway *et al.* 2011).

## 2.2 MORFOLOGIA DE RAÍZES FINAS

A mensuração da biomassa das raízes frequentemente é apontada como insuficiente na determinação da dinâmica das raízes envolvidas na exploração e aquisição de recursos do solo (Chen *et al.* 2004). Alterações na arquitetura e distribuição podem ocorrer sem alterações correspondentes na biomassa total das raízes (Hodge 2004), não fornecendo informações precisas sobre processos que envolvem a produção e morte das raízes antes destas serem mensuradas (Hendrick e Pregitzer 1996).

A morfologia das raízes finas influencia o potencial de exploração de recursos do solo (Baylis 1975, Hetrick *et al.* 1992, Wright e Westoby 1999, Raghothama e Karthikeyan 2005), em que a superfície das raízes influencia mais a capacidade de absorção de nutrientes do que a massa das raízes (Eissenstat 1992, Marschner 1998). A superfície das raízes aumenta conforme o aumento do comprimento e incidência de pelos absorventes, aumentando o potencial de exploração de recursos do solo (Föehse *et al.* 1991, Gahoonia e Nielsen 1998, Gahoonia *et al.* 2001, Raghothama e Karthikeyan 2005).

Diversos estudos têm indicado que a dinâmica das características morfológicas das raízes pode ser influenciada tanto por fatores bióticos quanto abióticos, incluindo diferenças entre as espécies vegetais (Eissenstat e Yanai 1997, Zangaro *et al.* 2005), ordem e diâmetro das raízes (Eissenstat *et al.* 2000, Wells e Eissenstat 2001), intensidade luminosa (Brown e Lugo 1994, Fitter *et al.* 1998), temperatura (Hendrick e Pregitzer 1996, McMichael e Burke 1998, Dress e Boerner 2001), disponibilidade de água e nutrientes no solo (Eissenstat e Yanai 1997, Son e Hwang 2003), além da interação com organismos do solo, como os fungos micorrízicos (Majdi e Nylund 1996, Hodge 2001, Muthukumar *et al.* 2003, Zangaro *et al.* 2008).

A baixa disponibilidade de nutrientes no solo geralmente acarreta acréscimo no comprimento específico e decréscimo no diâmetro das raízes finas (Ryser e Lambers 1995, Zangaro *et al.* 2007). Em contraste, plantas crescendo em solos com alta disponibilidade de minerais exibem menor comprimento específico e raízes finas com maior diâmetro. Geralmente, a arquitetura do sistema de raízes voltada a uma exploração mais eficiente do solo, está mais relacionada às comunidades de plantas características dos estádios iniciais da sucessão ecológica, que tipicamente se estabelecem em áreas de baixa fertilidade do solo,

sendo reportado decréscimo do potencial de exploração de recursos do solo em comunidades secundárias tardias ou clímax (Zangaro *et al.* 2005). Estas observações estão de acordo com estudos posteriores que têm reportado aumentos da concentração de nutrientes no solo, conforme o avanço da sucessão ecológica em florestas tropicais do sul do Brasil, acompanhado por um correspondente decréscimo da área das raízes (Zangaro *et al.* 2007, 2008). Isto foi associado à maior disponibilidade de nutrientes no solo em áreas que caracterizam estádios tardios da sucessão ecológica, além do acúmulo de biomassa vegetal e posterior decomposição na superfície do solo, levando a um aumento do conteúdo de matéria orgânica e de nutrientes (Guariguata e Ostertag 2001). Outros estudos também relatam flutuações sazonais na concentração de nutrientes nas raízes (Son e Hwang 2003), e este padrão pode estar relacionado ao aumento da ciclagem de nutrientes no solo em determinados períodos do ano, que é bastante influenciado por variações da temperatura, precipitação e luminosidade. A morfologia das raízes também pode ser influenciada pela variação da disponibilidade de nutrientes no solo ao longo do ano (Son e Lee 1997, Son e Hwang 2003). Portanto, a disponibilidade de nutrientes no solo influencia o desenvolvimento das raízes, sendo que em condições de alta fertilidade as plantas demonstram um menor potencial de exploração do solo, representado por uma menor superfície das raízes (Ryser e Lambers 1995, Zangaro *et al.* 2008).

Em um estudo recente, Zangaro *et al.* (2012) compararam solos de três ecossistemas diferentes, representados por floresta Atlântica, floresta de Araucária e Pantanal, nas regiões Sul, Sudeste e Centro-oeste do Brasil respectivamente, reportando um contínuo incremento de fertilidade do solo ao longo do processo de sucessão ecológica. As áreas de gramíneas apresentaram menores níveis de fertilidade do solo, seguidas pelas florestas secundárias e áreas de florestas maduras, sendo observado um correspondente decréscimo na eficiência do sistema de raízes absorventes ao longo da sucessão nos três ecossistemas estudados. Tal decréscimo foi baseado em menor comprimento total e específico das raízes, maior diâmetro, além de um menor comprimento e incidência de pelos absorventes. As características morfológicas das raízes entre os diferentes estádios de um mesmo ecossistema demonstraram diferenças significativas ao longo do processo de sucessão ecológica, ao contrário do observado para os estádios correspondentes entre ecossistemas diferentes. Ao contrário, em um estudo investigando características do sistema de raízes finas, tanto em nível de comunidades quanto de espécies vegetais, ao longo de uma cronossequência de solos exibindo redução gradual na disponibilidade de nutrientes em áreas de floresta temperada chuvosa na Nova Zelândia, Holdaway *et al.* (2011) propuseram que as características das

raízes associadas a um maior potencial de exploração do solo seriam mais comuns em áreas jovens, caracterizadas por maior fertilidade do solo. Já aquelas características associadas a um crescimento mais lento e maior longevidade das raízes seriam mais frequentes em áreas mais antigas, marcadas por uma maior limitação de nutrientes no solo.

Evidentemente, as raízes que expressam uma maior superfície de contato com o solo apresentam maior potencial de exploração, mas esta relação é balanceada pelo custo em termos de metabolismo da planta para a construção e manutenção do sistema de raízes finas, sendo que os processos que envolvem o controle da alocação de recursos para a construção de raízes finas ainda não são muito bem compreendidos (Eissenstat *et al.* 2000, Hodge 2004).

A influência da disponibilidade de nutrientes sobre o desenvolvimento das raízes finas está relacionada ao controle da produção das raízes e à distribuição de carbono abaixo da superfície do solo (Holdaway *et al.* 2011). É esperado que os grupos funcionais de plantas que caracterizam as diferentes fases da sucessão ecológica apresentem variações na distribuição e nas características morfológicas das raízes relacionadas à obtenção de recursos no solo (Hertel *et al.* 2003, Zangaro *et al.* 2008, Holdaway *et al.* 2011). Estudos que contribuam na compreensão da influência da disponibilidade de nutrientes sobre o desenvolvimento das raízes podem fornecer ferramentas para o monitoramento de ecossistemas em estabelecimento, além de previsões de consequências das mudanças ambientais sobre a dinâmica das raízes e os estoques de carbono do solo (Powers *et al.* 2005). Entretanto, os resultados da influência da disponibilidade de nutrientes no solo sobre o desenvolvimento das raízes são discrepantes, visto que têm sido reportados tanto incremento (Majdi 2001), quanto decréscimo (Majdi e Nylund 1996; Zangaro *et al.* 2005, 2007) na produção de raízes com o aumento da disponibilidade de nutrientes. Son e Hwang (2003) sugerem que a produção de raízes finas pode decrescer conforme aumenta a disponibilidade de nutrientes no solo, devido à menor alocação de carbono para as raízes. Conforme a vegetação se desenvolve, o nível de nutrientes no solo em qualquer estágio do desenvolvimento de um ecossistema será balanceado por fatores que envolvem a retenção de nutrientes na biomassa vegetal, a ciclagem pela decomposição da biomassa, que acrescenta nutrientes ao solo (Guariguata e Ostertag 2001), e finalmente pela lixiviação de nutrientes para fora das zonas de acessibilidade das raízes das plantas (Brown e Lugo 1990).

Espécies vegetais características de comunidades que representam os estádios iniciais da sucessão ecológica estão expostas a maiores intensidades luminosas, demonstrando elevadas taxas fotossintéticas, associada a um rápido crescimento e elevada

demanda por nutrientes. Ao contrário, em comunidades vegetais mais estabelecidas, a luz representa um recurso marcado por forte competição entre as plantas (Brown e Lugo 1994, Zangaro *et al.* 2000). O aumento da luminosidade associada há dias mais longos em determinados períodos do ano também está relacionado com a maior produção das raízes finas (Fitter *et al.* 1998), porque o aumento do metabolismo das plantas implica em maior exploração do solo.

Mudanças na temperatura do solo também podem influenciar o crescimento das raízes, incluindo a iniciação e a interrupção do crescimento, o alongamento das células, a extensão em comprimento e diâmetro, além da iniciação e padrões de ramificação de novas raízes laterais (McMichael e Burke 1998). A temperatura do solo também influencia diversos outros recursos essenciais para o desenvolvimento vegetal. Por exemplo, tanto a água como a disponibilidade de nutrientes variam conforme mudanças na temperatura do solo, onde o aumento da temperatura pode resultar em maior mineralização de nutrientes, quando o conteúdo de água do solo não representar um fator limitante (Pregitzer *et al.* 2000).

### 2.3 FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES

Plantas que se desenvolvem em ambientes tropicais são adaptadas a solos caracterizados por baixa fertilidade. Tal adaptação envolve um aumento na capacidade de competição por recursos do solo, onde as características morfológicas das raízes e a elevada associação com os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) são os principais mecanismos. Muitas espécies de plantas em ecossistemas naturais dependem dos FMA para a absorção de água e nutrientes (Smith e Read 1997, Hinsinger *et al.* 2005, Lynch e Ho 2005).

A associação de FMA com as raízes geralmente favorece o crescimento das plantas pela maior absorção de água e nutrientes, principalmente fósforo (Moreira e Siqueira 2002). Em condições de baixa fertilidade, as hifas externas dos fungos podem absorver os nutrientes do solo além da zona de esgotamento produzida ao redor das raízes durante sua absorção, aumentando a eficiência pela qual o volume de solo é explorado e em troca os FMA recebem compostos de carbono da planta hospedeira (Bolan 1991). O custo de produção das hifas pelos FMA é em torno de duas ordens de magnitude menor, em termos de metabolismo das plantas, do que a produção e manutenção das raízes finas que garantam uma superfície equivalente àquela proporcionada pela associação micorrízica (Smith e Read 1997, Hodge 2004, Lynch e Ho 2005). Em adição, a simbiose micorrízica pode reduzir o stresse da planta

hospedeira em condições de seca, aumentando a longevidade das raízes (Eissenstat *et al.* 2000).

Fungos micorrízicos são praticamente universais nos ecossistemas terrestres, pois a condição de raízes não associadas é uma exceção na natureza (Harley 1989). O não estabelecimento desta simbiose é considerado um evento de evolução recente entre os vegetais, pois está restrita a poucas famílias ou divisões taxonômicas de nível inferior a família (Trappe 1987). Entre estas exceções estão as famílias Brassicaceae, Caryophyllaceae e Chenopodiaceae e alguns representantes das famílias Commelinaceae, Juncaceae, Proteaceae, Cuprecaceae, Cyperaceae, Polygonaceae, Resedaceae, Urticaceae, Amaranthaceae e Portulacaceae (Harley e Smith 1983). Os fungos micorrízicos arbusculares são predominantes em solos tropicais, onde se associam às raízes da maioria das espécies de plantas presentes nestes ambientes (Smith e Read 1997).

A interação entre os FMA e as raízes promove uma interface extra entre a planta e o solo, sendo um elo na cadeia de transferências, através da qual o carbono fixado pela fotossíntese se move para o solo (Staddon *et al.* 1999). As estruturas dos FMA, como hifas e esporos, compreendem uma fração substancial de matéria orgânica do solo (Treseder e Allen 2000) e muitos aspectos da biologia e da química das hifas micorrízicas podem influenciar a ciclagem de carbono no solo, através do estabelecimento, crescimento e da própria ciclagem das hifas fúngicas. A ciclagem das hifas é certamente maior que das raízes (Fitter *et al.* 2000), sendo que uma fração importante da massa das hifas é constituída por compostos como a quitina e glomalina, que podem contribuir para uma significativa quantidade de matéria orgânica do solo. O aumento na quantidade de carbono sequestrado pode estar relacionado à produção e decomposição tanto das hifas intactas como de seus componentes residuais (Treseder e Allen 2000). Devido ao seu menor diâmetro, as hifas dos FMA são mais eficientes do que as raízes finas em captar nutrientes do solo (Smith e Read 1997).

Diversos estudos desenvolvidos em clima temperado têm relacionado a morfologia de raízes finas com o potencial de colonização por FMA. Plantas que apresentam raízes finas com maior diâmetro, com menor comprimento específico e poucos e curtos pelos absorventes, são mais colonizadas por FMA do que aquelas espécies que apresentam raízes com grande comprimento específico, pequeno diâmetro e densamente coberta por longos pelos absorventes (Baylis 1975, Manjunath e Habte 1991, Ryser e Lambers, 1995). Ao contrário destes estudos, Saif (1987) reportou que espécies de gramíneas tropicais com longos pelos absorventes foram mais colonizadas pelos fungos micorrízicos arbusculares do que

espécies de leguminosas com pelos curtos. Duponnois *et al.* (2001) obtiveram correlação positiva entre colonização pelos FMA e o comprimento e a densidade dos pelos absorventes em leguminosas arbóreas tropicais. Zangaro *et al.* (2005, 2007) obtiveram resultados apontando correlação positiva entre a colonização das raízes por FMA e o aumento da incidência e comprimento dos pelos absorventes e correlação inversa com o diâmetro das raízes em 90 espécies arbóreas nativas do sul do Brasil. Siqueira e Saggin-Junior (2001) relataram que algumas espécies arbóreas nativas do sudeste do Brasil, com raízes grossas e poucos pelos absorventes, foram pouco colonizadas pelos FMA, enquanto que outras espécies arbóreas com raízes finas e pelos abundantes apresentaram alta colonização. Estes resultados, todos desenvolvidos com plântulas crescidas em casa de vegetação, estão de acordo com Zangaro *et al.* (2012), que verificaram em plantas adultas fortes relações entre a morfologia do sistema de raízes finas e a sua colonização por FMA ao longo da sucessão ecológica, em três ecossistemas diferentes, nas regiões Sul, Sudeste e Centro-oeste do Brasil. Os autores sugeriram que o comprimento específico e o diâmetro das raízes, além do comprimento e incidência de pelos absorventes, são as características morfológicas das raízes mais relacionadas à colonização micorrízica, sendo que o comprimento dos pelos absorventes é a variável mais relacionada com as diferenças de intensidade de colonização observada, tanto entre os diferentes ecossistemas como ao longo da sucessão vegetal. Portanto, plantas que exibem raízes com numerosos e longos pelos absorventes tendem a apresentar alta colonização por FMA, uma vez que esses pelos absorventes podem exsudar maiores quantidades de material que atrai as hifas dos FMA e estimular a colonização (Peterson e Farquhar 1996; Zangaro *et al.* 2005, 2007).

Estudos tratando da relação entre FMA e os diferentes grupos ecológicos de plantas da sucessão têm demonstrado que as espécies do início da sucessão tendem a apresentar uma alta taxa de crescimento e alta colonização das raízes pelos FMA. Ao contrário, as espécies das fases finais da sucessão demonstram pouco ou nenhum crescimento ao longo do ano e baixa colonização das raízes pelos FMA (Siqueira *et al.* 1998; Zangaro *et al.* 2000, 2003, Matsumoto *et al.* 2005). Entretanto, algumas observações contrastantes têm sido reportadas. Janos (1980, 1983) sustenta a hipótese de que as espécies pioneiras são menos suscetíveis e menos influenciadas por FMA, sugerindo que a colonização micorrízica aumenta durante a sucessão em florestas tropicais na Costa Rica. Em um estudo investigando a distribuição de raízes e a associação destas aos FMA entre formações de florestas tropicais caracterizadas por diferentes níveis de complexidade estrutural, no sudeste da China

(Muthukumar *et al.* 2003), foi observado que a produção de raízes na floresta primária e a colonização micorrízica foi um pouco maior do que na floresta secundária.

A distribuição das raízes finas também influencia a abundância de FMA no solo, visto que a distribuição de propágulos de fungos está associada ao grau de colonização das raízes (McGonigle *et al.* 1990, Gange *et al.* 1993), o que pode estar diretamente relacionada à produção de raízes (Picone 2000). Em áreas de diferentes complexidades ambientais, caracterizadas por variações na produção e colonização de raízes finas, os maiores índices de colonização das raízes por FMA estão associados a áreas que apresentam maior produção de raízes finas, em comparação a produção de raízes estruturais (Zangaro *et al.* 2005, 2007, 2012). A produção de raízes finas diminui com o aumento da profundidade do solo, assim como também diminui a colonização por FMA (Abbott e Robson 1991, Ingleby *et al.* 1997, Muthukumar *et al.* 2003, Powers *et al.* 2005, Zangaro *et al.* 2008).

A demanda metabólica das plantas também influencia a sua resposta e a colonização das raízes por FMA. Zangaro *et al.* (2007) verificaram que as espécies que compõem os estádios iniciais da sucessão ecológica e que apresentam altas taxas metabólicas, tipicamente exibem elevada colonização por FMA e elevado crescimento quando comparadas com as espécies dos estádios tardios da sucessão, que apresentaram baixa colonização, reduzido crescimento e baixa demanda metabólica. Aidar *et al.* (2004) observaram decréscimo na colonização das raízes por FMA de acordo com o aumento de idade e fertilidade do solo entre áreas constituídas originalmente por floresta Atlântica, no sudeste do Brasil. Em condições de baixa fertilidade do solo, as plantas geralmente mantêm altos níveis de colonização por FMA (Treseder 2004, Powers *et al.* 2005), corroborando a hipótese de que a colonização micorrízica decresce conforme o incremento de fertilidade do solo ao longo da sucessão. Em adição, Powers *et al.* (2005) reportaram que as quantidades de hifas de FMA em solos de quatro florestas tropicais nas Américas Central e do Sul foram muito baixas, sugerindo que nestas comunidades vegetais a absorção de nutrientes depende mais das raízes finas do que das hifas dos FMA.

Diversos fatores podem ser responsáveis pela menor colonização das raízes por FMA em florestas maduras. Dentre eles destacam-se os elevados níveis de sombreamento nas plantas que resultam em maior limitação de carboidratos para a manutenção da colonização por FMA, as baixas taxas de crescimento das espécies arbóreas associadas a menores demandas metabólicas, a menor superfície de contato das raízes com propágulos de FMA presentes no solo, a maior fertilidade do solo, além da maior parte do carbono fixado

pela fotossíntese ser alocado para a construção de órgãos estruturais como raízes grossas e caule (Zangaro *et al.* 2008).

Espécies de crescimento lento, características das florestas maduras, apresentam menor potencial de exploração do solo pelas raízes quando comparadas com aquelas da floresta secundária (Zangaro *et al.* 2005) e alocam mais carbono para construção de tecidos estruturais (Bouma *et al.* 2000, Eissenstat 1992). Portanto, as raízes dessas plantas tipicamente apresentam maior diâmetro (Wright e Westoby 1999), além de uma alta densidade do tecido (Ryser e Lambers 1995). Essas características não favorecem a colonização micorrízica, pois constituem barreiras físicas à penetração das hifas fúngicas (Eissenstat 1992). Além disso, raízes com menor comprimento total e específico, além de um menor comprimento e incidência de pelos absorventes, apresentam menor superfície de contato com o solo, o que diminui as chances de contato com propágulos dos FMA presentes no solo (Zangaro *et al.* 2005, 2007, 2008). Assim, é esperado que as diferenças entre os grupos funcionais de plantas que caracterizam diferentes fases da sucessão ecológica, quanto ao potencial de exploração do solo, sejam refletidas no grau de colonização das raízes por FMA, que por sua vez depende das variações na distribuição e morfologia das raízes (Zangaro *et al.* 2012).

Em estudos investigando a distribuição e as características morfológicas das raízes, a colonização micorrízica, a fertilidade do solo e a concentração de nutrientes nas raízes, em áreas de diferentes fases da sucessão ecológica caracterizadas por um contínuo incremento de fertilidade no solo, representadas por gramíneas, floresta secundária e floresta madura, Zangaro *et al.* (2008, 2012) verificaram correlação positiva entre a colonização micorrízica e o comprimento e incidência de pelos absorventes, além de correlação negativa entre o diâmetro das raízes finas. Portanto, as adaptações das características das raízes que maximizam a aquisição de nutrientes, tais como o aumento em superfície e a elevada colonização por FMA estão relacionadas às espécies de crescimento rápido, que dominam os primeiros estádios da sucessão ecológica. As espécies que dominam as fases finais da sucessão exibem baixas taxas metabólicas (Comas *et al.* 2002), que por sua vez influencia em características do sistema de raízes desfavoráveis à rápida aquisição de nutrientes, como menor superfície das raízes, além de baixa colonização por FMA (Zangaro *et al.* 2007, 2008, 2012).

## REFERÊNCIAS

- ABBOTT, L. K., E A. D. ROBSON. 1991. Factors influencing the occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 35: 121–150.
- AERTS, R., R. BOOT, E P. van DER ART. 1991. The relation between above- and below-ground biomass allocation patterns and competitive ability. *Oecologia* 87: 551–559.
- AIDAR, M. P. M., R. CARRENHO, E C. A. JOLY. 2004. Aspects of arbuscular mycorrhizal fungi in an Atlantic Forest chronosequence. *Biota Neotropica* 4: 1–15.
- BAYLIS, G. T. S. 1975. The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. *Em* F. E. Sanders, B. Mosse, e P. B. Tinker (Eds.). *Endomycorrhizas*, pp. 373–389. Academic Press, New York, U.S.A.
- BOLAN, N. S., M. J. HEDLEY, E R. E. WHITE. 1991. Processes of soil acidification during nitrogen cycling with emphasis on legume based pastures. *En* R. J. Wright, V. C. Baligar, e R. P. Murnan (Eds.). *Plant-soil interactions at low pH*, pp. 169–179. Kluwer Academic, Dordrecht.
- BOUMA, T. J., R. BROUWER, E R. VANEK. 2000. *The use of integrated assessment methods in Dutch water management*. Paper, 3. jährlichen Konferenz der Europe. Society for Ecological Economics, Vienna.
- BROWN, S., E A. E. LUGO. 1994. Rehabilitation of tropical lands: a key to sustaining development. *Restoration Ecology* 2: 97–111.
- CAIRNS, M. A., S. BROWN, E. H. HELMER, E G. A. BAUMGARDNER. 1997. Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia* 111: 1–11.
- CALDWELL, M. M. 1987. Competition between roots in natural communities. *Em* P. J. Gregory, J. Vlake, e D. A. Rose (Eds.). *Root development and function*, pp. 167–185. Cambridge University Press, New York, U.S.A.
- CASPER, B. B., E R. B. JACKSON. 1997. Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematic* 28: 545–570.
- CAVELIER, J., J. ESTEVES, E B. ARJONA. 1996. Fine root biomass in three successional stages of an Andean cloud forest in Colombia. *Biotropica* 28: 728–736.
- CHEN, X., D. EAMUS, E L. B. HUTLEY. 2004. Seasonal patterns of fine-root productivity and turnover in a tropical savanna of northern Australia. *Journal of Tropical Ecology* 20: 221–224.
- COMAS, L. H., T. J. BOUMA, E D. M. EISSENSTAT. 2002. Linking root traits to potential growth rate in six temperate tree species. *Oecologia* 132: 34–43.
- COMAS, L. H., E D. M. EISSENSTAT. 2004. Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. *Functional Ecology* 18: 388–397.

- DRESS, W. J., E. R. E. J. BOERNER. 2001. Root dynamics of southern Ohio oak- hickory forests influences of prescribed fire and landscape position. *Canadian Journal of Forest Research* 31: 644–653.
- DUPONNOIS, R., C. PLENCHETTE, E. A. M. BÂ. 2001. Growth stimulation of seventeen fallow leguminous plants inoculated with *Glomus aggregatum* in Senegal. *European Journal of Soil Biology* 37: 181–186.
- EAMUS, D., X. CHEN, E. L. HUTLEY. 2002. Root biomass and root fractal analyses of an open Eucalyptus forest in a savanna of north Australia. *Australian Journal of Botany* 50: 31–41.
- EISSENSTAT, D. M. 1992. Costs and benefits of constructing roots of small diameter. *Journal of Plant Nutrition* 15: 763–782.
- EISSENSTAT, D. M., E. R. D. YANAI. 1997. The ecology of root life span. *Advances in Ecological Research* 27: 1–62.
- EISSENSTAT, D. M., C. E. WELLS, R. D. YANAI, E. J. L. WHITBECK. 2000. Building roots in a changing environment: implications for root longevity. *New Phytologist* 147: 33–42.
- FITTER, A. H. 1991. Characteristics and functions of root systems. *Em* Y. Waisel, A. Eshel, E. U. Kafkafi (Eds.). *Plant roots: the hidden half*, pp. 3–25. Marcel Dekker, New York, U.S.A.
- FITTER, A. H., J. D. GRAVES, J. WOLFENDEN, G. K. SELF, T. K. BROWN, D. BOGIE, E. T. A. MANSFIELD. 1997. Root production and turnover and carbon budgets of two contrasting grasslands under ambient and elevated atmospheric carbon dioxide concentrations. *New Phytologist* 137: 247–255.
- FITTER, A. H., J. D. GRAVES, G. K. SELF, T. K. BROWN, D. S. BOGIE, E. K. TAYLOR. 1998. Root production, turnover and respiration under two grassland types along an altitudinal gradient: influence of temperature and solar radiation. *Oecologia* 114: 20–30.
- FITTER, A. H., A. HEINEMEYER, E. P. L. STADDON. 2000. *The impact of elevated CO<sub>2</sub> and global climate change on arbuscular mycorrhizas: a mycocentric approach*. *New Phytologist* 147: 179–187.
- FÖEHSE, D., N. CLAASSEN, E. A. JUNGK. 1991. Phosphorus efficiency of plants II. Significance of root radius, root hairs and cation-anion balance for phosphorus influx in seven plant species. *Plant and Soil* 132: 261–271.
- GAHOONIA, T. S., E. N. E. NIELSEN. 1998. Direct evidence on participation of root hairs in phosphorus (32P) uptake from soil. *Plant and Soil* 198: 147–152.
- GAHOONIA, T. S., N. E. NIELSEN, P. A. JOSHI, E. A. JAHOOR. 2001. A root hairless barley mutant for elucidating genetics of root hairs and phosphorus uptake. *Plant and Soil* 235: 211–219.

- GANGE, A. C., V. K. BROWN, E G. S. SINCLAIR. 1993. Vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi: a determinant of plant community structure in early succession. *Functional Ecology* 7: 616–622.
- GILL, R. A., E R. B. JACKSON. 2000. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytologist* 147: 13–31.
- GIOVANNETTI, M. 1985. Seasonal variations of vesicular-arbuscular mycorrhizas and Endogonaceous spores in a maritime sand dune. Transactions of the *British Mycological Society* 84: 679–684.
- GOULD, A. B., J. W. HENDRIX, E R. S. FERRISS. 1996. Relationship of mycorrhizal activity to time following reclamation of surface mine land in western Kentucky - 1: Propagule and spore population densities. *Canadian Journal of Botany* 74: 247–261.
- GOWER, S. T. 1987. Relations between mineral nutrient availability and fine root biomass in two Costa Rican tropical wet forests: A hypothesis. *Biotropica* 19: 171–175.
- GUADARRAMA, P., E F. J. ÁLVAREZ-SÂNCHEZ. 1999. Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, Mexico. *Mycorrhiza* 8: 267–270.
- GUARIGUATA, M. R., E R. OSTERTAG. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and function characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185–206.
- HARLEY, J. L. 1989. The significance of mycorrhiza. *Mycological Research* 92: 129–139.
- HARLEY, J. L., E S. E. SMITH. 1983. *Mycorrhizal symbiosis*, 483 pp. Academic Press, London.
- HENDRICK R. L., E K. S. PREGITZER. 1996. Applications of minirhizotrons to understand root function in forests and other natural ecosystems. *Plant and Soil* 185: 293–304.
- HERTEL, D., C. LEUSCHNER, E D. HÖLSCHER. 2003. Size and Structure of Fine Root Systems in Old-growth and Secondary *Tropical Montane Forests* (Costa Rica). *Biotropica* 35: 143–153.
- HETRICK, B. A. D., G. W. T. WILSON, E T. C. TODD. 1992. Relationships of mycorrhizal symbiosis, root strategy, and phenology among tallgrass prairie forbs. *Canadian Journal of Botany* 70: 1521–1528.
- HINSINGER, P., G. R. GOBRAN, P. J. GREGORY, E W. W. WENZEL. 2005. Rhizosphere geometry and heterogeneity arising from root-mediated physical and chemical processes. *New Phytologist* 168: 293–303.
- HODGE, A. 2004. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of Nutrients. *New Phytologist* 162: 9–24.
- HODGE A., C. D. CAMPBELL, E A. H. FITTER. 2001. An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material. *Nature* 413: 297–299.

- HOLDAWAY, R. J., S. J. RICHARDSON, I. A. DICKIE, D. A. PELTZER, E. D. A. COOMES. 2011. Species- and community-level patterns in fine root traits along a 120 000-year soil chronosequence in temperate rain forest. *Journal of Ecology* 99: 954–963.
- HUGHES, R. F., J. B. KAUFFMAN, E. V. J. JARAMILLO. 1999. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in a humid tropical region of Mexico. *Ecology* 80: 1892–1907.
- INGLEBY, K., O. DIAGNE, J. D. DEANS, D. K. LINDLEY, M. NEYRA, E. M. DUCOUSSO. 1997. Distribution of roots, arbuscular mycorrhizal colonization and spores around fast-growing tree species in Senegal. *Forest Ecology and Management* 90: 19–27.
- JACKSON, R. B., J. CANADELL, J. R. EHLERINGER, H. A. MOONEY, O. E. SALA, E. E. D. SCHULZE. 1996. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia* 108: 389–411.
- JACKSON, R. B., H. A. MOONEY, E. E. D. SCHULZE. 1997. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of National Academy Science*. 94: 7362–7366.
- JANOS, D. P. 1980. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* 12: 56–64.
- JANOS, D. P. 1983. Tropical mycorrhizas, nutrient cycles and plant growth. *Em* S. L. Sutton, T. C. Whitmore, e A. C. Chadwick (Eds.). *Tropical rain forest: Ecology and Management*, pp. 327–345. Blackwell Scientific Publications, Oxford, U. K.
- JARAMILLO, V. J., R. AHEDO-HERNÁNDEZ, E. J. B. KAUFFMAN. 2003. Root biomass and carbon in a tropical evergreen forest of Mexico: changes with secondary succession and forest conversion to pasture. *Journal of Tropical Ecology* 19: 457–464.
- KAUFFMAN, J. B., D. L. CUMMINGS, E. D. E. WARD. 1998. Biomass, nutrient pools, and losses in cattle pastures. *Oecologia* 113: 415–427.
- KLINGE, H. 1973. Root mass estimation in lowland tropical rain forests of central Amazonia, Brazil. *Tropical Ecology* 14: 29–38.
- LEUSCHNER, C. H. 2001. Changes in forest ecosystem function with succession in the Lüneburger Heide. *Em* J. D. Tenhunen, R. Lenz, e R. Hantschel (Eds.). *Ecosystem approaches to landscape management in Central Europe*, pp. 517–568. Ecological Studies. Springer, Berlin, Germany.
- LYNCH, J. P., E. M. D. HO. 2005. Rhizoeconomics: carbon costs of phosphorus acquisition. *Plant and Soil* 269: 45–56.
- MAJDI, H. 2001. Changes in fine root production and longevity in relation to water and nutrient availability in a Norway spruce stand in northern Sweden. *Tree Physiology* 21: 1057–1061.
- MAJDI, H., E. J. E. NYLUND. 1996. Does liquid fertilization affect fine root dynamics and lifespan of mycorrhizal short roots? *Plant and Soil* 185: 305–309.

- MANJUNATH, A., E M. HABTE. 1991. Root morphological characteristics of host species having distinct mycorrhizal dependency. *Canadian Journal of Botany* 69: 671–676.
- MAYCOCK, C. R., E R. A. CONGDON. 2000. Fine root biomass and soil N and P in north Queensland rain forests. *Biotropica* 32: 185–190.
- MARSCHNER, H. 1998. Role of root growth, arbuscular mycorrhiza, and root exudates for the efficiency in nutrient acquisition. *Field Crops Research* 56: 203–207.
- MATSUMOTO, L. S., A. M. MARTINNES, M. A. AVANZI, U. B. ALBINO, C. B. BRASIL, D. P. SARIDAKIS, L. G. L. RAMPAZO, W. ZANGARO, E G. ANDRADE. 2005. Interactions among functional groups in the cycling of, carbon, nitrogen and phosphorus in the rhizosphere of three successional species of tropical woody trees. *Applied Soil Ecology* 28: 57–65.
- McGONIGLE, T. P., D. G. EVANS, E M. H. MILLER. 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.
- McMICHAEL, B. L., E J. J. BURKE. 1998. Soil temperature and root growth. *HortScience* 33: 947–951.
- MOREIRA, F. M. S., E J. O. SIQUEIRA. 2002. *Microbiologia e bioquímica do solo*, 625p.:il. Editora UFLA, Lavras.
- MUTHUKUMAR, T., L. SHA, X. YANG, M. CAO, J. TANG, E Z. ZHENG. 2003. Distribution of roots and arbuscular mycorrhizal associations in tropical forest types of Xishuangbanna, southwest China. *Applied Soil Ecology* 22: 241–253.
- NORBY, R. J. 1994. Issues and perspectives for investigating root responses to elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant and Soil* 165: 9–20.
- NORBY, R. J., E R. B. JACKSON. 2000. Root dynamics and global change: seeking an ecosystem perspective. *New Phytologist* 147: 3–12.
- OSTERTAG, R., E S. E. HOBBIE. 1999. Early stages of root and leaf decomposition in Hawaiian forests: effects of nutrient availability. *Oecologia* 121: 564–573.
- PETERSON, R. L., E M. L. FARQUHAR. 1996. Root hairs: specialized tubular cells extending root surfaces. *Botany Review* 62: 1–40.
- PICONE, C. 2000. Diversity and abundance of arbuscular-mycorrhizal fungus spores in tropical forest and pasture. *Biotropica* 32: 734–750.
- POWERS, J.S., K. K. TRESEDER, E M. T. LERDAU. 2005. Fine roots, arbuscular mycorrhizal hyphae and soil nutrients in four neotropical rain forests: patterns across large geographic distance. *New Phytologist* 165: 913–921.
- PREGITZER, K. S., J. S. KING, A. J. BURTON, E S. E. BROWN. 2000. Responses of tree fine roots to temperature. *New Phytologist* 147: 105–115.

- PRIESS, J., C. H. THEN, E. H. FÖLSTER. 1999. Litter and fine-root production in three types of tropical premontane rain forest in SE Venezuela. *Plant Ecology* 143: 171–187.
- RAGHOTHAMA, K. G., E. A. S. KARTHIKEYAN. 2005. Phosphate acquisition. *Plant and Soil* 274: 37–49.
- RYSER, P., E. H. LAMBERS. 1995. Root and leaf attributes accounting for the performance of fast- and slow-growing grasses at different nutrient supply. *Plant and Soil* 170: 251–265.
- SAIF, S. R. 1987. Growth responses of tropical forage plant species to vesicular-arbuscular mycorrhizae. *Plant and Soil* 97: 25–35.
- SCHWEIGER, P. F., A. D. ROBSON, E. N. BARROW. 1995. *Root hair length determines beneficial effect of a Glomus species on shoot growth of some pasture species*. *New Phytologist* 131: 247–254.
- SIQUEIRA, J. O., M. A. C. CARNEIRO, N. CURI, S. C. S. ROSADO, E. A. C. DAVIDE. 1998. Mycorrhizal colonization and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management* 107: 241–252.
- SIQUEIRA, J. O., E. O. J. SAGGIN-JUNIOR. 2001. Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian native woody species. *Mycorrhiza* 11: 245–255.
- SMITH, S. E., E. D. J. READ. 1997. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, London.
- SON, Y., E. I. K. LEE. 1997. Soil nitrogen mineralization in adjacent stands of larch, pine and oak in central Korea. *Annales des Sciences Forestieres* 54: 1–8.
- SON, Y., E. J. H. HWANG. 2003. Fine root biomass, production and turnover in a fertilized *Larix leptolepis* plantation in central Korea. *Ecological Research* 18: 339–346.
- STADDON, P. L., D. ROBINSON, J. D. GRAVES, E. A. H. FITTER. 1999. The  $\delta^{13}\text{C}$  signature of the external phase of a *Glomus* mycorrhizal fungus: determination and implications. *Soil Biology and Biochemistry* 31: 1067–1070.
- SUNDARAPANDIAN, S. M., E. P. S. SWAMY, 1996. Fine root biomass distribution and productivity patterns under open and closed canopies of tropical forest ecosystems at Kodayar in Western Ghats, South India. *Forest Ecology and Management* 86: 181–192.
- TILMAN, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75: 2–16.
- TRAPPE, J. M. 1987. Phylogenetic and ecologic aspects of mycotrophy in the angiosperms from an evolutionary standpoint. *Em G. R. Safir (Ed.). Ecophysiology of VA mycorrhizal plants*, pp. 5–25. C. R. C. Press, Boca Raton, FL.
- TRESEDER, K. K., E. ALLEN, M. F. 2000. *Mycorrhizal fungi have a potential role in soil carbon storage under elevated CO<sub>2</sub> and nitrogen deposition*. *New Phytologist* 147: 189–200.

- TRESEDER, K. K. 2004. *A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO<sub>2</sub> in field studies*. *New Phytologist* 164: 347–355.
- VANCE, E. D., E. N. M. NADKARNI. 1992. Root biomass distribution in a moist tropical montane forest. *Plant and Soil* 142: 31–39.
- VOGT, K. A., D. J. VOGT, P. A. PALMIOTTO, P. BOON, J. O'HARA, E. H. ASBJOMSEN. 1996. Review of root dynamics in forest ecosystems groups by climate, climatic forest type and species. *Plant and Soil* 187: 159–219.
- WELLS, C. E., E. D. M. EISSENSTAT. 2001. Marked differences in survivorship among apple roots of different diameters. *Ecology* 82: 882–892.
- WILSON, J. B. 1988. Shoot competition and root competition. *Journal of Applied Ecology* 25: 279–296.
- WRIGHT, I. J., E. M. WESTOBY. 1999. Differences in seedling growth behavior among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology* 87: 85–97.
- ZANGARO, W., V. L. R. BONONI, E. S. B. TRUFEN. 2000. Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody species in South Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 16: 603–622.
- ZANGARO, W., S. M. A. NISIZAKI, J. C. B. DOMINGOS, E. E. M. NAKANO. 2003. Mycorrhizal response and successional status in 80 woody species from south Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 19: 315–324.
- ZANGARO, W., F. R. NISHIDATE, F. R. S. CAMARGO, G. G. ROMAGNOLI, E. J. VANDRESEN. 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., G. ANDRADE, M. A. NOGUEIRA, F. R. NISHIDATE, E. J. VANDRESEN. 2007. Relation among soil fertility, arbuscular mycorrhizas and root morphology in the growth of 12 successional native woody species from the south of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 23: 53–62.
- ZANGARO, W., R. L. de ASSIS, L. V. ROSTIROLA, P. SOUZA, M. C. GONÇALVES, G. ANDRADE, E. M. A. NOGUEIRA. 2008. Changes in arbuscular mycorrhizal associations and fine root traits in sites under different plant successional phases in southern Brazil. *Mycorrhiza* 19: 37–45.
- ZANGARO, W., R. A. ALVES, L. E. LESCANO, A. P. ANSANELO, E. M. A. NOGUEIRA. 2012. Investment in Fine Roots and Arbuscular Mycorrhizal Fungi Decrease During Succession in Three Brazilian Ecosystems. *Biotropica* 44: 141–150.

#### 4 ARTIGO:A SER ENVIADO À REVISTA BIOTROPICA

### PRODUÇÃO, MORFOLOGIA E COLONIZAÇÃO POR MICORRIZA ARBUSCULAR DE RAÍZES ABSORVENTES EM DIFERENTES ESTÁDIOS DA SUCESSÃO NA REGIÃO DE LONDRINA, PR, BRASIL

Ricardo de Almeida Alves<sup>1,2</sup>; Waldemar Zangaro<sup>1</sup>

#### Resumo

Espécies de plantas de crescimento rápido são características dos estádios iniciais da sucessão ecológica, e possuem raízes com maior capacidade de exploração do solo do que as espécies de crescimento lento dos estádios tardios. Neste estudo foram determinadas a dinâmica e as características morfológicas das raízes absorventes e sua colonização por fungos micorrízicos arbusculares (FMA) em raízes obtidas na profundidade de 0 a 5 cm do solo, durante 13 meses consecutivos, em áreas dominadas por gramíneas, capoeira, floresta secundária e floresta madura. As raízes finas ( $< 2 \text{ mm } \varnothing$ ) das áreas iniciais da sucessão ecológica apresentaram maior produção de massa seca e menor diâmetro do que as dos estádios mais tardios. O comprimento total e específico das raízes e o comprimento e a incidência de pelos absorventes decresceram conforme o progresso da sucessão. A sazonalidade climática influenciou a produção da massa seca, o comprimento e a incidência de pelos absorventes, sendo menores durante o período desfavorável ao crescimento das plantas. A colonização das raízes por FMA diminuiu ao longo da sucessão e foi ligeiramente afetada pela sazonalidade. Foi verificada diminuição no potencial de exploração do solo pelas raízes finas e menor colonização por fungos micorrízicos associados conforme o avanço da sucessão. Os resultados sugerem que as características das raízes e a colonização por FMA representam adaptações que as espécies das fases iniciais da sucessão utilizam para aquisição de nutrientes para suprir as intensas taxas de crescimento, ao contrário do que é observado para as espécies que dominam as fases finais da sucessão.

*Palavras-chave:* aquisição de nutrientes, dinâmica de raízes, economia de carbono, fertilidade do solo, floresta tropical, morfologia das raízes finas.

---

<sup>1</sup> Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Biológicas, Depto. de Biologia Animal e Vegetal. 86051990, Londrina, Paraná, Brasil.

<sup>2</sup> Autor para correspondência: raa\_biouel@yahoo.com.br

## Abstract

Fast-growing plant species are characteristic of early stages of ecological succession, and have roots with greater capacity of soil use than the slow-growing species of later stages. This study determined the dynamics and morphology of absorbent roots and its colonization by arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), taken at 0-5 cm of soil depth, for 13 consecutive months, in areas dominated by grasses, scrub, secondary forest and mature forest. The fine roots (< 2 mm Ø) of early succession areas had higher dry matter production and smaller diameter than those of later stages. The total length and specific root length and the incidence of root hairs decreased along the ecology succession. The seasonality influenced the production of root dry mass, length and incidence of root hairs, which showed lower during the unfavorable growth period. Mycorrhizal colonization decreased along the succession and was slightly affected by seasonality. It was verified a decrease in the soil potential exploitation of by fine roots and associated mycorrhizal fungi along the succession process. These results suggest that roots traits and AMF colonization levels represent adaptations that pioneer species of early successional stages for acquisition of nutrients to meet the intense growth rates, contrary to what can be observed for the species that dominate the final stages of succession.

*Key words:* acquisition of nutrients, root dynamics, carbon savings, soil fertility, rain forest, morphological roots traits.

A SUCESSÃO ECOLÓGICA É UM PROCESSO CONTÍNUO que se inicia a partir do estabelecimento de plântulas de espécies pioneiras que colonizam determinada área, propiciando o progresso até estádios mais avançados, onde a competição e a persistência no ambiente controlam a substituição das espécies em diferentes comunidades vegetais através do tempo (Guariguata e Ostertag 2001).

As raízes constituem um dos principais componentes dos ecossistemas florestais, representando considerável parcela da produtividade primária global (Vogt *et al.* 1996, Jackson *et al.* 1997, Norby e Jackson 2000, Jaramillo *et al.* 2003), estando diretamente relacionadas à exploração e aquisição de recursos do solo (McClougherty *et al.* 1984, Bloomfield *et al.* 1993), influenciando a estruturação de comunidades vegetais ao longo da sucessão ecológica (Norby e Jackson 2000, Hertel *et al.* 2003, Holdaway *et al.* 2011).

Espécies de crescimento rápido, típicas de fases iniciais da sucessão ecológica, alocam mais recursos para construção de tecidos como folhas e raízes absorventes (Guariguata e Ostertag 2001, Craine e Lee 2003, West *et al.* 2003), apresentando uma rápida renovação das raízes quando comparadas com as espécies de crescimento lento dos estádios tardios da sucessão (Ryser 1996, Eissenstat *et al.* 2000). O desenvolvimento do sistema de raízes e sua distribuição no solo são influenciados por diversos fatores, como: as propriedades

físicas e químicas do solo, microrganismos, interações com outras raízes, o tipo de bioma (Jackson *et al.* 1996, Schenk *et al.* 1999, Robinson *et al.* 2003), além da sazonalidade climática, envolvendo mudanças na temperatura, precipitação e luminosidade (Rastetter *et al.* 1997, Brown e Lugo 1994, Hendrick e Pregitzer 1996, McMichael e Burke 1998, Dress e Boerner 2001).

As plantas respondem à limitação de nutrientes do solo com aumento da alocação de biomassa para produção de raízes finas, alterações na sua morfologia (Zangaro *et al.* 2005, 2007) ou aumento do tempo de vida das raízes finas (Bloom *et al.* 1985, Eissenstat e Yanai 1997). A plasticidade das raízes finas é maior quando a fertilidade do solo é baixa (Hodge 2004), tanto dentro (Gower 1987) como entre as florestas tropicais (Maycock e Congdon 2000) e entre diferentes espécies arbóreas tropicais (Zangaro *et al.* 2007). Nestas condições, as raízes são mais colonizadas por fungos (Mosse 1973, Read 1991, Treseder 2004), principalmente os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) nos solos tropicais (Zangaro e Moreira 2010).

A colonização das raízes por FMA e a resposta em crescimento da planta hospedeira variam de acordo com o estágio sucessional (Huante *et al.* 1993, Siqueira *et al.* 1998; Zangaro *et al.* 2000, 2003). As espécies das fases iniciais da sucessão ecológica são grandes multiplicadoras dos FMA, enquanto que as espécies das fases tardias são fracas multiplicadoras (Zangaro *et al.* 2012). O elevado grau de associação com FMA nas plantas de crescimento rápido reflete a sua elevada demanda nutricional, associada à alta incidência de luz e altas taxas fotossintéticas (Zangaro *et al.* 2008, 2012).

Plantas de clima temperado com raízes finas de elevado diâmetro, baixo comprimento específico, com poucos e curtos pelos absorventes, são mais colonizadas por FMA do que aquelas espécies que apresentam raízes com grande comprimento específico, pequeno diâmetro e densamente cobertas por longos pelos absorventes (Baylis 1975, Manjunath e Habte 1991, Ryser e Lambers 1995). Ao contrário, nas regiões tropicais, as espécies de plantas das fases iniciais da sucessão ecológica além de apresentarem alta colonização por FMA, também apresentam raízes finas com elevado comprimento específico, baixo diâmetro e densidade do tecido e elevada incidência de longos pelos absorventes (Duponnois *et al.* 2001, Siqueira e Saggin-Junior 2001; Zangaro *et al.* 2005, 2007).

Raros são os estudos nos trópicos que utilizam as espécies de plantas dos diferentes grupos ecológicos da sucessão e os relacionam com as raízes absorventes e seus fungos simbiotes. Assim, o objetivo deste estudo foi verificar o potencial de exploração do solo por espécies de plantas de diferentes estágios da sucessão ecológica verificando a relação

entre a dinâmica, morfologia e o nível de colonização das raízes finas por FMA durante dois períodos sazonais climáticos distintos, determinados neste estudo como período favorável e desfavorável ao crescimento das plantas. Três hipóteses foram testadas: (1) As plantas das fases iniciais da sucessão apresentam morfologia de raízes absorventes que proporciona maior potencial de exploração do solo do que as espécies tardias; (2) As plantas das fases iniciais da sucessão apresentam raízes absorventes altamente colonizadas por FMA em comparação às plantas das fases tardias; e (3) A sazonalidade climática influencia tanto a morfologia quanto a colonização das raízes absorventes por FMA, ao longo da sucessão ecológica.

## **Material e Métodos**

ÁREAS DE ESTUDO - A porção norte do Estado do Paraná apresenta uma formação vegetal classificada como floresta estacional semidecidual submontana, pertencente ao bioma Mata Atlântica (Silveira 2006). O solo da região é de origem basáltica, entretanto, conforme a sua localização, em topografia mais plana ou acidentada, apresenta variações na composição, e conseqüentemente fertilidade e profundidade variáveis, sendo classificado como Rhodic Ferralsol, de acordo com FAO (1994). O clima é classificado como subtropical úmido mesotérmico de acordo com a Classificação Climática Köppen, onde a temperatura média anual varia em torno dos 20 °C, com chuvas durante o ano todo, com tendência à concentração de chuvas no verão, mas sem estação seca definida (Caviglione *et al.* 2000). A precipitação média varia em torno de 1600 mm durante o ano, atingindo os maiores valores, em torno de 210 mm, entre os meses de janeiro e dezembro, enquanto os menores valores são registrados entre os meses de julho e agosto, variando de 50 a 60 mm (Caviglione *et al.* 2000).

Nos últimos 60 anos a região norte do Estado Paraná foi profundamente marcada pelo processo de expansão da fronteira agrícola, sendo a fragmentação florestal um dos reflexos mais diretos desse processo. Conseqüentemente, a vegetação florestal remanescente varia desde um estágio sucessional secundário, com regeneração espontânea após o abandono de áreas de cultivo, fragmentos de floresta estacional semidecidual preservados, como o Parque Estadual Mata dos Godoy, além de áreas recentemente recuperadas através de projetos de reflorestamento.

Neste estudo, quatro áreas representativas de diferentes estádios da sucessão ecológica foram escolhidas para a coleta de solo e raízes, no município de Londrina (23°27'S, 51°15'W), situado na bacia hidrográfica do rio Tibagi, Estado do Paraná. O mapa da

região do município de Londrina, indicando as quatro áreas de coleta de solo e raízes, denominadas como Gramíneas, Capoeira, Floresta Secundária e Floresta Madura; está representado na Figura 1. A primeira área (23°19'25"S, 51°11'60"W) está localizada no Campus da Universidade Estadual de Londrina (UEL), com aproximadamente 5, 000 m<sup>2</sup> e coberta por gramíneas do gênero *Paspalum* e *Cynodon*. O solo desta área apresenta baixa fertilidade porque foi submetido a terraplenagem há mais de vinte anos, com remoção integral do horizonte A.

A segunda área (23°2'22.9"S, 51°13'21.2"W) é dominada por vegetação de porte herbáceo e arbustivo, além de espécies arbóreas pioneiras, sendo esta vegetação caracterizada como uma capoeira, localizada a aproximadamente 10 km da UEL. Trata-se de uma área com histórico de uso e ocupação do solo para agricultura, marcada por considerável remoção da vegetação original que cobria esta porção da paisagem, sendo abandonada após o encerramento das atividades agrícolas, apresentando vegetação com aproximadamente cinco anos de regeneração espontânea. As principais espécies de plantas observadas como representativas desta área são: capim colônia (*Panicum maximum*), capim brachiaria (*Brachiaria decumbens*), alecrim (*Rosmarinus officinalis*), e fumo bravo (*Solanum granuloso-leprosum*).

A terceira área (23°28'16"S, 51°14'38"W) é representada por uma floresta secundária de aproximadamente 18 anos, com domínio de espécies arbóreas pioneiras e secundárias iniciais, regenerando espontaneamente após o abandono de pastagem. Apresenta o predomínio de espécies arbóreas, como *Alchornea triplinervia*, *Anadenanthera colubrina*, *Croton floribundus*, *Parapiptadenia rigida*, *Tabernaemontana australis* e *Cedrela fissilis*, além de algumas herbáceas, como espécies de Rubiaceae e Piperaceae. Esta área está distante aproximadamente 17 km da UEL, localizada próxima ao Parque Estadual Mata dos Godoy.

A quarta área é a floresta madura do Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27'10"S, 51°14'50"W), com 690 hectares, situada a 15 km do Município de Londrina, e distante aproximadamente 2 km da floresta secundária. Entre as espécies arbóreas predominantes destacam-se *Trichilia claussenii*, *Euterpe edulis*, *Aspidosperma polyneuron*, *Actinostemon concolor*, *Cabralea canjerana* e *Nectandra megapotamica*.

**DELINEAMENTO AMOSTRAL E COLETA DE SOLO** - Em cada uma das áreas de estudo foram estabelecidas três parcelas de 100 x 100 m, distantes aproximadamente 100 m uma da outra. As amostras de solo foram coletadas com trado-coletor de 4 cm de diâmetro e 5 cm de altura (0-5 cm de profundidade). As coletas de solo

foram realizadas na referida profundidade porque a maior parte das raízes finas nestes ambientes ocorre mais próximo à superfície do solo (Zangaro *et al.* 2008, 2012). As coletas foram realizadas mensalmente, durante 13 meses, entre outubro de 2006 e outubro de 2007. Foram coletadas 15 amostras de solo de maneira aleatória em cada parcela, totalizando 45 amostras mensais em cada área de estudo. Amostras individuais de solo fresco foram colocadas em sacos plásticos identificados com etiquetas, e guardadas a 4°C até o processamento.

**AMOSTRAS E PROCESSAMENTO** - Amostras individuais de solo foram imersas em água por 15 minutos e posteriormente passadas em peneiras com malha de 0,5 mm, para a separação inicial de raízes e solo (Zangaro *et al.* 2008). As raízes obtidas na peneira foram cuidadosamente lavadas em água corrente para a retirada de partículas de solo e material orgânico. Com o uso de um estereomicroscópio, as raízes foram manualmente separadas, por classes de diâmetro e também separadas apenas as raízes vivas, com base no critério de Gower (1987), observando-se aspectos como turgescência, translucidez, elasticidade, cor, presença de raiz lateral esbranquiçada nas raízes vivas. As raízes mortas foram reconhecidas pela fácil fragmentação, baixa elasticidade, e cor apagada em raízes não translúcidas. Apenas as raízes com diâmetro menor que 2 mm foram processadas para análises. Amostras frescas de raízes foram fixadas em solução AFA para análise da colonização por FMA, morfologia e diâmetro das raízes, além da incidência e comprimento dos pelos absorventes.

**MASSA DAS RAÍZES E CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS** - As massas fresca e seca das raízes absorventes foram determinadas a partir das amostras das diferentes áreas, e expressas em mg/cm<sup>3</sup> de solo. As raízes frescas foram secas com papel absorvente e pesadas para obtenção da massa fresca. Para obtenção da massa seca, as raízes vivas foram colocadas separadamente em sacos de papel e secas em estufa a 65°C até atingirem massa constante.

O comprimento total das raízes finas (cm/cm<sup>3</sup>) foi determinado pelo método de interseção de linhas (Tennant 1975), usando a fórmula  $L = NA/2H$ , onde L é o comprimento total das raízes estimado na placa de Petri, H é o comprimento total das linhas na placa, N é o número de interseções contadas e A é a área da placa. O comprimento específico das raízes (cm/g) foi determinado pela razão entre comprimento total em centímetros e a massa seca correspondente em gramas. O comprimento dos pelos absorventes

foi determinado a partir de 100 pelos escolhidos aleatoriamente, em segmentos de raízes finas de cada amostra utilizando microscópio ótico com lente micrométrica e aumento de 100 vezes (Schweiger *et al.* 1995). A incidência (%) de pelos absorventes foi determinada a partir de 100 observações da presença ou ausência dos pelos em 20 segmentos de raízes finas em cada amostra, montadas em lâminas e observadas sob microscópio ótico com aumento de 100 vezes (Siqueira e Saggin-Júnior 2001, Zangaro *et al.* 2005). O diâmetro das raízes foi determinado aleatoriamente em três pontos em 20 segmentos de raízes, oriundos de cada amostra (Manjunath e Habte 1991). A densidade do tecido das raízes ( $\text{g/cm}^3$ ) foi obtida pela razão entre a biomassa seca e o volume das raízes.

**COLONIZAÇÃO DAS RAÍZES POR FMA** - Para estimar a colonização das raízes (%) pelos FMA, amostras de 1,0 g de raízes frescas, com aproximadamente 1,0 cm de comprimento, foram clarificadas em KOH (10%), acidificadas com HCl (1%), posteriormente lavadas e coradas com azul de tripano (0,05%) em solução de lactoglicerol (Phillips e Hayman 1970). No caso de algumas raízes muito pigmentadas,  $\text{H}_2\text{O}_2$  (0,5%) foi utilizado após o KOH (Zangaro *et al.* 2005). A colonização das raízes finas foi determinada pelo método de intersecção de quadrantes descrito por Giovannetti e Mosse (1980), contando-se a presença ou ausência de estruturas fúngicas coradas em cada intersecção das raízes com a linha da placa de Petri.

**DADOS AMBIENTAIS ABIÓTICOS** - Os dados mensais referentes à temperatura do ar ( $^{\circ}\text{C}$ ) e precipitação pluviométrica (mm) foram obtidos do SIMEPAR entre os anos de 2006 e 2007. O comprimento do dia (horas) foi obtido no Observatório Nacional. O conteúdo de água no solo foi obtido a partir da diferença entre a massa fresca e seca do solo de cada amostra após a secagem em estufa a  $105^{\circ}\text{C}$  por 24 horas. A diferença do peso entre o solo fresco e solo seco determinou o conteúdo de água.

**ANÁLISE QUÍMICA DO SOLO E RAÍZES** – A análise química do solo foi determinada a partir de cinco sub-amostras de cada parcela, obtidas para compor uma amostra composta representativa de cada uma das áreas, que foram secas a temperatura ambiente. O fósforo foi extraído por solução Mehlich-1 e a concentração determinada por calorimetria. O carbono foi extraído com solução  $\text{Na}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$  2 M +  $\text{H}_2\text{SO}_4$  5 M e a concentração determinada por calorimetria. O alumínio foi extraído com solução KCl 1 M e a concentração determinada por titulometria. O cálcio e o magnésio foram extraídos com

solução KCl 1 M e as concentrações determinadas por titulação. O potássio foi extraído por solução Mehlich-1 e a concentração determinada por fotometria de chama (Zangaro *et al.* 2005, 2008). A análise química dos teores de macro e micronutrientes nas raízes das plantas foi determinada no Laboratório de Análise Química do Solo e Tecidos Vegetais do Instituto Agronômico do Paraná, Londrina.

ANÁLISE ESTATÍSTICA – Os dados foram submetidos à análise de variância e as comparações entre as médias foram feitas pelo teste de Tukey a cinco por cento de significância, utilizando o programa PAST, posteriormente aos testes de normalidade de Shapiro-Wilk e homogeneidade de Levene, ambos a cinco por cento de significância. Os dados em porcentagem foram transformados em arco seno da raiz quadrada antes da análise. As correlações entre as médias foram obtidas a partir do coeficiente de correlação de Pearson, utilizando o programa PAST.

## **Resultados**

VARIÁVEIS AMBIENTAIS - A temperatura média anual (Fig. 2) foi de 22,5°C, onde a maior média foi registrada no mês de dezembro de 2006, correspondendo a 24,4°C, enquanto a menor média foi 16,6°C durante o inverno, no mês de julho de 2007, que corresponde ao período desfavorável ao crescimento das plantas.

A precipitação total foi de 14,6 cm ao longo do ano, atingindo o maior valor durante o período favorável ao crescimento das plantas, no mês de janeiro, em torno de 23,8 cm. A menor precipitação média foi registrada no mês de setembro, durante o período desfavorável, correspondendo a 0,3 cm. As chuvas foram frequentes o ano todo, mas com maior concentração no verão, que vai de dezembro a março, contudo sem uma estação seca definida. Durante o mês de julho, que compreende o período do inverno, foi registrado um pico atípico de precipitação de 22,2 cm.

O maior período de duração do dia foi em dezembro de 2006, equivalendo a 13,5 horas, que corresponde ao período favorável de crescimento das plantas. Durante o mês de junho de 2007 foi registrado o menor período de duração do dia, equivalendo a 10,4 horas, que coincide com o período desfavorável ao crescimento das plantas (Fig. 2).

O conteúdo de água no solo (Fig. 3) em cada uma das áreas estudadas não apresentou variação acentuada ao longo dos 13 meses de coleta. A floresta madura apresentou a maior média para o teor de água no solo ao longo do ano (36,9%), enquanto a área de

gramíneas apresentou a menor média (20,1%), sendo que o conteúdo de água no solo aumentou ao longo da sucessão ecológica.

#### PRODUÇÃO E CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DAS RAÍZES -

A média da produção de massa seca das raízes finas (Fig. 4) foi de 1,6 mg/cm<sup>3</sup> de solo nas gramíneas, de 1,4 mg/cm<sup>3</sup> de solo na capoeira, de 2,8 mg/cm<sup>3</sup> de solo na floresta secundária e de 3,4 mg/cm<sup>3</sup> de solo na floresta madura, indicando aumento conforme o progresso da sucessão ecológica. As médias da massa seca das raízes finas das áreas de gramíneas e capoeira não diferiram entre si, sendo significativamente menores do que as da floresta secundária e madura, que por sua vez diferem entre si. De maneira geral, em todas as áreas ocorreu menor produção das raízes finas durante o inverno, que corresponde ao período desfavorável ao crescimento das plantas. Por outro lado, a maior produção ocorreu durante o verão, que é o período favorável ao crescimento. As plantas das áreas de gramíneas e capoeira apresentaram menor produção de raízes durante o inverno em comparação àquelas das florestas. Assim, a sazonalidade climática influenciou mais a produção de raízes durante o início da sucessão ecológica em comparação a estádios mais tardios.

O comprimento total das raízes finas (Fig. 5) diminuiu com o aumento da complexidade ecológica, representada pelo progresso da sucessão. Apenas as médias que correspondem as floresta secundária e floresta madura foram significativamente diferentes entre si, enquanto as áreas de gramíneas e capoeira não diferiram entre si. As médias do comprimento total das raízes foram de 4,7; 5,2; 6,5 e 4,7 cm/cm<sup>3</sup> solo nas áreas de gramíneas, capoeira, floresta secundária e madura, respectivamente. O comprimento total das raízes finas foi menor durante o período desfavorável, sendo mais marcante nas áreas de gramíneas e capoeira. Nas florestas, o período desfavorável apresentou menor influência no comprimento das raízes, principalmente na floresta madura. A sazonalidade climática influenciou mais o comprimento das raízes nas áreas em início de sucessão do que nas florestas.

O comprimento específico das raízes finas diminuiu com o progresso da sucessão ecológica (Fig. 6). As maiores médias foram registradas nas áreas de gramíneas e capoeira, que diferiram entre si. As médias mais baixas correspondem às florestas, que não diferiram entre si, porém diferiram em relação às gramíneas e à capoeira. As médias do comprimento específico foram de 3605, 4388, 2094 e 1831 cm/g raiz nas áreas de gramíneas, capoeira, florestas secundária e madura, respectivamente.

A incidência de pelos absorventes diminuiu conforme o avanço da sucessão (Fig. 7). As maiores médias foram observadas nas áreas de gramíneas e capoeira, que não

apresentam diferença entre si. As médias mais baixas corresponderam às florestas, que mostraram diferença entre si, e foram diferentes das gramíneas e capoeira. As médias de incidência de pelos absorventes foram de 67, 63, 63 e 30 por cento nas áreas de gramíneas, capoeira, floresta secundária e madura, respectivamente. A sazonalidade climática influenciou a incidência de pelos nas áreas de florestas. Durante o período desfavorável foram registrados valores menores que os observados na maioria dos demais meses.

O comprimento dos pelos absorventes das raízes finas apresentou diminuição como avanço da sucessão ecológica (Fig. 8). As áreas de gramíneas e capoeira apresentaram pelos absorventes mais compridos, sem diferirem entre si. A floresta secundária apresentou diminuição no comprimento de pelos absorventes, que foram ainda menores na floresta madura e ambas as florestas diferiram das áreas de gramíneas e capoeira. As médias do comprimento de pelos absorventes foram de 215, 227, 147 e 112  $\mu\text{m}$  para as gramíneas, capoeira, floresta secundária e madura, respectivamente. A sazonalidade climática influenciou o comprimento dos pelos absorventes em três áreas, mas não na floresta madura. Nesses casos, durante o inverno o comprimento dos pelos absorventes foi menor na maioria dos meses, em comparação ao período favorável de crescimento das plantas.

O diâmetro das raízes finas aumentou com o avanço da sucessão ecológica (Fig. 9). O diâmetro registrado nas gramíneas foi 149,6  $\mu\text{m}$ , seguido pela capoeira 172,2  $\mu\text{m}$ , floresta secundária 214,3  $\mu\text{m}$  e floresta madura 299,9  $\mu\text{m}$ , sendo que todas as áreas diferiram entre si, com exceção das áreas de gramíneas e capoeira. A sazonalidade climática não influenciou o diâmetro das raízes finas nas áreas de estudo.

Os coeficientes de correlação de Pearson entre as características morfológicas das raízes estão expostos na Tabela 1. A massa seca das raízes finas foi positivamente correlacionada com o comprimento total, densidade do tecido e diâmetro, sendo negativamente correlacionada com o comprimento específico, incidência e comprimento de pelos absorventes. O comprimento total das raízes foi positivamente correlacionado apenas com o comprimento dos pelos absorventes. O comprimento específico das raízes foi positivamente correlacionado com a incidência e comprimento dos pelos absorventes, e foi negativamente correlacionado com a densidade do tecido e diâmetro. A densidade do tecido e o diâmetro foram negativamente correlacionados com o comprimento e incidência dos pelos absorventes. A incidência de pelos absorventes foi positivamente correlacionada com o comprimento de pelos.

Os coeficientes de correlação de Pearson entre as características morfológicas das raízes finas e os dados ambientais estão expostos na Tabela 2. Na área de

gramíneas, apenas a incidência de pelos absorventes foi positivamente correlacionada com a temperatura, duração do dia e a precipitação, enquanto que a massa seca das raízes, o comprimento total das raízes e o comprimento dos pelos absorventes foram negativamente correlacionados com o teor de água no solo. Na área de capoeira, a massa seca das raízes foi positivamente correlacionada com a temperatura, duração do dia e precipitação. O comprimento das raízes foi positivamente correlacionado com a precipitação. O diâmetro das raízes foi positivamente correlacionado apenas com a duração do dia. O comprimento dos pelos absorventes foi negativamente correlacionado com a água do solo. A incidência dos pelos absorventes foi correlacionada positivamente com a temperatura e a duração do dia. Na floresta madura, apenas a massa seca das raízes apresentou correlação positiva com a precipitação. Quanto à sucessão ecológica, considerando as quatro áreas estudadas em conjunto, as características morfológicas das raízes não apresentaram correlação com as variáveis ambientais.

ANÁLISE QUÍMICA DO SOLO – Os resultados da análise química do solo estão apresentados na Tabela 3. A área de gramíneas apresentou a menor fertilidade química, demonstrando a pobreza do solo em nutrientes. Apenas a área de capoeira apresentou a maior concentração de fósforo, enquanto que para os demais nutrientes, as áreas de capoeira, floresta secundária e floresta madura não apresentaram grandes variações.

Os coeficientes de correlação de Pearson entre as características das raízes e os atributos químicos do solo estão apresentados na Tabela 4. A massa seca das raízes foi positivamente correlacionada com carbono, matéria orgânica, cálcio, magnésio e água, sendo negativamente correlacionada com fósforo. O comprimento das raízes foi positivamente correlacionado com fósforo, potássio e pH do solo e negativamente correlacionado com carbono, matéria orgânica e água. A densidade do tecido das raízes foi negativamente correlacionada com fósforo, potássio e pH do solo. O diâmetro das raízes foi positivamente correlacionado com carbono, matéria orgânica, cálcio e água. O comprimento dos pelos absorventes foi correlacionado positivamente com fósforo e pH do solo e negativamente correlacionado com carbono, matéria orgânica, cálcio e água. A incidência de pelos absorventes foi negativamente correlacionada com carbono, matéria orgânica, cálcio e água.

CONCENTRAÇÃO DE NUTRIENTES NAS RAÍZES - As concentrações de nutrientes nas raízes finas das áreas estudadas durante o período favorável e desfavorável de crescimento das plantas estão expostas na Tabela 5. Geralmente a área de gramíneas

apresentou concentrações mais baixas para todos os nutrientes. As áreas de floresta secundária e madura apresentaram as maiores concentrações, com exceção do fósforo e cobre que foram mais concentrados na área de capoeira. Para todas as áreas, verificou-se que o nitrogênio, fósforo e manganês aumentaram as concentrações nas raízes durante o período desfavorável e sofreram diminuição das concentrações no período favorável de crescimento. Ao contrário, o boro acumulou nas raízes absorventes durante o período favorável e foi utilizado mais pelas plantas durante o período desfavorável. Os demais nutrientes não apresentaram padrão de acúmulo ou consumo mais evidente entre os dois períodos distintos de crescimento das plantas.

Os coeficientes de correlação de Pearson entre as concentrações de nutrientes nas raízes finas e as suas características são apresentados na Tabela 6. Nutrientes como o nitrogênio, cálcio, magnésio e manganês foram aqueles que apresentaram maiores correlações com as características das raízes finas. A massa seca das raízes finas foi positivamente correlacionada com nitrogênio, cálcio, magnésio, boro e manganês. O comprimento específico foi positivamente correlacionado com fósforo e zinco e negativamente correlacionado com nitrogênio, cálcio, magnésio e manganês. A densidade do tecido das raízes finas foi positivamente correlacionada com nitrogênio, cálcio e manganês e negativamente correlacionada com fósforo. O diâmetro foi positivamente correlacionado com nitrogênio, potássio, cálcio, magnésio e manganês. O comprimento dos pelos absorventes foi negativamente correlacionado com nitrogênio, cálcio, magnésio e manganês. A incidência dos pelos foi negativamente correlacionada com nitrogênio, potássio, cálcio, magnésio e manganês.

**COLONIZAÇÃO DAS RAÍZES POR FMA** - A colonização das raízes finas pelos FMA foi de 66 (%) nas gramíneas, de 68 (%) na capoeira, de 52 (%) na floresta secundária e de 17 (%) na floresta madura (Fig. 10), diminuindo com o avanço dos grupos ecológicos da sucessão. As áreas de gramíneas e capoeira apresentaram as maiores médias para a colonização das raízes, porém não diferiram entre si. A floresta secundária apresentou média para a colonização das raízes significativamente menor do que as gramíneas e capoeira. A floresta madura apresentou a menor média para a colonização das raízes e foi significativamente menor do que as demais áreas. A sazonalidade climática influenciou a colonização micorrízica, sendo que houve menor colonização durante o período desfavorável de crescimento, exceto na floresta madura.

Os coeficientes de correlação de Pearson entre a colonização das raízes, suas características morfológicas, as concentrações de nutrientes nas raízes, atributos químicos do solo e as variáveis ambientais estão apresentados na Tabela 7. A colonização das raízes finas por FMA foi positivamente correlacionada com o comprimento específico das raízes, incidência e comprimento de pelos absorventes e negativamente correlacionada com a massa seca, densidade do tecido e diâmetro das raízes finas. A colonização das raízes finas pelos FMA foi positivamente correlacionada com a concentração de zinco nas raízes e negativamente correlacionada com nitrogênio, potássio, cálcio, magnésio e manganês. A colonização das raízes pelos FMA foi positivamente correlacionada com a concentração de fósforo no solo e negativamente correlacionada com carbono, matéria orgânica e cálcio. A colonização micorrízica foi negativamente correlacionada com o teor de água no solo.

## **Discussão**

PRODUÇÃO DAS RAÍZES DURANTE A SUCESSÃO ECOLÓGICA - A produção de raízes finas aumentou com a complexidade ecológica entre as quatro áreas estudadas. Estes resultados também têm sido encontrados em florestas de diferentes regiões do mundo (Gower 1987, Maycock e Congdon 2000, Hertel *et al.* 2003, Jaramillo *et al.* 2003), com correspondente incremento da massa das raízes com o aumento da idade da vegetação (Hertel *et al.* 2003), matéria orgânica, ciclagem de nutrientes e melhoria das propriedades químicas do solo (Cairns *et al.* 1997, Vogt *et al.* 2006). A produção de raízes finas e o seu comprimento foram equivalentes entre a floresta secundária e floresta madura, sugerindo que as espécies de plantas da floresta secundária alocam mais recursos na construção de raízes finas que são necessárias para manter as elevadas taxas de crescimento e demanda metabólica. A produção e o comprimento das raízes podem ser equivalentes ou até maiores em florestas secundárias do que nas florestas maduras (Cavalheiro e Nepstad 1996, Cavelier *et al.* 1996, Zangaro *et al.* 2008). A disponibilidade de nutrientes no solo pode influenciar no aumento ou diminuição da produção das raízes absorventes (Hendricks *et al.* 1993, Son e Hwang 2003). Neste estudo foi verificado que durante a sucessão ecológica ocorreu um concomitante aumento da massa das raízes, da concentração de nutrientes no solo e nos tecidos das raízes.

O aumento da massa seca das raízes finas durante a sucessão ecológica também tem sido observado em outras regiões tropicais (Jaramillo *et al.* 2003, Muthukumar *et al.* 2003; Zangaro *et al.* 2008, 2012). A elevada produção de raízes finas em florestas tropicais pode refletir a necessidade de uma elevada alocação de recursos para as raízes nestas

comunidades vegetais, associada à elevada demanda por água e nutrientes para a incorporação de uma substancial biomassa da parte aérea (Muthukumar *et al.* 2003).

CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DAS RAÍZES - A massa seca das raízes não consiste em um bom indicativo da área de influência desse sistema, visto que alterações na arquitetura e na distribuição podem ocorrer sem alterações correspondentes da massa total das raízes (Chen *et al.* 2004, Hodge 2004). A aquisição de nutrientes pelas raízes é influenciada mais pelo comprimento total e diâmetro das raízes do que pela massa, sendo que e o comprimento é inversamente proporcional ao diâmetro (Eissenstat 1992). Como o diâmetro das raízes influencia o influxo de fósforo, que aumenta à medida que há decréscimo do diâmetro, as raízes finas de menor diâmetro apresentam maior potencial de exploração do solo (Itoh e Barber 1983) e tendem a apresentar distribuição mais densa por volume de solo em comparação com as raízes finas de maior diâmetro, além de uma maior taxa de renovação e menor tempo de vida (Wells e Eissenstat 2001). O aumento do diâmetro das raízes finas durante a sucessão ecológica tem sido observado com frequência em muitos estudos (Jaramillo *et al.* 2003; Zangaro *et al.* 2005, 2007, 2008, 2012), estando relacionado às diferentes exigências metabólicas que as comunidades vegetais expressam ao longo da sucessão ecológica. Além disso, raízes com maior diâmetro têm menor potencial de exploração e aquisição de nutrientes (Eissenstat 1992, Itoh e Barber 1983), diminuindo o volume de solo que pode ser efetivamente explorado (Zangaro *et al.* 2007).

A proliferação do sistema de raízes finas favorece a captura de nutrientes, sendo que a arquitetura do sistema de raízes, que reflete o potencial para aquisição de recursos do solo, está relacionada com o comprimento específico, o diâmetro, a densidade do tecido, além do comprimento e da incidência de pelos absorventes (Ryser e Lambers 1995, Wright e Westoby 1999, Eissenstat *et al.* 2000, Hodge 2004, Zangaro *et al.* 2007). Neste estudo, o comprimento total das raízes finas, o comprimento específico, o comprimento e a incidência de pelos absorventes foram maiores nas plantas das áreas do início da sucessão ecológica do que das fases finais. Essa diferença expressa a elevada área da superfície das raízes que aumenta consideravelmente a área de exploração do solo (Föhse *et al.* 1991, Bates e Lynch 2001, Gahoonia *et al.* 2001, Zangaro *et al.* 2005). Estas características do sistema de raízes finas combinam com as espécies de crescimento rápido que exigem rápida aquisição de nutrientes para manter altas taxas de crescimento (Bazzaz 1991, Zangaro *et al.* 2003). Por outro lado, espécies arbóreas dos estádios tardios da sucessão ecológica apresentam raízes

absorventes com menor superfície e menor potencial de exploração e aquisição de recursos do solo, o que coincide com seu baixo metabolismo e lento crescimento.

As concentrações de nutrientes no solo e no tecido das raízes aumentaram durante o avanço da sucessão ecológica, que foi acompanhado de decréscimo no comprimento específico das raízes, incidência e comprimento de pelos absorventes e aumento da massa seca, da densidade do tecido e do diâmetro das raízes finas, com resultados semelhantes também encontrados por Zangaro *et al.* (2008, 2012). É possível que sejam encontradas relações entre o conteúdo de nutrientes no solo e nas raízes finas com as características morfológicas das raízes e sua produção durante o avanço do processo sucessional, entretanto, o potencial de absorção das raízes provavelmente depende mais dos grupos ecológicos das comunidades de plantas e suas exigências metabólicas do que das concentrações de nutrientes no solo e nas raízes.

Em síntese, as espécies que compõem os estádios iniciais da sucessão ecológica apresentam sistema de raízes absorventes com morfologia adaptada para um elevado potencial de exploração e aquisição de recursos do solo. Ocorrem em ambientes abertos com elevada incidência luminosa, apresentando alto potencial fotossintético, rápido crescimento e elevada demanda por nutrientes (Brown e Lugo 1994, Zangaro *et al.* 2003). Como a função primária das raízes finas é a aquisição de nutrientes, a sua adequada morfologia voltada para um aumento do potencial de exploração do solo representa uma adaptação que as espécies de crescimento rápido apresentam para adquirir nutrientes para suprir suas altas exigências metabólicas (Comas *et al.* 2002). As espécies dos estádios mais avançados ocorrem em ambientes sombreados, têm menor demanda por nutrientes, com baixas taxas fotossintéticas e de crescimento (Zangaro *et al.* 2000), apresentando sistema de raízes com menor potencial de exploração do solo.

INFLUÊNCIA DA SAZONALIDADE NA PRODUÇÃO E MORFOLOGIA DE RAÍZES FINAS - O período sazonal climático desfavorável ao crescimento das plantas nesta região tropical ocorre durante os meses de maio a setembro, quando o comprimento do dia é menor e a temperatura é mais baixa. O teor de água no solo permanece alto durante o ano todo, mesmo com menor precipitação neste período. A sazonalidade climática pode estar mais relacionada com as menores temperaturas e comprimento do dia do que com a precipitação. Portanto, nesta região há uma sutil variação da sazonalidade climática ao longo do ano, onde não são registradas amplitudes muito altas

das médias de temperatura e duração do dia entre os meses que correspondem ao período favorável e desfavorável ao crescimento das plantas.

A sazonalidade climática influenciou a produção das raízes finas nas quatro áreas estudadas. No período desfavorável para o crescimento das plantas foram registradas as médias mais baixas, principalmente nas áreas de gramíneas e capoeira, onde a renovação das raízes finas ocorreu no período desfavorável de crescimento. Este período exerceu menor influência nas florestas, onde a produção e troca das raízes finas foram mais uniformes ao longo do ano. Hendrick e Pregitzer (1996) e Dress e Boerner (2001) relataram que em florestas tropicais a produção e a mortalidade de raízes ocorreram durante todo o ano. Chen *et al.* (2004) encontraram que o padrão anual da produção de raízes foi consistente com a sazonalidade do clima em uma floresta aberta de eucaliptos no nordeste da Austrália. Sundarapandian e Swamy (1996) também relataram padrão sazonal da produção de raízes finas, com produção máxima observada durante a estação chuvosa e mínima na estação seca, em floresta tropical na Índia.

Como o conteúdo de água do solo foi uniforme durante o ano, é possível que a temperatura, a duração do dia e o inerente curto tempo de vida das espécies das fases iniciais da sucessão ecológica influenciaram na produção e troca das raízes absorventes. McMichael e Burke (1998) verificaram que as taxas de extensão em comprimento das raízes foram maiores em temperaturas mais elevadas. Hendrick e Pregitzer (1996) e Dress e Boerner (2001) verificaram que houve aumento da produção das raízes finas em florestas com o aumento da temperatura do solo. O aumento da luminosidade associada a dias mais longos também são fatores que estimulam com a maior produção das raízes finas (Fitter *et al.* 1998).

A sazonalidade climática influenciou a maioria dos parâmetros relacionados às características morfológicas das raízes em todas as fases da sucessão ecológica. O comprimento total, a incidência e o comprimento de pelos absorventes foram notadamente menores durante o período desfavorável de crescimento das plantas. Esta redução coincidiu com a baixa demanda metabólica das plantas durante o período desfavorável. As maiores concentrações de alguns nutrientes nas raízes durante o período desfavorável corroboram estas proposições. O acúmulo de nutrientes durante o período desfavorável coincidiu com a baixa produção das raízes finas e a menor utilização de nutrientes, representando uma reserva de nutrientes que pode ser utilizada durante o período favorável, quando há maior produção de raízes. Son e Lee (1997), e Son e Hwang (2003) também relatam flutuações sazonais da concentração de nutrientes nas raízes e relacionaram

com a variação na decomposição da serapilheira ao longo do ano, que influenciou a disponibilidade de nutrientes no solo e seus teores nas raízes.

#### COLONIZAÇÃO DAS RAÍZES POR FMA AO LONGO DA SUCESSÃO

- A colonização das raízes absorventes por FMA diminuiu com o avanço da sucessão ecológica. Aidar *et al.* (2004) observaram decréscimo da colonização das raízes por FMA com o aumento da idade em áreas de floresta Atlântica no sudeste do Brasil. Zangaro *et al.* (2000, 2008) também verificaram diminuição da colonização por FMA com o avanço da sucessão em áreas que se encontravam em diferentes fases da sucessão em floresta Atlântica no sul do Brasil. Zangaro *et al.* (2012) verificaram que a colonização por FMA foi muito semelhante em três ecossistemas do Brasil, representados por floresta Atlântica, floresta de Araucária e Pantanal. Foram observados valores semelhantes entre as áreas dos diferentes ecossistemas que representam um mesmo estágio sucessional, enquanto que ao longo da sucessão a colonização por FMA diminuiu. Diferenças quanto à intensidade da colonização das raízes por FMA em plantas tropicais podem ser atribuídas ao estágio ecológico sucessional das espécies (Huante *et al.* 1993, Siqueira *et al.* 1998; Zangaro *et al.* 2000, 2005). As espécies de plantas que compõem os estágios iniciais da sucessão ecológica, tipicamente exibem elevada colonização das raízes, enquanto que as espécies tardias exibem baixa colonização. Neste estudo, a diminuição da colonização das raízes por FMA durante o avanço da sucessão ecológica foi corroborada por estudos anteriores (Aidar *et al.* 2004; Zangaro *et al.* 2000, 2008, 2012) e discorda do proposto por Janos (1980, 1983) que sugeriu aumento da colonização micorrízica durante o avanço da sucessão em florestas tropicais na Costa Rica.

A colonização por FMA apresentou correlações com diversas características morfológicas das raízes finas dos diferentes grupos ecológicos da sucessão. Foi positivamente correlacionada com o comprimento específico, comprimento e a incidência de pelos absorventes, e correlacionada negativamente com a massa seca, diâmetro e a densidade do tecido. As espécies das fases iniciais da sucessão ecológica apresentaram colonização por FMA e morfologia das raízes finas que juntas maximizam a superfície das raízes e seu potencial de exploração. Por outro lado, as espécies das fases finais combinaram baixa colonização por FMA e morfologia adaptada para um baixo potencial de exploração do solo. Portanto, a colonização das raízes por FMA é influenciada consideravelmente por variações das características morfológicas que determinam a superfície das raízes e sua distribuição no solo. Corroborando este estudo, a relação entre as características morfológicas das raízes e a

colonização por FMA foi também obtida por Zangaro *et al.* (2005, 2007) em plântulas em casa de vegetação e também no campo (Zangaro *et al.* 2008, 2012).

A morfologia das raízes finas apresentada pelas espécies de plantas das fases iniciais da sucessão ecológica que reflete no incremento da área das raízes tende a aumentar a probabilidade de contato entre as raízes e os propágulos dos FMA presentes no solo (Zangaro *et al.* 2005) aumentando a colonização das raízes. Ao contrário, a morfologia das raízes finas das espécies de plantas das fases finais da sucessão, que exploram menor volume de solo, pode contribuir para diminuir as chances de contato com propágulos dos fungos presentes no solo (Zangaro *et al.* 2008, 2012). A reduzida colonização das raízes finas das espécies de plantas das fases finais da sucessão também pode ser devida à alta densidade do tecido das raízes finas. Estas espécies apresentam células corticais com paredes espessas, maior suberização e lignificação, que representam barreiras físicas à penetração das hifas dos FMA (Eissenstat 1992, Giovannetti *et al.* 1996), que podem limitar a colonização das raízes.

Geralmente, a porcentagem da colonização das raízes apresentou correlação negativa com as concentrações dos nutrientes nas raízes e no solo. Assim, o decréscimo das concentrações de nutrientes no solo e nas raízes, além de favorecer o desenvolvimento das características morfológicas voltadas para um aumento da área das raízes, também pode estimular a colonização por FMA. Estas observações estão de acordo com Zangaro *et al.* (2012) que também verificaram aumento das concentrações de nutrientes no solo e nas raízes, que foi acompanhado por diminuição da área das raízes e da colonização por FMA com o avanço da sucessão ecológica.

As comunidades vegetais características das fases iniciais da sucessão ecológica são caracterizadas por elevadas taxas de crescimento e estão sujeitas a maiores intensidades luminosas (Guariguata e Ostertag 2001), apresentando considerável capacidade fotossintética (Lusk *et al.* 2008), resultando em aumento da quantidade de fotoassimilados que podem ser exportados para as raízes (Nielsen *et al.* 1998, Lynch e Ho 2005), que ficam disponibilizados para a manutenção da alta colonização por FMA. Em estádios mais avançados da sucessão as espécies de plantas apresentam baixa taxa de crescimento e baixa demanda por nutrientes devido à adaptação ao crescente sombreamento (Reich *et al.* 1998). A baixa luminosidade influencia negativamente a concentração de carboidratos nas raízes finas (Gamage *et al.* 2004) e como consequência, a colonização por FMA tende a diminuir. A baixa demanda por nutrientes entre as espécies tardias da sucessão está ajustada com a baixa colonização por FMA, enquanto que a alta colonização das suas raízes torna o custo da

simbiose mais elevado, o que seria desvantajoso para plantas de habitats sombreados que necessitam conservar energia (Zangaro *et al.*, 2012).

A colonização por FMA foi menor no período desfavorável de crescimento das plantas. A diminuição da superfície das raízes neste período (menor comprimento total das raízes, menor comprimento e incidência de pelos absorventes) associada à diminuição da temperatura e da duração do dia, podem ter influenciado negativamente os níveis de colonização das raízes por FMA. Além disso, a diminuição da duração do dia e da intensidade luminosa diminui a disponibilidade de fotoassimilados para a manutenção dos FMA associados às raízes (Fitter *et al.* 1998, Nielsen *et al.* 1998).

## **Conclusão**

Verificou-se a existência de um modelo relacionado ao potencial de crescimento das plantas de diferentes estádios da sucessão ecológica nos trópicos. As adaptações das raízes finas que maximizam a aquisição de nutrientes, tais como as características morfológicas voltadas para o aumento em área e a elevada colonização por FMA estão relacionadas com as espécies de crescimento rápido e altas taxas metabólicas, que dominam as fases iniciais da sucessão ecológica. Ao contrário, as espécies de plantas que apresentam lento crescimento, baixo metabolismo e que dominam as fases finais da sucessão apresentam morfologia das raízes e colonização por FMA com características de baixa capacidade de exploração e aquisição de recursos do solo. Este modelo fica mais robusto quando verifica-se a influência da sazonalidade climática no potencial de aquisição de água e nutrientes pelas raízes, considerando todos os estádios da sucessão: durante o período favorável de crescimento das plantas, quando necessitam obter alta quantidade de recursos do solo, as características morfológicas e a colonização das raízes finas por FMA coincidiram com a máxima capacidade de exploração do solo e vice-versa.

## REFERÊNCIAS

- AIDAR, M. P. M., R. CARRENHO, E C. A. JOLY. 2004. Aspects of arbuscular mycorrhizal fungi in an Atlantic Forest chronosequence. *Biota Neotropica* 4: 1–15.
- BATES, T. R., E J. P. LYNCH. 2001. Root hairs confer a competitive advantage under low phosphorus availability. *Plant and Soil* 236: 243–250.
- BAYLIS, G. T. S. 1975. The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. *Em* F. E. Sanders, B. Mosse, e P. B. Tinker (Eds.). *Endomycorrhizas*, pp. 373–389. Academic Press, New York, U.S.A.
- BAZZAZ, F. A. 1991. Habitat selection in plants. *American Nature* 137: 116–130.
- BLOON, A. J., F. S. CHAPIN, E H. A. MONEY. 1985. Resource limitation in plants – an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematic* 16: 363–392.
- BLOOMFIELD, J., K. A. VOGT, E D. J. VOGT. 1993. Decay rate and substrate quality of fine roots and foliage of two tropical tree species in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Plant and Soil* 150: 233–245.
- BROWN, S., E A. E. LUGO. 1994. Rehabilitation of tropical lands: a key to sustaining development. *Restoration Ecology* 2: 97–111.
- CAIRNS, M. A., S. BROWN, E. H. HELMER, E G. A. BAUMGARDNER. 1997. Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia* 111: 1–11.
- CAVALHEIRO, K. O., E D. C. NEPSTAD. 1996. Deep soil heterogeneity and fine root distribution in forest and pastures of eastern Amazonia. *Plant and Soil* 182: 279–285.
- CAVELIER, J., J. ESTEVES, E B. ARJONA. 1996. Fine root biomass in three successional stages of an Andean cloud forest in Colombia. *Biotropica* 28: 728–736.
- CAVIGLIONE, J. H., L. R. B. KIIHL, P. H. CARAMORI, E D. OLIVEIRA. 2000. *Cartas climáticas do Paraná*. IAPAR, Londrina.
- CHEN, X., D. EAMUS, E L. B. HUTLEY. 2004. Seasonal patterns of fine-root productivity and turnover in a tropical savanna of northern Australia. *Journal of Tropical Ecology* 20: 221–224.
- COMAS, L. H., T. J. BOUMA, E D. M. EISSENSTAT. 2002. Linking root traits to potential growth rate in six temperate tree species. *Oecologia* 132: 34–43.
- CRAINE, J. M., E W. G. LEE. 2003. Covariation in leaf and root traits for native and non-native grasses along an altitudinal gradient in New Zealand. *Oecologia* 134: 471–478.
- DRESS, W. J., E R. E. J. BOERNER. 2001. Root dynamics of southern Ohio oak-hickory forests influences of prescribed fire and landscape position. *Canadian Journal of Forest Research* 31: 644–653.

- DUPONNOIS, R., C. PLENCHETTE, E. A. M. BÂ. 2001. Growth stimulation of seventeen fallow leguminous plants inoculated with *Glomus aggregatum* in Senegal. *European Journal of Soil Biology* 37: 181–186.
- EISSENSTAT, D. M. 1992. Costs and benefits of constructing roots of small diameter. *Journal of Plant Nutrition* 15: 763–782.
- EISSENSTAT, D. M., E. R. D. YANAI. 1997. The ecology of root life span. *Advances in Ecological Research* 27: 1–62.
- EISSENSTAT, D. M., C. E. WELLS, R. D. YANAI, E. J. L. WHITBECK. 2000. Building roots in a changing environment: implications for root longevity. *New Phytologist* 147: 33–42.
- FAO. 1994. Soil map of the world. FAO-UNESCO, Rome. FITTER, A. H., J. D. GRAVES, G. K. SELF, T. K. BROWN, D. S. BOGIE, E. K. TAYLOR. 1998. Root production, turnover and respiration under two grassland types along an altitudinal gradient: influence of temperature and solar radiation. *Oecologia* 114: 20–30.
- FÖEHSE, D., N. CLAASSEN, E. A. JUNGK. 1991. Phosphorus efficiency of plants II. Significance of root radius, root hairs and cation-anion balance for phosphorus influx in seven plant species. *Plant and Soil* 132: 261–271.
- GAHOONIA, T. S., N. E. NIELSEN, P. A. JOSHI, E. A. JAHOOR. 2001. A root hairless barley mutant for elucidating genetics of root hairs and phosphorus uptake. *Plant and Soil* 235: 211–219.
- GAMAGE, H. K., B. M. P. SINGHAKUMARA, E. M. S. ASHTON. 2004. Effects of light and fertilization on arbuscular mycorrhizal colonization and growth of tropical rain-forest *Syzygium* tree seedlings. *Journal of Tropical Ecology* 20: 525–534.
- GIOVANNETTI, M., E. B. MOSSE. 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infections in roots. *New Phytologist* 84: 489–500.
- GIOVANNETTI, M., C. S. BRANA, A. S. CITERNESI, E. L. AVIO. 1996. Analysis of factors involved in fungal recognition responses to host derived signals by arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 133: 65–71.
- GOWER, S. T. 1987. Relations between mineral nutrient availability and fine root biomass in two Costa Rican tropical wet forests: A hypothesis. *Biotropica* 19: 171–175.
- GUARIGUATA, M. R., E. R. OSTERTAG. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and function characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185–206.
- HENDRICK R. L., E. K. S. PREGITZER. 1996. Applications of minirhizotrons to understand root function in forests and other natural ecosystems. *Plant and Soil* 185: 293–304.
- HENDRICKS J. J., K. J. NADELHOFFER E. J. D. ABER. 1993. Assessing the role of fine roots in carbon and nutrient cycling. *Tree* 8: 174–178.

- HERTEL, D., C. LEUSCHNER, E. D. HÖLSCHER. 2003. Size and Structure of Fine Root Systems in Old-growth and Secondary Tropical Montane Forests (Costa Rica). *Biotropica* 35: 143–153.
- HODGE, A. 2004. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of Nutrients. *New Phytologist* 162: 9–24.
- HOLDAWAY, R. J., S. J. RICHARDSON, I. A. DICKIE, D. A. PELTZER, E. D. A. COOMES. 2011. Species- and community-level patterns in fine root traits along a 120 000-year soil chronosequence in temperate rain forest. *Journal of Ecology* 99: 954–963.
- HUANTE, P., E. RINCON, E. E. B. ALLEN. 1993. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae on seedling growth of four tree species from the tropical deciduous forest in Mexico. *Mycorrhiza* 2: 141–145.
- ITOH, S., E. S. A. BARBER. 1983. Phosphorus uptake by six plant species as related to root hairs. *Agronomy Journal* 75: 457–461.
- JACKSON, R. B., J. CANADELL, J. R. EHLERINGER, H. A. MOONEY, O. E. SALA, E. E. D. SCHULZE. 1996. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia* 108: 389–411.
- JACKSON, R. B., H. A. MOONEY, E. E. D. SCHULZE. 1997. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of National Academy Science* 94: 7362–7366.
- JANOS, D. P. 1980. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* 12: 56–64.
- JANOS, D. P. 1983. Tropical mycorrhizas, nutrient cycles and plant growth. *Em S. L. Sutton, T. C. Whitmore, e A. C. Chadwick (Eds.). Tropical rain forest: Ecology and management*, pp. 327–345. Blackwell Scientific Publications, Oxford, U.K.
- JARAMILLO, V. J., R. AHEDO-HERNÁNDEZ, E. J. B. KAUFFMAN. 2003. Root biomass and carbon in a tropical evergreen forest of Mexico: changes with secondary succession and forest conversion to pasture. *Journal of Tropical Ecology* 19: 457–464.
- LUSK, C. H., P. B. REICH, R. A. MONTGOMERY, D. D. ACKERLY, E. J. CAVENDER-BARES. 2008. Why are evergreen leaves so contrary about shade? *Trends in Ecology Evolution* 23: 299–303.
- LYNCH, J. P., E. M. D. HO. 2005. Rhizoeconomics: carbon costs of phosphorus acquisition. *Plant and Soil* 269:45–56.
- MANJUNATH, A., E. M. HABTE. 1991. Root morphological characteristics of host species having distinct mycorrhizal dependency. *Canadian Journal of Botany* 69: 671–676.
- MAYCOCK, C. R., E. R. A. CONGDON. 2000. Fine root biomass and soil N and P in north Queensland rain forests. *Biotropica* 32: 185–190.
- McCLAUGHERTY, C. A., J. D. ABER, E. J. M. MELILLO. 1984. Decomposition dynamics of fine roots in forested ecosystems. *Oikos* 42: 378–386.

- McMICHAEL, B. L., E. J. J. BURKE. 1998. Soil temperature and root growth. *HortScience* 33: 947–951.
- MOSSE, B. 1973. Plant growth responses to vesicular–arbuscular mycorrhizae in soil given additional phosphate. *New Phytologist* 72: 127–136.
- MUTHUKUMAR, T., L. SHA, X. YANG, M. CAO, J. TANG, E. Z. ZHENG. 2003. Distribution of roots and arbuscular mycorrhizal associations in tropical forest types of Xishuangbanna, southwest China. *Applied Soil Ecology* 22: 241–253.
- NIELSEN, K. L., T. J. BOUMA, J. P. LYNCH, E. D. M. EISSENSTAT. 1998. Effects of phosphorus availability and vesicular–arbuscular mycorrhizas on the carbon budget of common bean (*Phaseolus vulgaris*). *New Phytologist* 139: 647–656.
- NORBURY, R. J., E. R. B. JACKSON. 2000. Root dynamics and global change: seeking an ecosystem perspective. *New Phytologist* 147: 3–12.
- PHILLIPS, J. M., E. D. S. HAYMAN. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society* 55: 157–160.
- RASTETTER, E. B., G. I. AGREN, E. G. R. SHAVER. 1997. Responses of N limited ecosystems to increased CO<sub>2</sub>: a balanced-nutrition, coupled-element-cycles model. *Ecological Applications* 7: 444–460.
- READ, D. J. 1991. Mycorrhizas in ecosystems. Nature's response to the 'Law of the minimum'. *Em* D. L. Hawksworth (Ed.). *Frontiers in Mycology*, pp. 101–130. C. A. B. International, Regensburg, Germany.
- REICH, P. B., M. G. TJOELKER, M. B. WALTERS, D. W. VANDERKLEIN, E. C. BUSCHENA. 1998. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional Ecology* 12: 327–338.
- ROBINSON, D., A. HODGE, E. A. H. FITTER. 2003. Constraints on the form and function of root systems. *Em* H. de Kroon, e E. J. W. Visser (Eds.). *Root Ecology*, pp. 1–31. Ecological Studies, Berlin, Germany.
- RYSER, P. 1996. The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: a comparison of five ecologically contrasting grasses. *Functional Ecology* 10: 717–723.
- RYSER, P., E. H. LAMBERS. 1995. Root and leaf attributes accounting for the performance of fast- and slow-growing grasses at different nutrient supply. *Plant and Soil* 170: 251–265.
- SCHENK, H. J., R. M. CALLAWAY, E. B. E. MAHALL. 1999. Spatial root segregation: are plants territorial? *Advances in Ecological Research* 28: 145–180.
- SCHWEIGER, P. F., A. D. ROBSON, E. N. BARROW. 1995. Root hair length determines beneficial effect of a *Glomus* species on shoot growth of some pasture species. *New Phytologist* 131: 247–254.

- SILVEIRA, M. 2006. A vegetação do Parque Estadual Mata dos Godoy. *Em* J. M. Torezan (Ed.). *Ecologia do Parque Estadual Mata dos Godoy*, pp. 19–27. ITEDES, Londrina.
- SIQUEIRA, J. O., M. A. C. CARNEIRO, N. CURI, S. C. S. ROSADO, E A. C. DAVIDE. 1998. Mycorrhizal colonization and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management* 107: 241–252.
- SIQUEIRA, J. O., E O. J. SAGGIN-JUNIOR. 2001. Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian native woody species. *Mycorrhiza* 11: 245–255.
- SON, Y., E I. K. LEE. 1997. Soil nitrogen mineralization in adjacent stands of larch, pine and oak in central Korea. *Annales des Sciences Forestieres* 54: 1–8.
- SON, Y., E J. H. HWANG. 2003. Fine root biomass, production and turnover in a fertilized *Larix leptolepis* plantation in central Korea. *Ecological Research* 18: 339–346.
- SUNDARAPANDIAN, S. M., E P. S. SWAMY, 1996. Fine root biomass distribution and productivity patterns under open and closed canopies of tropical forest ecosystems at Kodayar in Western Ghats, South India. *Forest Ecology and Management* 86: 181–192.
- TENNANT, D. A. 1975. Test of a modified line intersect method of estimating root length. *Journal of Ecology* 63: 995–1001.
- TRESEDER, K. K. 2004. A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO<sub>2</sub> in field studies. *New Phytologist* 164: 347–355.
- VOGT, K. A., D. J. VOGT, P. A. PALMIOTTO, P. BOON, J. O'HARA, E. H. ASBJOMSEN. 1996. Review of root dynamics in forest ecosystems groups by climate, climatic forest type and species. *Plant and Soil* 187: 159–219.
- WELLS, C. E., E D. M. EISSENSTAT. 2001. Marked differences in survivorship among apple roots of different diameters. *Ecology* 82: 882–892.
- WEST, J. B., J. F. ESPELETA, E L. A. DONOVAN. 2003. Root longevity and phenology differences between two co-occurring savanna bunchgrasses with different leaf habits. *Functional Ecology* 17: 20–28.
- WRIGHT, I. J., E M. WESTOBY. 1999. Differences in seedling growth behavior among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology* 87: 85–97.
- ZANGARO, W., V. L. R. BONONI, E S. B. TRUFEN. 2000. Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody species in South Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 16: 603–622.
- ZANGARO, W., S. M. A. NISIZAKI, J. C. B. DOMINGOS, E E. M. NAKANO. 2003. Mycorrhizal response and successional status in 80 woody species from south Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 19: 315–324.

- ZANGARO, W., F. R. NISHIDATE, F. R. S. CAMARGO, G. G. ROMAGNOLI, E J. VANDRESEN. 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., G. ANDRADE, M. A. NOGUEIRA, F. R. NISHIDATE, E J. VANDRESEN. 2007. Relation among soil fertility, arbuscular mycorrhizas and root morphology in the growth of 12 successional native woody species from the south of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 23: 53–62.
- ZANGARO, W., R. L. de ASSIS, L. V. ROSTIROLA, P. SOUZA, M. C. GONÇALVES, G. ANDRADE, E M. A. NOGUEIRA. 2008. Changes in arbuscular mycorrhizal associations and fine root traits in sites under different plant successional phases in southern Brazil. *Mycorrhiza* 19: 37–45.
- ZANGARO, W., E M. MOREIRA. 2010. Micorrizas Arbusculares nos biomas Floresta Atlântica e Florestas de Araucária. Em J. O. Siqueira, F. A. de Souza, E. J. B. N. Cardoso e S. M. Tsai (Eds.). *Micorrizas: trinta anos de pesquisa no Brasil*, pp. 279–310. Editora UFLA, Lavras, MG.
- ZANGARO, W., R. A. ALVES, L. E. LESCANO, A. P. ANSANELO, E M. A. NOGUEIRA. 2012. Investment in Fine Roots and Arbuscular Mycorrhizal Fungi Decrease During Succession in Three Brazilian Ecosystems. *Biotropica* (in press).

**Tabela 1** - Coeficientes de correlação de Pearson entre as características morfológicas das raízes finas (MSR massa seca das raízes, CR comprimento total das raízes, CER comprimento específico das raízes, DTR densidade do tecido das raízes, DR diâmetro das raízes, IPA incidência de pêlos absorventes, CPA comprimento dos pêlos absorventes); nas áreas de gramínea, capoeira, floresta secundária e floresta madura.

	CR	CER	DTR	DR	IPA	CPA
MSR	0,64 <sup>***</sup>	-0,74 <sup>***</sup>	0,58 <sup>***</sup>	0,58 <sup>***</sup>	-0,48 <sup>***</sup>	-0,41 <sup>**</sup>
CR		-0,10 <sup>ns</sup>	-0,02 <sup>ns</sup>	0,01 <sup>ns</sup>	0,16 <sup>ns</sup>	0,32 <sup>*</sup>
CER			-0,65 <sup>***</sup>	-0,69 <sup>***</sup>	0,67 <sup>***</sup>	0,68 <sup>***</sup>
DTR				0,35 <sup>*</sup>	-0,53 <sup>***</sup>	-0,64 <sup>***</sup>
DR					-0,91 <sup>***</sup>	-0,77 <sup>***</sup>
IPA						0,87 <sup>***</sup>

Dados para comparação (n = 52) são medidas mensais obtidas nas quatro áreas. \* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,01$ ; \*\*\* $p < 0,001$  e ns  $p > 0,05$ .

**Tabela 2** - Coeficientes de correlação de Pearson entre as características das raízes finas (MSR massa seca das raízes, CR comprimento total das raízes, CER comprimento específico das raízes, DTR densidade do tecido das raízes, DR diâmetro das raízes, IPA incidência de pêlos absorventes, CPA comprimento dos pêlos absorventes) e os parâmetros ambientais para as áreas de gramínea, capoeira, floresta secundária, floresta madura e sucessão.

	MSR	CR	CER	DTR	DR	CPA	IPA
<b>Gramíneas</b>							
Temperatura	0,50 <sup>ns</sup>	0,47 <sup>ns</sup>	0,11 <sup>ns</sup>	0,25 <sup>ns</sup>	-0,37 <sup>ns</sup>	0,49 <sup>ns</sup>	0,64 <sup>*</sup>
Luminosidad e	0,35 <sup>ns</sup>	0,32 <sup>ns</sup>	-0,03 <sup>ns</sup>	0,34 <sup>ns</sup>	-0,48 <sup>ns</sup>	0,44 <sup>ns</sup>	0,68 <sup>*</sup>
Precipitação	0,05 <sup>ns</sup>	0,02 <sup>ns</sup>	-0,36 <sup>ns</sup>	-0,04 <sup>ns</sup>	0,23 <sup>ns</sup>	0,21 <sup>ns</sup>	0,67 <sup>*</sup>
Água do solo	-0,64 <sup>*</sup>	-0,60 <sup>*</sup>	-0,07 <sup>ns</sup>	-0,01 <sup>ns</sup>	0,26 <sup>ns</sup>	-0,55 <sup>*</sup>	-0,26 <sup>ns</sup>
<b>Capoeira</b>							
Temperatura	0,74 <sup>**</sup>	0,34 <sup>ns</sup>	-0,15 <sup>ns</sup>	0,46 <sup>ns</sup>	-0,44 <sup>ns</sup>	0,25 <sup>ns</sup>	0,57 <sup>*</sup>
Luminosidad e	0,83 <sup>***</sup>	0,55 <sup>*</sup>	-0,16 <sup>ns</sup>	0,59 <sup>*</sup>	-0,39 <sup>ns</sup>	0,06 <sup>ns</sup>	0,48 <sup>ns</sup>
Precipitação	0,56 <sup>*</sup>	0,65 <sup>*</sup>	0,01 <sup>ns</sup>	0,22 <sup>ns</sup>	-0,09 <sup>ns</sup>	0,17 <sup>ns</sup>	0,27 <sup>ns</sup>
Água do solo	-0,13 <sup>ns</sup>	-0,20 <sup>ns</sup>	-0,39 <sup>ns</sup>	-0,15 <sup>ns</sup>	0,26 <sup>ns</sup>	-0,67 <sup>*</sup>	-0,46 <sup>ns</sup>
<b>Secundária</b>							
Temperatura	0,11 <sup>ns</sup>	0,02 <sup>ns</sup>	-0,06 <sup>ns</sup>	0,18 <sup>ns</sup>	-0,10 <sup>ns</sup>	-0,01 <sup>ns</sup>	0,68 <sup>**</sup>
Luminosidad e	0,16 <sup>ns</sup>	-0,07 <sup>ns</sup>	-0,25 <sup>ns</sup>	0,22 <sup>ns</sup>	0,01 <sup>ns</sup>	-0,18 <sup>ns</sup>	0,61 <sup>*</sup>
Precipitação	0,39 <sup>ns</sup>	0,34 <sup>ns</sup>	-0,10 <sup>ns</sup>	-0,01 <sup>ns</sup>	-0,07 <sup>ns</sup>	0,22 <sup>ns</sup>	0,38 <sup>ns</sup>
Água do solo	-0,06 <sup>ns</sup>	0,13 <sup>ns</sup>	0,25 <sup>ns</sup>	-0,42 <sup>ns</sup>	0,01 <sup>ns</sup>	-0,02 <sup>ns</sup>	-0,16 <sup>ns</sup>
<b>Madura</b>							
Temperatura	0,31 <sup>ns</sup>	0,03 <sup>ns</sup>	-0,26 <sup>ns</sup>	0,44 <sup>ns</sup>	0,13 <sup>ns</sup>	0,08 <sup>ns</sup>	0,30 <sup>ns</sup>
Luminosidad e	0,18 <sup>ns</sup>	0,14 <sup>ns</sup>	-0,20 <sup>ns</sup>	0,33 <sup>ns</sup>	0,09 <sup>ns</sup>	0,22 <sup>ns</sup>	0,44 <sup>ns</sup>
Precipitação	0,56 <sup>*</sup>	0,39 <sup>ns</sup>	0,09 <sup>ns</sup>	-0,19 <sup>ns</sup>	0,08 <sup>ns</sup>	0,32 <sup>ns</sup>	0,36 <sup>ns</sup>
Água do solo	0,32 <sup>ns</sup>	0,25 <sup>ns</sup>	0,21 <sup>ns</sup>	-0,48 <sup>ns</sup>	0,06 <sup>ns</sup>	-0,12 <sup>ns</sup>	-0,20 <sup>ns</sup>
<b>Sucessão</b>							
Temperatura	0,19 <sup>ns</sup>	0,24 <sup>ns</sup>	-0,02 <sup>ns</sup>	0,16 <sup>ns</sup>	-0,14 <sup>ns</sup>	0,13 <sup>ns</sup>	0,22 <sup>ns</sup>
Luminosidad e	0,19 <sup>ns</sup>	0,19 <sup>ns</sup>	-0,06 <sup>ns</sup>	0,21 <sup>ns</sup>	-0,12 <sup>ns</sup>	0,06 <sup>ns</sup>	0,20 <sup>ns</sup>
Precipitação	0,15 <sup>ns</sup>	0,20 <sup>ns</sup>	-0,07 <sup>ns</sup>	-0,01 <sup>ns</sup>	0,02 <sup>ns</sup>	0,11 <sup>ns</sup>	0,16 <sup>ns</sup>

Dados para comparação: (n = 13) são medidas mensais para cada área; (n = 52) para a sucessão. \* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,01$ ; \*\*\* $p < 0,001$  e ns  $p > 0,05$ .

**Tabela 3** - Valores médios ( $\pm DP$ ,  $n=13$ ) dos resultados da análise química do solo nas áreas de gramíneas, capoeira, floresta secundária e floresta madura, na profundidade de 0-5 cm.

	Gramíneas	Capoeira	Secundária	Madura
P (mg dm <sup>3</sup> )	1,72±0,24	16,5±6,81	5,23±1,02	4,66±0,68
C (mg dm <sup>3</sup> )	9,84±3,19	44,6±7,11	51,4±1,73	51,7±5,72
Ca (cmol <sub>c</sub> dm <sup>3</sup> )	2,53±0,64	10,4±2,48	10,9±1,65	9,83±1,93
Mg (cmol <sub>c</sub> dm <sup>3</sup> )	2,20±0,21	4,13±0,23	4,02±0,35	3,29±0,57
K (cmol <sub>c</sub> dm <sup>3</sup> )	0,38±0,10	0,84±0,23	0,64±0,21	0,51±0,13
Al (cmol <sub>c</sub> dm <sup>3</sup> )	0	0	0	0
pH (Ca Cl <sub>2</sub> )	5,43±0,18	5,76±0,39	5,45±0,18	5,47±0,43
H+Al (cmol <sub>c</sub> dm <sup>3</sup> )	3,66±0,35	4,42±0,72	4,99±0,56	5,51±1,83

**Tabela 4** - Coeficientes de correlação de Pearson entre as características das raízes finas (MSR massa seca das raízes, CR comprimento total das raízes, CER comprimento específico das raízes, DTR densidade do tecido das raízes, DR diâmetro das raízes, IPA incidência de pêlos absorventes, CPA comprimento dos pêlos absorventes) com as propriedades químicas do solo nas áreas de gramínea, capoeira, floresta secundária e floresta madura.

	Propriedades do solo								
	P	C	MO	pH	H+Al	Ca	Mg	K	Água
MSR	-0,30*	0,50***	0,51***	-0,12 <sup>ns</sup>	0,28*	0,40**	0,34*	-0,12 <sup>ns</sup>	0,45***
CR	0,09 <sup>ns</sup>	0,16 <sup>ns</sup>	0,12 <sup>ns</sup>	0,14 <sup>ns</sup>	-0,04 <sup>ns</sup>	0,21 <sup>ns</sup>	0,34*	0,09 <sup>ns</sup>	0,01 <sup>ns</sup>
CER	0,60***	-0,41**	-0,48***	0,28*	-0,37**	-0,26 <sup>ns</sup>	-0,08 <sup>ns</sup>	0,33*	-0,49***
DTR	-0,51***	0,24 <sup>ns</sup>	0,27 <sup>ns</sup>	-0,42**	0,30*	0,09 <sup>ns</sup>	-0,02 <sup>ns</sup>	-0,35*	0,21 <sup>ns</sup>
DR	-0,17 <sup>ns</sup>	0,66***	0,70***	-0,12 <sup>ns</sup>	0,55***	0,47***	0,19 <sup>ns</sup>	-0,08 <sup>ns</sup>	0,76***
CPA	0,45***	-0,49***	-0,54***	0,32*	-0,49***	-0,31*	-0,05 <sup>ns</sup>	0,17 <sup>ns</sup>	-0,66***
IPA	0,25 <sup>ns</sup>	-0,63***	-0,66***	0,23 <sup>ns</sup>	-0,62***	-0,44**	-0,15 <sup>ns</sup>	0,10 <sup>ns</sup>	-0,76***

Dados para comparação ( $n = 52$ ) são medidas mensais entre as quatro áreas. \* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,01$ ; \*\*\* $p < 0,001$  e  $ns p > 0,05$ .

**Tabela 5** - Valores médios ( $\pm DP$ ,  $n=13$ ) para as concentrações de nutrientes nas raízes finas durante o período favorável (F,  $n=8$ ) e desfavorável (D,  $n=5$ ) ao crescimento das plantas, nas áreas de gramíneas, capoeira, floresta secundária e floresta madura. F/D razão entre a concentração no período favorável e no período desfavorável ao crescimento das plantas.

		Gramíneas	Capoeira	Secundaria	Madura
N ( $\text{g kg}^{-1}$ )	F	3,78 $\pm$ 0,82	9,98 $\pm$ 1,70	15,8 $\pm$ 1,24	12,8 $\pm$ 1,45
	D	5,78 $\pm$ 0,60	14,1 $\pm$ 1,45	18,3 $\pm$ 1,39	15,3 $\pm$ 0,77
	F/D	0,65	0,71	0,86	0,84
P ( $\text{g kg}^{-1}$ )	F	0,25 $\pm$ 0,02	0,90 $\pm$ 0,24	0,51 $\pm$ 0,08	0,54 $\pm$ 0,07
	D	0,33 $\pm$ 0,03	1,17 $\pm$ 0,06	0,60 $\pm$ 0,10	0,61 $\pm$ 0,02
	F/D	0,76	0,77	0,85	0,89
K ( $\text{g kg}^{-1}$ )	F	2,00 $\pm$ 1,19	7,75 $\pm$ 2,71	5,25 $\pm$ 1,39	9,25 $\pm$ 2,60
	D	1,40 $\pm$ 0,54	9,80 $\pm$ 1,64	5,40 $\pm$ 1,14	9,00 $\pm$ 1,87
	F/D	1,43	0,79	0,97	1,03
Ca ( $\text{g kg}^{-1}$ )	F	4,91 $\pm$ 1,04	8,47 $\pm$ 0,54	10,4 $\pm$ 1,25	11,6 $\pm$ 1,42
	D	4,21 $\pm$ 0,74	8,53 $\pm$ 0,92	9,72 $\pm$ 0,34	11,7 $\pm$ 1,79
	F/D	1,17	0,99	1,07	0,99
Mg ( $\text{g kg}^{-1}$ )	F	0,85 $\pm$ 0,07	1,81 $\pm$ 0,44	2,02 $\pm$ 0,30	2,34 $\pm$ 0,27
	D	1,13 $\pm$ 0,08	2,61 $\pm$ 0,20	2,36 $\pm$ 0,18	2,70 $\pm$ 0,22
	F/D	0,75	0,69	0,86	0,87
Cu ( $\text{mg kg}^{-1}$ )	F	134 $\pm$ 19,1	146 $\pm$ 32,7	114 $\pm$ 22,5	135 $\pm$ 27,5
	D	136 $\pm$ 17,3	147 $\pm$ 3,06	122 $\pm$ 31,8	134 $\pm$ 12,2
	F/D	0,99	0,99	0,93	1,01
Zn ( $\text{mg kg}^{-1}$ )	F	19,9 $\pm$ 3,31	78,4 $\pm$ 10,9	69,2 $\pm$ 28,8	77,2 $\pm$ 21,4
	D	24,0 $\pm$ 4,46	78,1 $\pm$ 13,9	67,0 $\pm$ 16,3	79,6 $\pm$ 18,9
	F/D	0,83	1,00	1,03	0,97
B ( $\text{mg kg}^{-1}$ )	F	31,7 $\pm$ 3,35	44,4 $\pm$ 11,0	49,1 $\pm$ 12,5	41,7 $\pm$ 10,6
	D	21,3 $\pm$ 4,59	26,9 $\pm$ 2,65	27,4 $\pm$ 7,23	28,1 $\pm$ 2,08
	F/D	1,49	1,65	1,79	1,48
Mn ( $\text{mg kg}^{-1}$ )	F	117 $\pm$ 11,1	143 $\pm$ 21,6	166 $\pm$ 20,4	235 $\pm$ 23,0
	D	119 $\pm$ 6,24	157 $\pm$ 6,94	190 $\pm$ 32,7	264 $\pm$ 31,8
	F/D	0,98	0,91	0,87	0,89

**Tabela 6** - Coeficientes de correlação de Pearson entre as características das raízes finas (MSR massa seca das raízes, CR comprimento total das raízes, CER comprimento específico das raízes, DTR densidade do tecido das raízes, DR diâmetro das raízes, IPA incidência de pêlos absorventes, CPA comprimento dos pêlos absorventes) com as concentrações de nutrientes nas raízes nas áreas de gramínea, capoeira, floresta secundária e floresta madura.

	Concentrações de nutrientes nas raízes								
	N	P	K	Ca	Mg	Cu	Zn	B	Mn
MSR	0,54 <sup>***</sup>	-0,26 <sup>ns</sup>	0,04 <sup>ns</sup>	0,53 <sup>***</sup>	0,32 <sup>*</sup>	-0,23 <sup>ns</sup>	-0,06 <sup>ns</sup>	0,28 <sup>*</sup>	0,50 <sup>***</sup>
CR	0,16 <sup>ns</sup>	-0,07 <sup>ns</sup>	-0,07 <sup>ns</sup>	0,06 <sup>ns</sup>	0,01 <sup>ns</sup>	-0,14 <sup>ns</sup>	0,21 <sup>ns</sup>	0,17 <sup>ns</sup>	-0,02 <sup>ns</sup>
CER	-0,43 <sup>**</sup>	0,34 <sup>*</sup>	-0,07 <sup>ns</sup>	-0,53 <sup>***</sup>	-0,30 <sup>*</sup>	0,12 <sup>ns</sup>	0,28 <sup>*</sup>	-0,13 <sup>ns</sup>	-0,58 <sup>***</sup>
DTR	0,40 <sup>**</sup>	-0,45 <sup>***</sup>	-0,16 <sup>ns</sup>	0,38 <sup>**</sup>	0,05 <sup>ns</sup>	-0,23 <sup>ns</sup>	-0,17 <sup>ns</sup>	0,23 <sup>ns</sup>	0,27 <sup>*</sup>
DR	0,59 <sup>***</sup>	0,01 <sup>ns</sup>	0,49 <sup>***</sup>	0,82 <sup>***</sup>	0,66 <sup>***</sup>	-0,11 <sup>ns</sup>	-0,20 <sup>ns</sup>	0,21 <sup>ns</sup>	0,84 <sup>***</sup>
CPA	-0,55 <sup>***</sup>	0,14 <sup>ns</sup>	-0,24 <sup>ns</sup>	-0,62 <sup>***</sup>	-0,48 <sup>**</sup>	0,06 <sup>ns</sup>	0,21 <sup>ns</sup>	-0,16 <sup>ns</sup>	-0,68 <sup>***</sup>
IPA	-0,66 <sup>***</sup>	0,02 <sup>ns</sup>	-0,42 <sup>**</sup>	-0,76 <sup>***</sup>	-0,62 <sup>***</sup>	0,13 <sup>ns</sup>	0,17 <sup>ns</sup>	-0,09 <sup>ns</sup>	-0,77 <sup>***</sup>

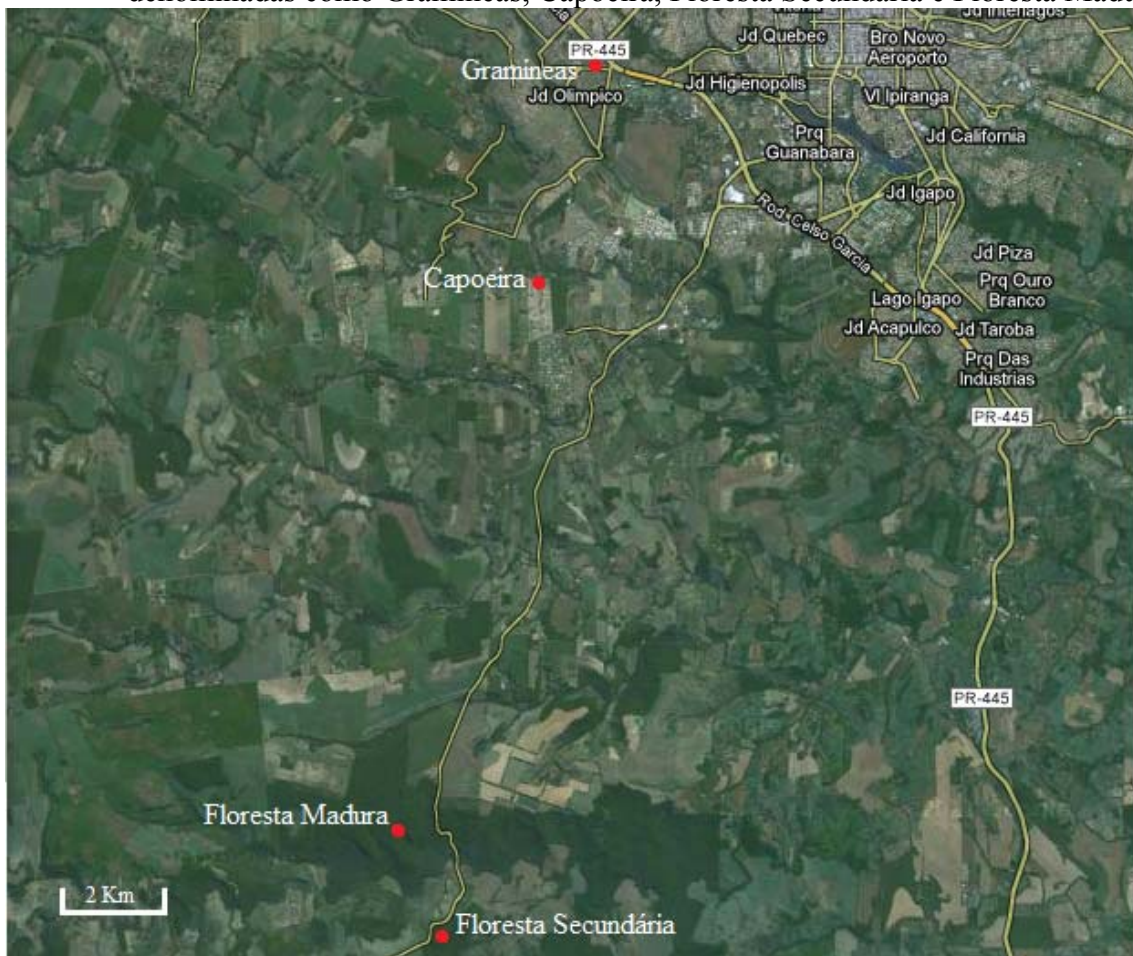
Dados para comparação (n = 52) são medidas mensais entre as quatro áreas. \* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,01$ ; \*\*\* $p < 0,001$  e ns  $p > 0,05$ .

**Tabela 7** - Coeficientes de correlação de Pearson entre a colonização das raízes por FMA e as características das raízes finas (MSR massa seca das raízes, CR comprimento total das raízes, CER comprimento específico das raízes, DTR densidade do tecido das raízes, DR diâmetro das raízes, IPA incidência de pêlos absorventes, CPA comprimento dos pêlos absorventes); as concentrações de nutrientes nas raízes; atributos químicos do solo e as variáveis ambientais, considerando os diferentes estádios da sucessão.

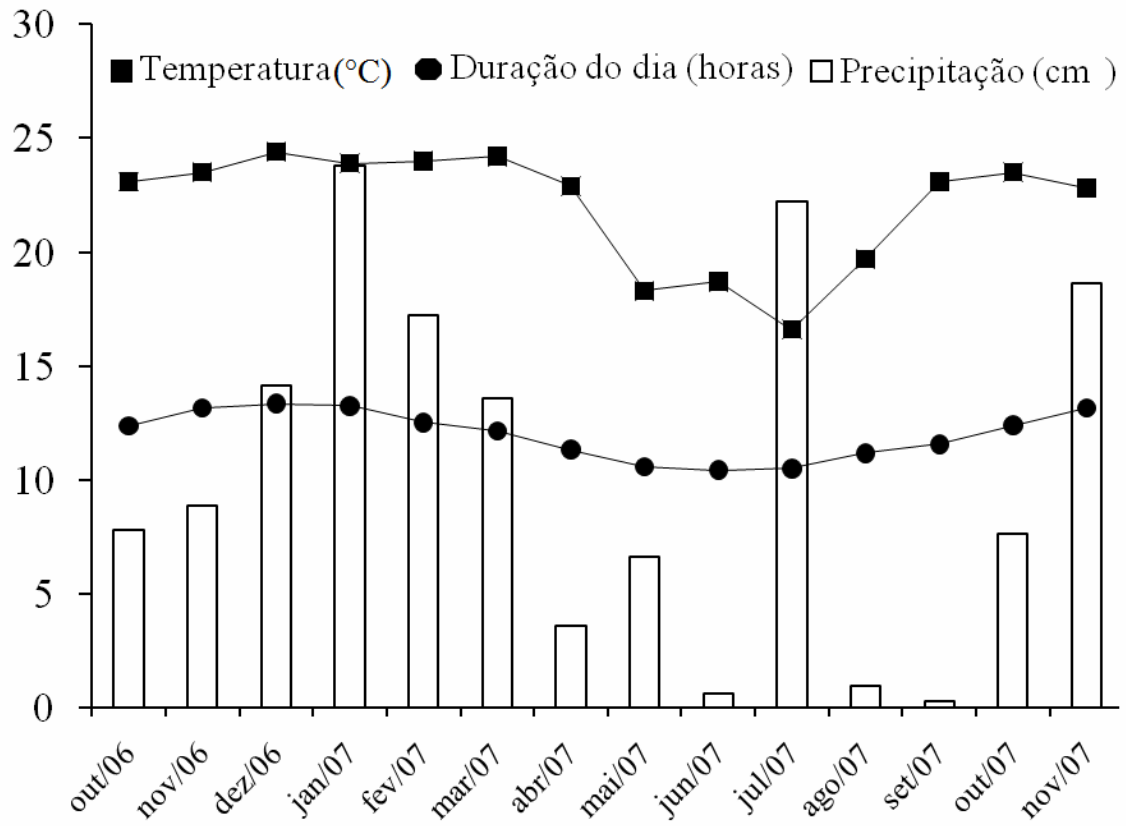
Morfologia das raízes								
MSR	CR	CER	DTR	DR	IPA	CPA		
-0,49 <sup>***</sup>	0,15 <sup>ns</sup>	0,68 <sup>***</sup>	-0,49 <sup>***</sup>	-0,94 <sup>***</sup>	0,92 <sup>***</sup>	0,83 <sup>***</sup>		
Concentrações de nutrientes nas raízes								
N	P	K	Ca	Mg	Cu	Zn	B	Mn
-0,50 <sup>***</sup>	0,15 <sup>ns</sup>	-0,38 <sup>**</sup>	-0,67 <sup>***</sup>	-0,56 <sup>***</sup>	0,13 <sup>ns</sup>	0,35 <sup>*</sup>	0,06 <sup>ns</sup>	-0,80 <sup>***</sup>
Atributos químicos do solo								
P	C	MO	pH	Ca	Mg	K		
0,38 <sup>***</sup>	-0,50 <sup>***</sup>	-0,54 <sup>***</sup>	0,19 <sup>ns</sup>	-0,31 <sup>*</sup>	-0,01 <sup>ns</sup>	0,24 <sup>ns</sup>		
Variáveis ambientais								
Temperatura	Luminosidade	Precipitação	Água no solo					
0,09 <sup>ns</sup>	0,09 <sup>ns</sup>	0,04 <sup>ns</sup>	-0,68 <sup>***</sup>					

Dados para comparação (n = 52) são medidas mensais entre as quatro áreas. \* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,01$ ; \*\*\* $p < 0,001$  e ns  $p > 0,05$ .

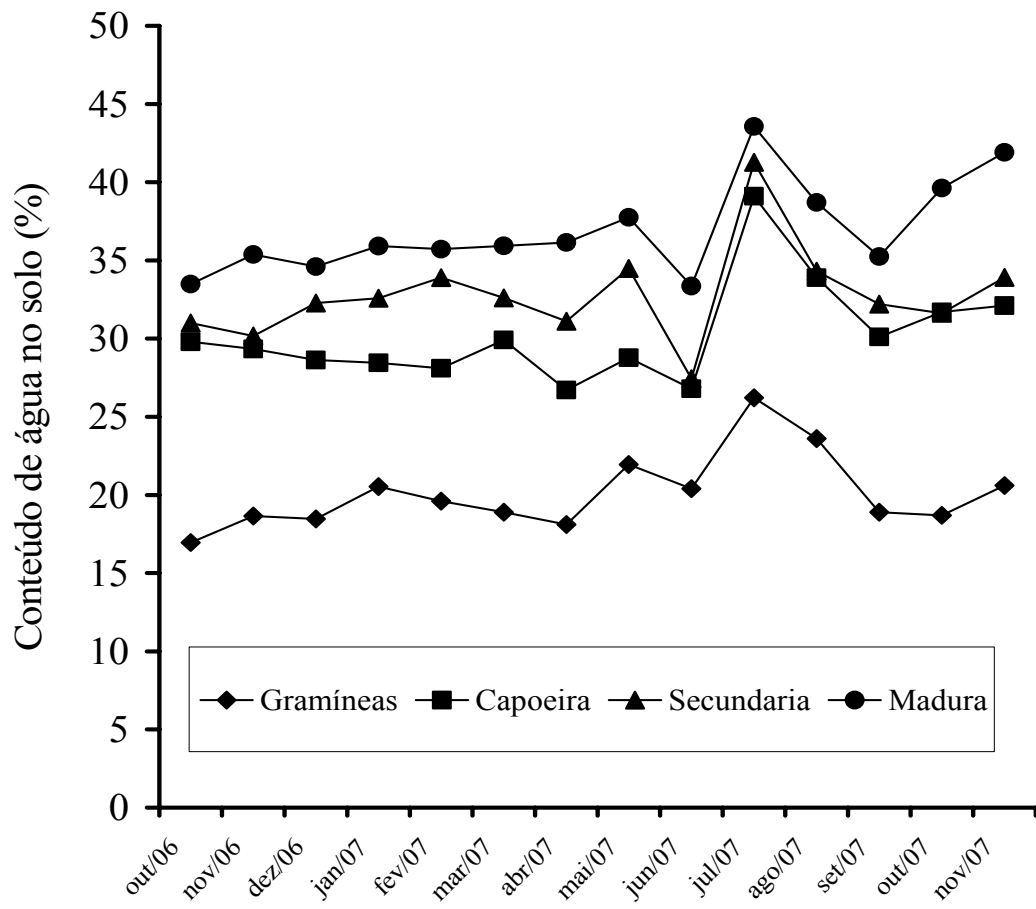
**Figura 1** - Mapa da região do município de Londrina, indicando as quatro áreas de coleta de solo e raízes, que representam diferentes estádios da sucessão ecológica, denominadas como Gramíneas, Capoeira, Floresta Secundária e Floresta Madura.



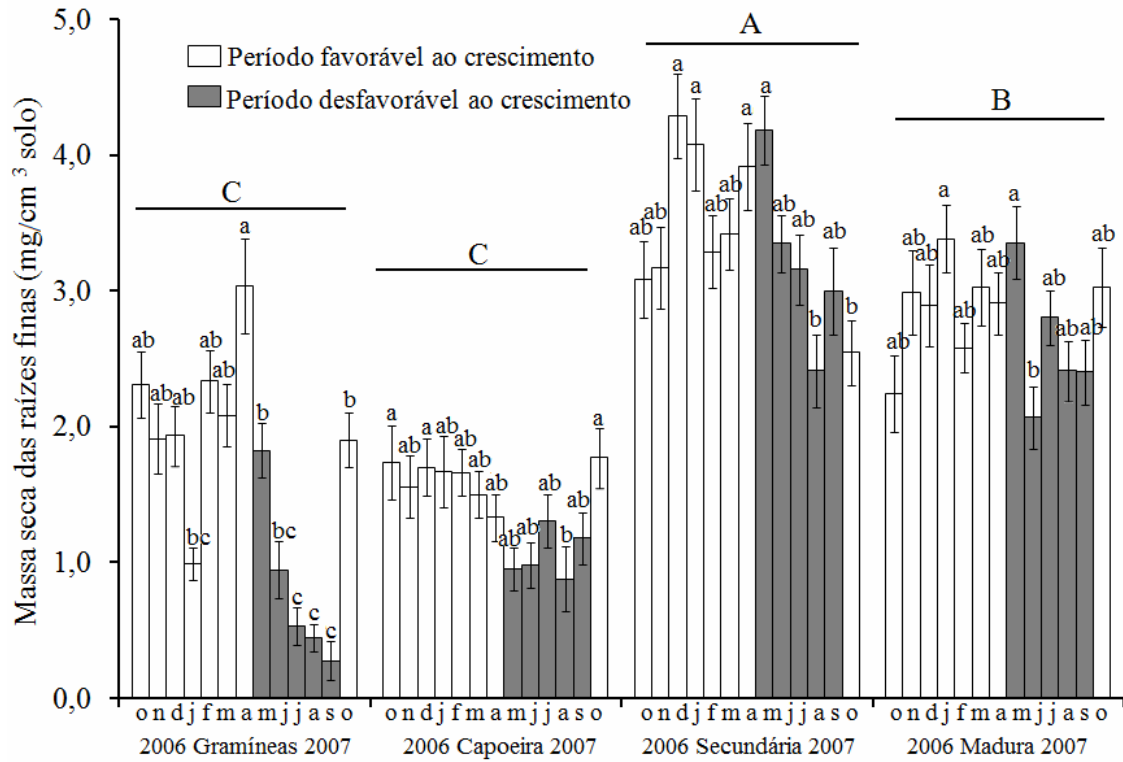
**Figura 2** - Variação média da temperatura, duração do dia e precipitação durante os meses de coleta de outubro de 2006 a outubro 2007.



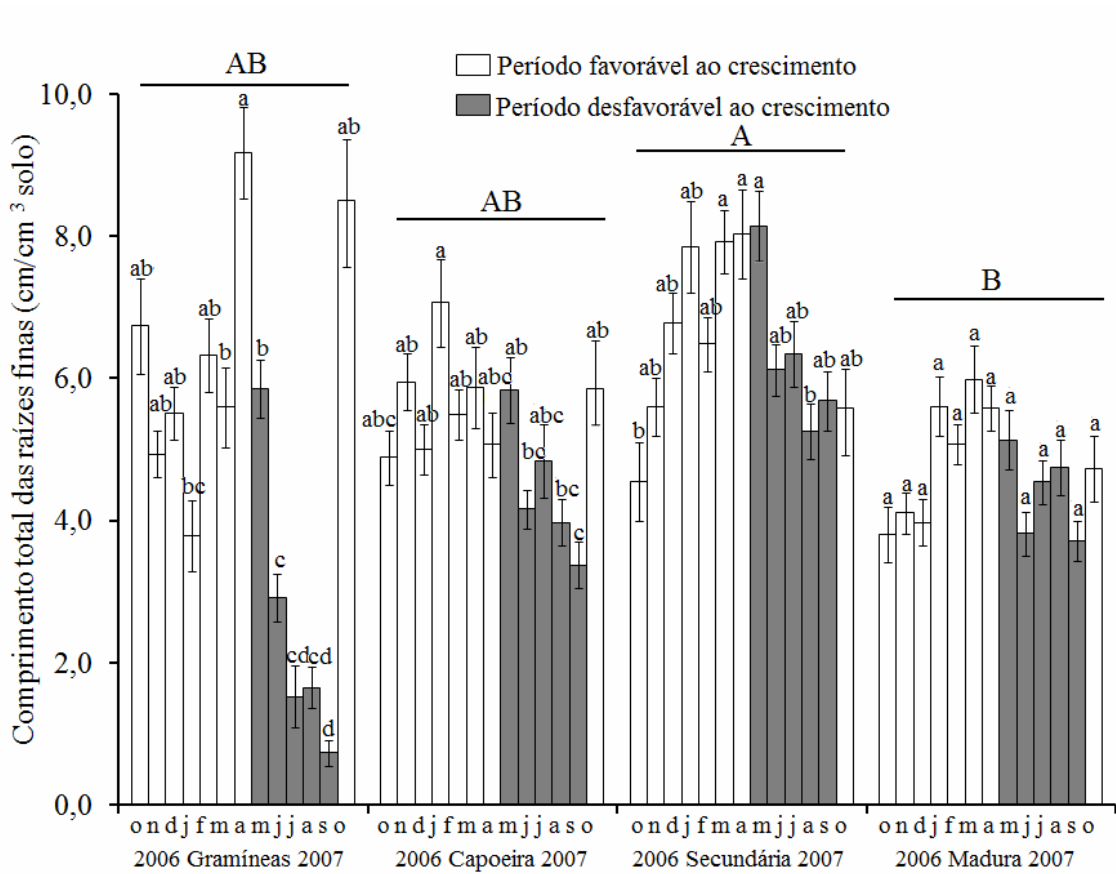
**Figura 3** - Variação média do conteúdo de água no solo (%), medido ao longo dos meses de coleta de outubro de 2006 a outubro de 2007.



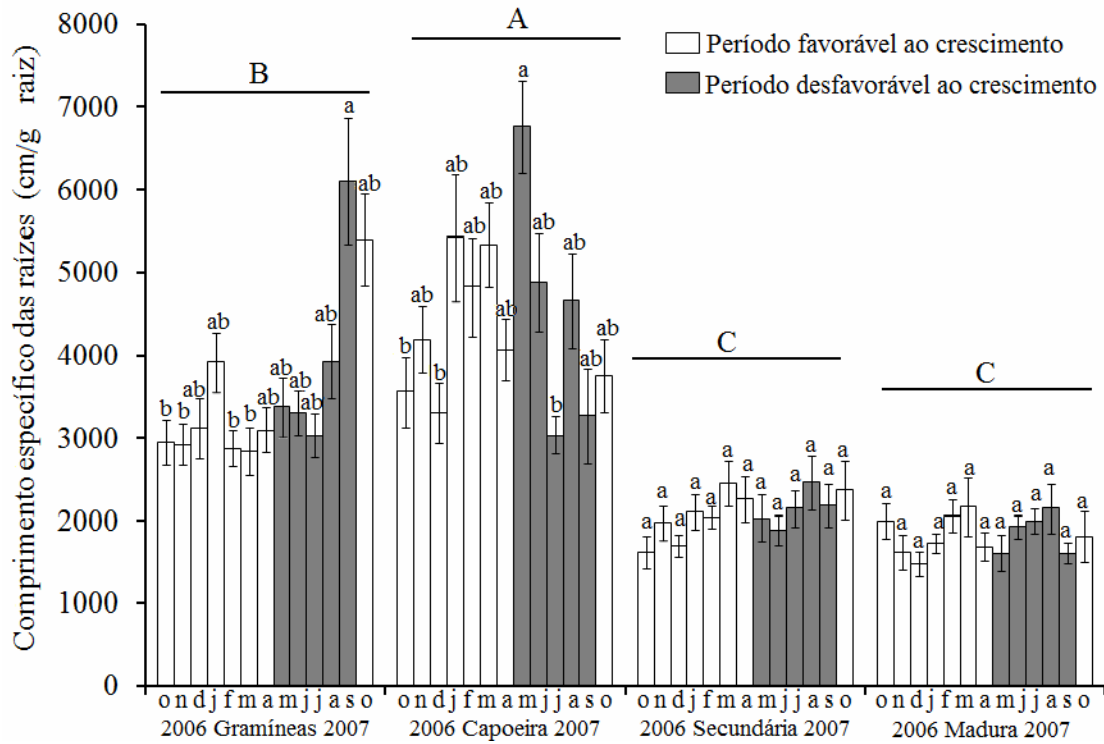
**Figura 4** - Massa seca das raízes finas coletadas entre 0-5 cm de profundidade do solo, nas áreas de gramíneas, capoeira, floresta secundária e floresta madura. As barras verticais nas colunas representam o erro padrão (n = 15). Diferentes letras indicam diferenças significativas pelo teste de Tukey a 5%. Letras minúsculas comparam as médias mensais dentro de cada grupo sucessional; letras maiúsculas comparam as médias anuais entre os grupos sucessionais.



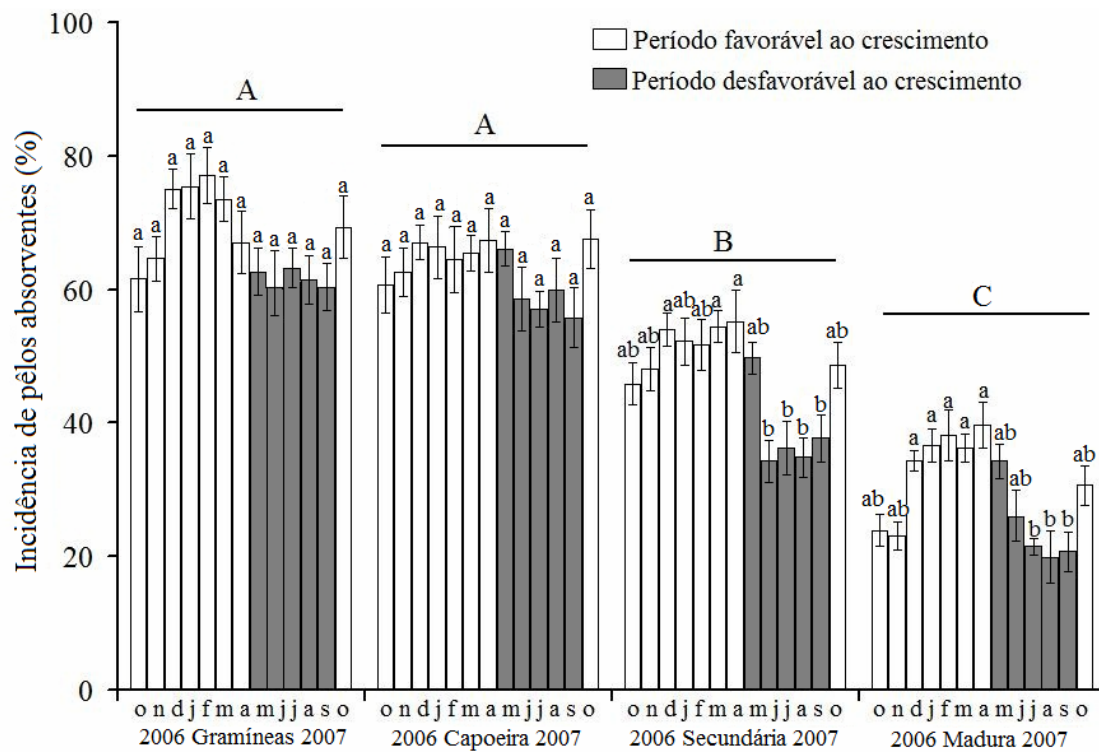
**Figura 5** - Comprimento total das raízes finas coletadas entre 0-5 cm de profundidade do solo, nas áreas de gramíneas, capoeira, floresta secundária e floresta madura. As barras verticais nas colunas representam o erro padrão (n = 15). Diferentes letras indicam diferenças significativas pelo teste de Tukey a 5%. Letras minúsculas comparam as médias mensais dentro de cada grupo sucessional; letras maiúsculas comparam as médias anuais entre os grupos sucessionais.



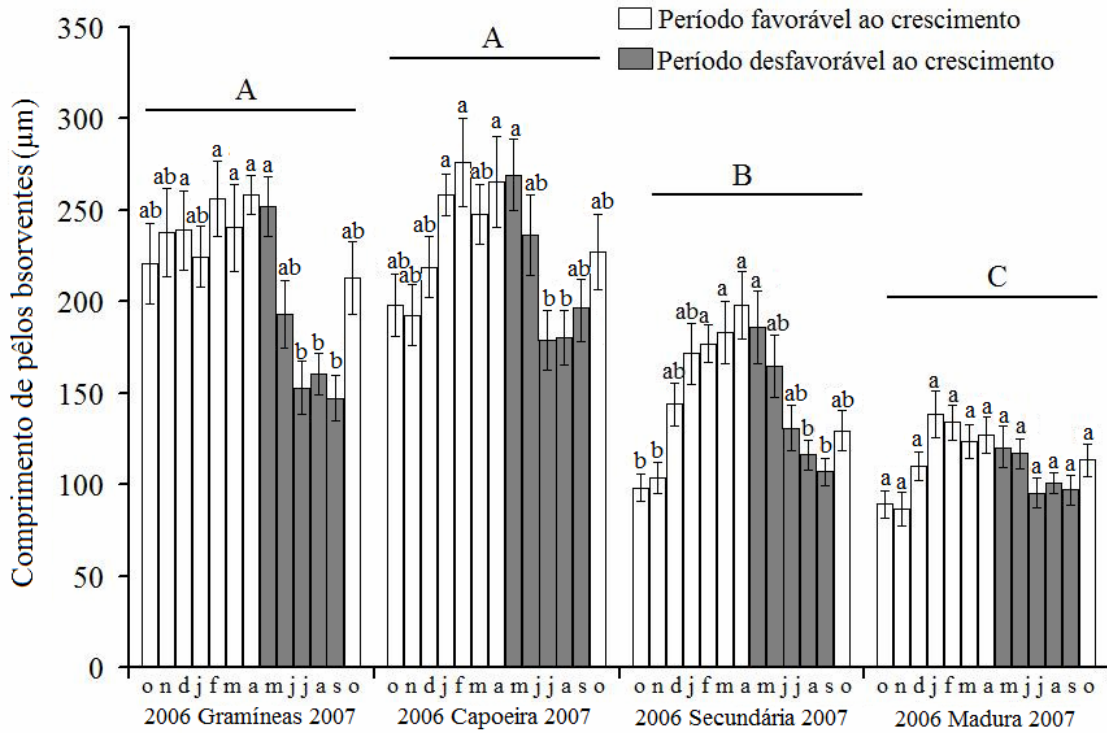
**Figura 6** - Comprimento específico das raízes finas coletadas entre 0-5 cm de profundidade do solo, nas áreas de gramíneas, capoeira, floresta secundária e floresta madura. As barras verticais nas colunas representam o erro padrão (n = 15). Diferentes letras indicam diferenças significativas pelo teste de Tukey a 5%. Letras minúsculas comparam as médias mensais dentro de cada grupo sucessional; letras maiúsculas comparam as médias anuais entre os grupos sucessionais.



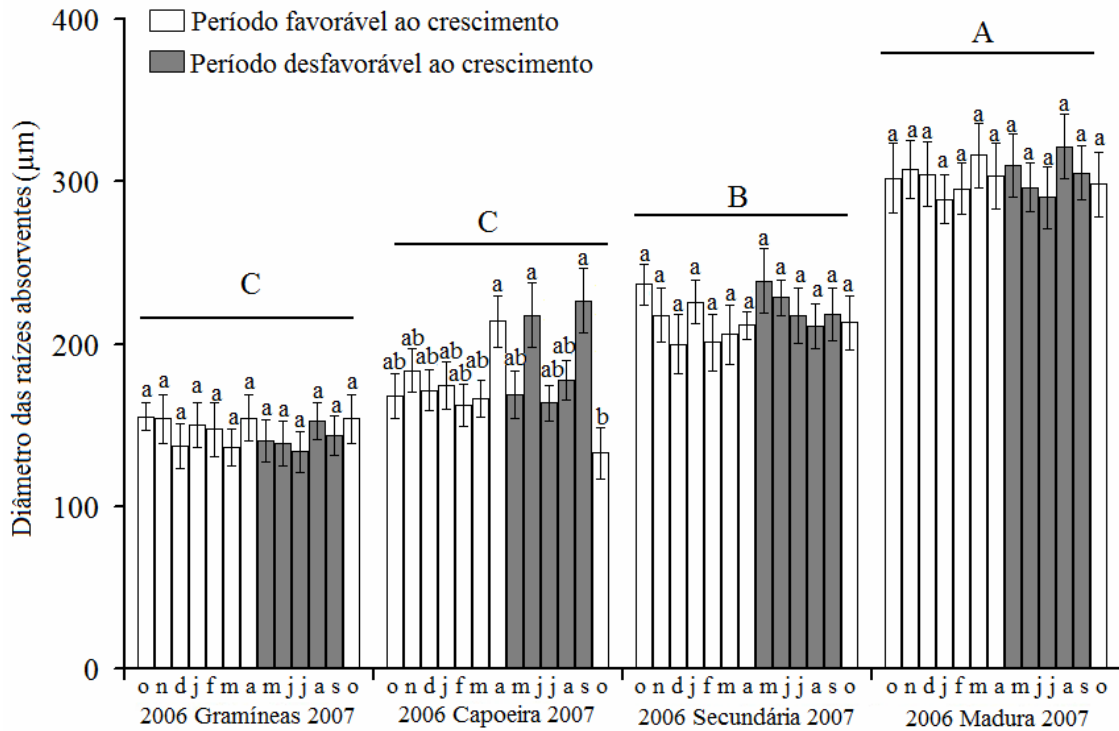
**Figura 7** - Incidência de pêlos absorventes das raízes finas coletadas entre 0-5 cm de profundidade do solo, nas áreas de gramíneas, capoeira, floresta secundária e floresta madura. As barras verticais nas colunas representam o erro padrão (n = 15). Diferentes letras indicam diferenças significativas pelo teste de Tukey a 5%. Letras minúsculas comparam as médias mensais dentro de cada grupo sucessional; letras maiúsculas comparam as médias anuais entre os grupos sucessionais.



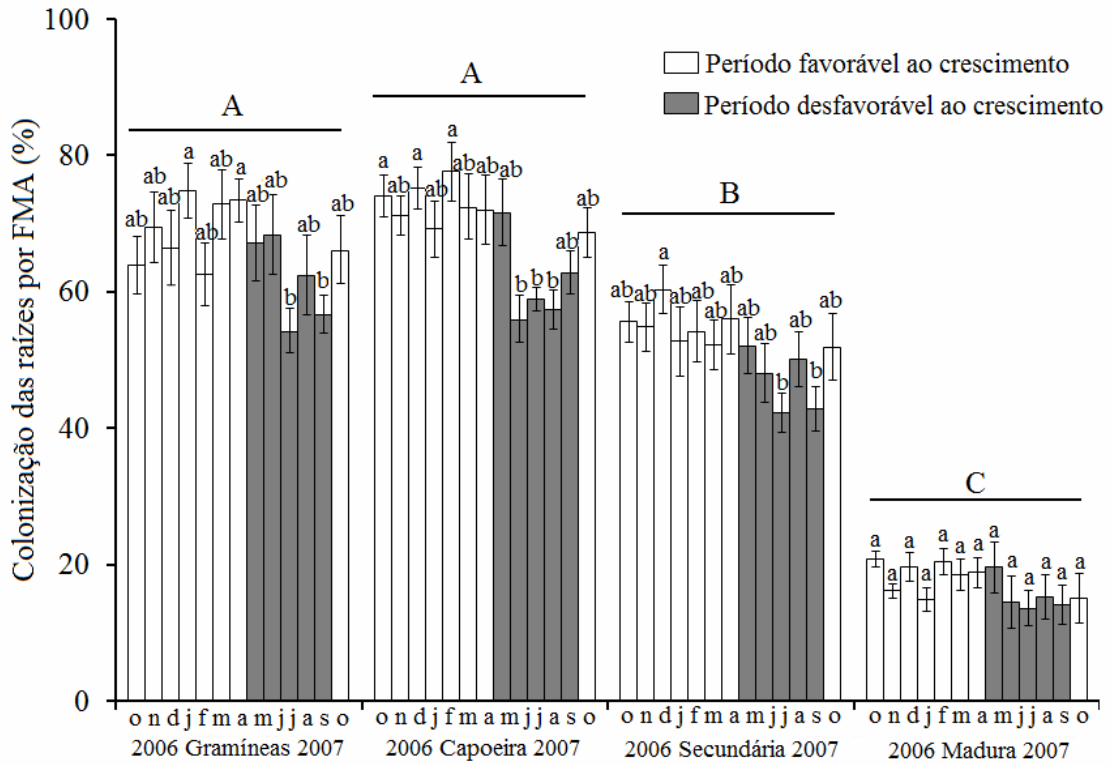
**Figura 8** - Comprimento de pêlos absorventes em raízes finas coletadas entre 0-5 cm de profundidade do solo, nas áreas de gramíneas, capoeira, floresta secundária e floresta madura. As barras verticais nas colunas representam o erro padrão (n = 15). Diferentes letras indicam diferenças significativas pelo teste de Tukey a 5%. Letras minúsculas comparam as médias mensais dentro de cada grupo sucessional; letras maiúsculas comparam as médias anuais entre os grupos sucessionais.



**Figura 9** - Medidas do diâmetro das raízes finas coletadas entre 0-5 cm de profundidade do solo, nas áreas de gramíneas, capoeira, floresta secundária e floresta madura. As barras verticais nas colunas representam o erro padrão ( $n = 15$ ). Diferentes letras indicam diferenças significativas pelo teste de Tukey a 5%. Letras minúsculas comparam as médias mensais dentro de cada grupo sucessional; letras maiúsculas comparam as médias anuais entre os grupos sucessionais.



**Figura 10** - Colonização por FMA das raízes finas coletadas entre 0-5 cm de profundidade do solo, nas áreas de gramíneas, capoeira, floresta secundária e floresta madura. As barras verticais nas colunas representam o erro padrão (n = 15). Diferentes letras indicam diferenças significativas pelo teste de Tukey a 5%. Letras minúsculas comparam as médias mensais dentro de cada grupo sucessional; letras maiúsculas comparam as médias anuais entre os grupos sucessionais.



## **ANEXOS**

## ANEXO A Normas da Revista Biotropica

### BIOTROPICA – JOURNAL OF THE ASSOCIATION FOR TROPICAL BIOLOGY AND CONSERVATION CHECKLIST FOR PREPARATION OF MANUSCRIPTS AND ILLUSTRATIONS

Please format your paper according to these instructions and then go to the following website to submit your manuscript (<http://www.mc.manuscriptcentral.com/bittr>). Contact the BIOTROPICA Office for assistance if you are unable to submit your manuscript via Manuscript Central ([biotropica@env.ethz.ch](mailto:biotropica@env.ethz.ch)).

#### I. General Instructions

Publication must be in English, but second abstract in other languages (such as Spanish, French, Portuguese, Hindi, Arabic, Chinese etc.) may be published as Online Supplementary Material. Second abstracts will **not** be copy-edited and the author(s) must take full responsibility for content and quality.

Manuscripts may be submitted in the following categories, based on these suggested word limits:

- Paper (up to 5000 words)
- Review (up to 8000 words)
- Commentary (up to 2000 words)
- Short Communication (up to 2500 words)

Use 8.5" x 11" page size (letter size). Double space everything, including tables, figure legends, abstract, and literature cited.

Use a 1" margin on all sides. Align left. Avoid hyphens or dashes at ends of lines; do not divide a word at the end of a line.

Use standard 12 point type (Times New Roman).

Indent all but the first paragraph of each section.

Use italics instead of underline throughout. Italicize non-English words such as *e.g.*, *i.e.*, *et al.*, *cf.*, *post-hoc*, and *sensu* (the exception being 'vs.').

Include page number in the centre of all pages. Do **not** use line numbering.

Cite each figure and table in the text. Tables and figures must be numbered in the order in which they are cited in the text.

Use these abbreviations: yr (singular & plural), mo, wk, d, h, min, sec, diam,  $\text{km}_2$ , cm, mm, ha, kg, g, L,  $\text{g/m}^2$

For units, avoid use of negative numbers as superscripts: use the notation /m<sup>-2</sup> rather than m<sup>-2</sup>.

Write out other abbreviations the first time they are used in the text; abbreviate thereafter: "El Niño Southern Oscillation (ENSO) . . ."

Numbers: Write out one to ten unless a measurement (*e.g.*, four trees, 6 mm, 35 sites, 7 yr, 10 × 5 m, > 7 m) or in combination with other numbers (*e.g.*, 5 bees and 12 wasps). Use a comma as a separator in numbers with **more than** four digits (*i.e.*, 1000, but 10,000); use decimal points as in 0.13; 21°C (no spaces); use dashes to indicate a set location of a given size (*e.g.*, 1-ha plot).

Spell out 'percent' except when used in parentheses (20%).

Statistical abbreviations: Use italics for *P*, *N*, *t*, *F*, *R*, *r*, *G*, *U*, *N*,  $\div$  (italics); but use roman for: df, SD, SE, SEM, CI.

Dates: 10 December 1997; Times: 0930 h, 2130 h

Latitude and Longitude are expressed as: 10°34'21" N, 14°26'12" W

Regions: SE Asia, UK (no periods), but note that U.S.A. includes periods.

Geographical place names should use the English spelling in the text (Zurich, Florence, Brazil), but authors may use their preferred spelling when listing their affiliation (Zürich, Firenze, Brasil).

Lists in the text should follow the style: . . . : (1)... ; (2)...; and (3)..., as in, "The aims of the study were to: (1) evaluate pollination success in *Medusagyne oppositifolia*; (2) quantify gene flow between populations; and (3) score seed set."

Each reference cited in text must be listed in the Literature Cited section, and vice versa. Double check for consistency, spelling and details of publication, including city and country of publisher.

For manuscripts ACCEPTED for publication but not yet published, cite as Yaz (in press) or (Yaz, in press).

Materials already published online can be cited using the digital object identifier (doi)

Literature citations in the text are as follows: One author: Yaz (1992) or (Yaz 1992)

Two authors: Yaz and Ramirez (1992); (Yaz & Ramirez 1992)

Three or more authors: Yaz *et al.* (1992), but include ALL authors in the literature cited section.

Cite unpublished materials or papers not in press as (J. Yaz, pers. obs.) or (J. Yaz, unpublished data). Initials and last name must be provided. 'In prep' or 'submitted' are NOT acceptable, and we encourage authors not to use 'pers. obs.' or 'unpublished data' unless absolutely necessary. Personal communications are cited as (K. A. Liston, pers. comm.).

Use commas (Yaz & Taz 1981, Ramirez 1983) to separate citations, BUT use semicolon for different types of citations (Fig. 4; Table 2) or with multiple dates per author (Yaz *et al.* 1982; Taz 1990, 1991). Order references by year, then alphabetical (Azy 1980, Yaz 1980, Azy 1985).

Assemble manuscripts in this order:

Title page  
Abstract  
Key words  
Text  
Acknowledgments (spelled like this)  
Literature cited  
Tables  
Appendix (when applicable)  
Figure legends (one page)  
Figures

For the review purpose, submit the entire manuscript, with Tables, Figure legends and Figures embedded at the end of the manuscript text, as a Microsoft Word for Windows document (\*.doc), or equivalent for Mac or Linux. Do NOT submit papers as pdf files.

## II. Title Page

(Do not number the title page)

Running heads two lines below top of page.

LRH: Yaz, Pirozki, and Peigh (may not exceed 50 characters or six author names; use Yaz *et al.*)

RRH: Seed Dispersal by Primates (use capitals; may not exceed 50 characters or six words)

Complete title, flush left, near middle of page, Bold Type and Initial Caps, usually no more than 12 words.

Where species names are given in the title it should be clear to general readers what type(s) of organism(s) are being referred to, either by using Family appellation or common name. For example: 'Invasion of African Savanna Woodlands by the Jellyfish tree *Medusagyne oppositifolia*', or 'Invasion of African Savanna Woodlands by *Medusagyne oppositifolia* (Medusagnaceae)'

Titles that include a geographic locality should make sure that this is clear to the general reader. For example: 'New Species of Hummingbird Discovered on Flores, Indonesia', and NOT 'New Species of Hummingbird Discovered on Flores'.

Below title, include author(s) name(s), affiliation(s), and unabbreviated complete address(es). Use superscript number(s) following author(s) name(s) to indicate current location(s) if different than above. In multi-authored papers, additional footnote superscripts may be used to indicate the corresponding author and e-mail address. **Please refer to a current issue.**

At the bottom of the title page every article must include: Received \_\_\_\_; revision accepted \_\_\_\_ .  
(BIOTROPICA will fill in dates.)

## III. Abstract Page

(Page 1)

Abstracts should be concise (maximum of 250 words for papers and reviews; 75 words for Short Communications; no abstract for Commentary). Include brief statements about the intent, materials and methods, results, and significance of findings.

Do not use abbreviations in the abstract.

**Authors are strongly encouraged to provide a second abstract in the language relevant to the country in which the research was conducted**, and which will be published as Online Supplementary Materials. This second abstract should be submitted as a separate word file.

Provide up to eight key words after the abstract, separated by a semi-colon (;). Key words should be listed alphabetically. Include location, if not already mentioned in the title. See style below. Key words should NOT repeat words used in the title. Authors should aim to provide informative key words—avoid words that are too broad or too specific.

*Key words:* Melastomataceae; *Miconia argentea*; seed dispersal; Panama; tropical wet forest.—Alphabetized and key words in English only.

## IV. Text

(Page 2, etc) See General Instructions above, or recent issue of BIOTROPICA (Section I).

No heading for Introduction. First line or phrase of Introduction should be SMALL CAPS.

Main headings are **METHODS**, **RESULTS**, and **DISCUSSION**: All CAPITALS and **Bold**. Flush left, one line.

One line space between main heading and text

Second level headings: SMALL CAPS, flush left, Capitalize first letter, begin sentence with em-dash, same line (*e.g.*, INVENTORY TECHNIQUE.—The ant inventory...).

Use no more than second level headings.

Do not use footnotes in this section.

References to figures are in the form of ‘Fig. 1’, and tables as ‘Table 1’. Reference to Online Supplementary Material is as ‘Fig. 1S’ or ‘Table 1S’.

## V. Literature Cited

(Continue page numbering and double spacing)

No ‘in prep.’ or ‘submitted’ titles are acceptable; cite only articles published or ‘in press’. ‘In press’ citations must be accepted for publication. Include journal or publisher.

Verify all entries against original sources, especially journal titles, accents, diacritical marks, and spelling in languages other than English.

Cite references in alphabetical order by first author’s surname. References by a single author precede multi-authored works by the same senior author, regardless of date.

List works by the same author chronologically, beginning with the earliest date of publication.

Insert a period and space after each initial of an author’s name; example: YAZ, A. B., AND B. AZY. 1980.

Authors Names: use SMALL CAPS.

**Every** reference should spell out author names as described above. BIOTROPICA no longer uses ‘em-dashes’ (—) to substitute previously mentioned authors.

Use journal name abbreviations. If in doubt provide full journal name.

Double-space. Hanging indent of 0.5 inch.

Leave a space between volume and page numbers and do not include issue numbers. 27: 3–12

Article in books, use: AZY, B. 1982. Title of book chapter. In G. Yaz (Ed.). Book title, pp. 24–36. Black Publications, Oxford, UK.

## VI. Tables

(Continue page numbering)

Each table must start on a separate page, double-spaced. The Table number should be in Arabic numerals followed by a period. Capitalize first word of title, double space the table caption. Caption should be italicized, except for words and species names that are normally in italics.

Indicate footnotes by lowercase superscript letters ( , <sup>a</sup> , <sup>b</sup> , <sup>c</sup> , etc.).

Do not use vertical lines in tables.

Ensure correct alignment of numbers and headings in the table (see current issues)

## VII. Figure Legends

(Continue page numbering)

Double-space legends. All legends on one page.

Type figure legends in paragraph form, starting with ‘FIGURE’ (uppercase) and number.

Do not include ‘exotic symbols’ (lines, dots, triangles, etc.) in figure legends; either label them in the figure or refer to them by name in the legend.

Label multiple plots/images within one figure as A, B, C etc, as in ‘FIGURE 1. Fitness of *Medusagyne oppositifolia* as indicated by (A) seed set and (B) seed viability’, making sure to include the labels in the relevant plot.

## VIII. Preparation of Illustrations or Graphs

**Please consult <http://www.blackwellpublishing.com/bauthor/illustration.asp> for detailed information on submitting electronic artwork**

Black-and-white or half-tone (photographs), drawings, or graphs are all referred to as ‘Figures’ in the text. Consult editor about color figures. Reproduction is virtually identical to what is submitted; flaws will not be corrected. Consult a recent issue of BIOTROPICA for examples. If it is not possible to submit figures embedded within the text file, then submission as \*.pdf, \*.tif or \*.eps files is permissible.

Native file formats (Excel, DeltaGraph, SigmaPlot, etc.) cannot be used in production. When your manuscript is accepted for publication, for production purposes, authors will be asked upon acceptance of their papers to submit:

– Line artwork (vector graphics) as \*.eps, with a resolution of < 300 dpi at final size

– Bitmap files (halftones or photographs) as \*.tif or \*.eps, with a resolution of < 300 dpi at final size

Final figures will be reduced. Be sure that all text will be legible when reduced to the appropriate size. Use large legends and font sizes. We recommend using Arial font (and NOT Bold) for labels within figures.

Do not use negative exponents in figures, including axis labels.

Each plot/image grouped in a figure or plate requires a label (*e.g.*, A, B). Use upper case letters on grouped figures, and in text references.

Use high contrast for bar graphs. Solid black or white is preferred.

**IX. Short Communications (up to 2500 words)**

Title page should be formatted as with Papers (see above; RRH: “Short Communications”)

No section headings.

Author(s) address follows literature cited.

1 figure or 1 table only (additional material can be published as Online Supplementary Material).

**X. Appendices**

We do NOT encourage the use of Appendices unless absolutely necessary. Appendices will be published as Online Supplementary Material in almost all cases.

Appendices are appropriate for species lists, detailed technical methods, mathematical equations and models, or additional references from which data for figures or tables have been derived (*e.g.*, in a review paper).

If in doubt, contact the editor.

Appendices must be referred to in the text, as Appendix 1S. Additional figures and tables may be published as OSM (as described above), but these should be referred to as Fig. 1S, Table 1S.

Appendices should be submitted as a separate file.

The editor reserves the right to move figures, tables and appendices to OSM from the printed text, but will discuss this with the corresponding author in each case.